

Datos para la Historia de la Flora Andina*

Data on the History of the Andean Flora

THOMAS VAN DER HAMMEN y ANTOINE M. CLEEF

Hugo de Vries-Laboratorium, University of Amsterdam,
Sarphatistraat 221, 1018 BX, Amsterdam, The Netherlands.

RESUMEN

- Se intenta una reconstrucción de la historia de la flora de los Andes incluyendo los siguientes enfoques:
- i Análisis biogeográfico global de las floras subantártica, australantártica, de bosques neotropicales, de páramos y de la puna.
 - ii Historia de las floras neotropical y austral-antártica desde los inicios de la separación de Africa y Sudamérica en el cretácico medio hasta el desmembramiento definitivo del continente de Gondwana en el mioceno.
 - iii Secuencia geológica del levantamiento de los Andes del norte desde la formación de los "macizos paleozoicos" hasta su levantamiento final con las alturas actuales en el plioceno medio.
 - iv Análisis palinológico de la secuencia plio-pleistocénica de la sabana de Bogotá incluyendo un registro inicial de polen netamente de bosque (zonas I-III), los comienzos y la rápida diversificación de la flora andina de páramos (zonas IV y V) y las fluctuaciones del límite arbóreo durante los ciclos glaciales-interglaciales del pleistoceno (zonas VI y VII).

Palabras claves: Palinología, flora tropical, biogeografía de los Andes.

ABSTRACT

- The history of the Andean flora is reconstructed using the following sources of information:
- i A biogeographical analysis of the subantarctic flora, austral-antarctic flora, neotropical forests, paramos and puna flora.
 - ii History of the neotropical and austral-antarctic floras from the point of separation of Africa and South America in the mid-cretaceous until the fragmentation of Gondwanaland in the miocene.
 - iii Geological history of the northern Andean uplift in the paleozoic until the mid-miocene.
 - iv Palynological analysis of the plio-pleistocene sequence from the Bogota savanna, represented initially by pollen of trees (zones I-III), a rapid diversification of the paramo flora (zones IV & V), and eventually tree limit fluctuations during the pleistocene glacial-interglacial cycles (zones VI & VII).

Key words: Palynology, tropical flora, Andean biogeography.

ANÁLISIS FITOGEOGRÁFICO GLOBAL

En sus 8.000 km de extensión la Cordillera de los Andes atraviesa las zonas tropicales, subtropicales y templadas hasta llegar a la subantártica. Verticalmente, en el sector tropical cruza las zonas tropical, subtropical o subandina, andina y altoandina hasta

llegar a las nieves eternas. Desde los trópicos hasta Tierra del Fuego el límite de las nieves desciende desde aproximadamente 5.000 m hasta 1.000 m; paralelamente, el límite del bosque va desde aproximadamente 3.800 m hasta el nivel del mar.

Los Andes abarcan dos reinos florísticos: el neotropical y el austral-antártico; el lí-

* Trabajo presentado en el Simposio "Biogeografía y Evolución de la Flora de los Andes". IV Reunión de la Sección Botánica de la Sociedad de Biología de Chile. Antumapu, Santiago, 7-10 de septiembre de 1982.

mite entre ambos se sitúa entre 30° y 40°S. A la altura del desierto de Atacama la zona seca subtropical constituye actualmente una barrera para muchas plantas, especialmente para elementos de bosque. Una barrera para los elementos altoandinos es la depresión de Huancabamba, en el norte del Perú, que separa las provincias fitogeográficas del páramo y de la puna. La zona baja de Panamá y la zona de los desiertos entre México y los Estados Unidos constituyen también barreras para elementos templados y fríos.

La actual flora netamente subantártica, distribuida en la zona climática subantártica, no tiene elementos propiamente arbóreos. Desde el extremo sur del continente los elementos subantárticos se han dispersado a lo largo de la zona altoandina, alcanzando en algunos casos el extremo norte de los Andes (Ej. *Colobanthus*, *Cotula*, *Oreobolus*, *Uncinia* y muchas briófitas).

La flora austral-antártica, que incluye elementos distribuidos también en Australia, Nueva Zelandia y/o Nueva Guinea, se concentra en el bosque valdiviano y andino-patagónico, con clima templado. Un análisis fitogeográfico preliminar, a base de las distribuciones actuales de los géneros leñosos, indica que aproximadamente 70% de los 50 géneros considerados es de origen austral-antártico (incluyendo 50% "relictos" y 20% "derivados"), 25% de origen (neo)tropical y 5% de origen holártico.

La flora de los bosques neotropicales incluye un alto porcentaje de géneros de origen netamente neotropical y otros elementos encontrados también en África, en África y Asia tropical, o en algunos casos, sólo en Asia tropical. No se dispone de un análisis completo de los bosques y selvas de los pisos tropical y subtropical (subandino) de los Andes, aunque se puede decir que los primeros en la secuencia altitudinal no contienen géneros holárticos y muy pocos austral-antárticos y los segundos algunos holárticos y austral-antárticos (alrededor de 1%). Los resultados de un análisis preliminar del bosque andino entre 2.500 y 3.500 m de la cordillera Oriental de Colombia son sorprendentes. Aproximadamente 85% de los 130 géneros censados es de origen tropical, 10% proviene del norte (holártico) y 5% proviene del sur (andino-austral-antártico). Los géneros del norte incluyen *Quercus*, *Alnus*, *Myrica*, *Juglans*, *Ribes*, *Berberis*, *Vaccinium* y, probablemente, *Rhamnus* y *Viburnum*; los del

sur, *Weinmannia*, *Podocarpus*, *Drimys*, *Gaultheria* y *Pernettya*. Un análisis más detallado del 85% de elementos de origen tropical muestra que 35% de ellos son géneros de la zona neotropical baja, 15% son géneros tropandinos, 20% son pantropicales, 10% se encuentra en América y SE de Asia (amfipacíficos) y 5% en América y África. Algunos ejemplos de estos elementos son: neotropicales: *Panopsis*, *Remigia*, *Ladenbergia*, *Hieronima*, *Geonoma* y *Freziera*; andinos: *Mauria*, *Gaiadendron*, *Bucquetia*, *Vallea*, *Polylepis*, *Aragoa* y *Cinchona*; pantropicales: *Cyathea*, *Phyllanthus*, *Croton*, *Ficus* (princ. Malesia), *Eugenia*, *Piper* y *Ternstroemia*; amfi-pacíficos tropicales: *Meliosma*, *Saurauia*, *Hedyosmum*, *Turpinia*, *Bocconia*, *Styrax*, *Symplocos*, *Murraya* y *Dicksonia* (América/SE Asia); *Guarea*, *Lantana*, *Lippia*, *Miconia*, *Hypericum*, Sección leñosa (América/Africa).

Un ejemplo muy interesante del grupo amfi-pacífico es el género *Trigonobalanus* (Fagaceae), elemento montano con dos especies en la región indo-malaya y una recientemente descubierta en la cordillera Oriental de Colombia (Lozano et al. 1979 1980). Discutiremos más adelante este problema fitogeográfico.

Un análisis fitogeográfico de la flora del páramo de la cordillera Oriental de Colombia, demuestra que aproximadamente la mitad de los 259 géneros es de origen (neo)tropical y la otra mitad es de origen templado, siendo las contribuciones austral-antártica y holártica aproximadamente iguales (Cleef 1979). Para unos 300 géneros de la flora de páramo de Colombia, Venezuela y Ecuador la proporción de estos elementos es parecida. Aproximadamente 10% de los géneros es endémico de los páramos, aunque muchos de ellos se encuentran en el subpáramo y algunos se pueden encontrar también en el bosque superior alto-andino (Van der Hammen & Cleef, en prensa). Las compuestas contribuyen a la flora del páramo de la cordillera Oriental con 41 géneros (16%) y las Gramineas con 23 (9%). Si consideramos únicamente la flora de superpáramo (sobre 4.200 m), 65% de los 55 géneros es de origen templado y 35% de origen (neo)tropical; el endemismo genérico no sobrepasa el 5%.

De las casi 700 especies que se encuentran en los páramos de la cordillera Oriental, unas 250, es decir, más de 35%, son endémicas. En el área mucha más pequeña, pero más aislada, del superpáramo del Co-

cuy, el porcentaje de especies endémicas es de 19% (Van der Hammen & Cleef, en prensa).

En la flora de la puna (al sur de la depresión de Huancabamba) cerca del 50% de los géneros es de origen (neo)tropical y 50% de origen templado. Un análisis de la flora de la puna argentina muestra que 80 (31%) de los 258 géneros considerados se encuentran también en el páramo de la cordillera Oriental (y aún más en el área total del páramo hasta constituir una tercera parte de los taxa aproximadamente) (Van der Hammen & Cleef, en prensa).

MARCO HISTORICO GENERAL

En el cretácico medio, cuando aparecieron las primeras dicotiledóneas, Africa y Sudamérica estaban todavía muy cercanas, formando esencialmente un solo continente. En el jurásico ese continente estaba unido aún a la Antártica, Australia e India (Gondwana). Los hallazgos de polen del oeste de Africa y el oriente de Sudamérica de esa época son tan similares, que se podría hablar de una sola provincia florística, muy distintiva en relación a otras partes del mundo de ese período (Herngreen 1975). Desafortunadamente, es difícil distinguir con certeza las familias naturales y mucho menos los géneros; además, la flora contiene grupos que hoy día están extinguidos. En el maestrichtiano, y especialmente a inicios del terciario, hace unos 65 millones de años, ya se pueden reconocer familias naturales a base de polen y comienza una evolución rápida de la flora de Fanerógamas. Sudamérica y Africa ya se habían separado, pero la distancia todavía no era grande, permitiendo así cierto intercambio de taxa. Consecuentemente, el espectro de polen de finales del cretácico superior y del paleoceno de Sudamérica y Africa incluye muchos elementos o grupos comunes. El tipo *Mauritia* (un elemento neotropical), por ejemplo, aparece cerca del límite maestrichtiano-paleoceno en ambos continentes, pero desaparece luego de Africa (Van der Hammen 1957, Van der Hammen & García de Mutis 1965, Van Hoeken-Klinkenberg 1966). El polen de la familia africana Ctenolophonaceae aparece en ambos continentes en el maestrichtiano o en el paleoceno, pero desaparece luego en Sudamérica. Las Bombacaceae aparecen en Sudamérica por primera vez en

el paleoceno. En el paleoceno, entonces, existía en el norte de Sudamérica una flora tropical que tenía ciertos elementos importantes en común con la de Africa, pero que ya mostraba indicios claros de diferenciación hacia una flora neotropical. En el eoceno aumenta la distancia entre ambos continentes, pero en las costas de ambos sectores continentales se desarrolla una flora de manglar (*Retibrevitricolpites*; González 1967, Van Hoeken-Klinkenberg 1966) florísticamente muy parecida, indicando que cierto intercambio de taxa era todavía posible. La creciente distancia separando ambas áreas durante el oligoceno-mioceno disminuye esta posibilidad cada vez más. Por lo tanto, sería bien explicable la presencia, en la flora neotropical, de elementos pantropicales y de elementos presentes tanto en Sudamérica como en Africa tropical. Por el contrario, parece ser inexplicable, por ahora, la presencia de elementos que se encuentran en la flora neotropical y en la zona tropical del sudeste asiático.

Paralelamente, desde el cretácico medio se desarrolló, en la zona templada en el sur del Gondwana, una flora que contenía los ancestros de la actual flora austral-antártica, con géneros tan antiguos como *Araucaria* y *Podocarpus*, que tuvieron originalmente una distribución más amplia, y *Nothofagus*. Cuando Gondwana comenzó a fragmentarse, fue Africa la que se separó primero, manteniéndose en contacto Australia y Antártica por un lado, y Antártica y Sudamérica por otro. Ese contacto directo se mantuvo hasta el mioceno y ello explicaría la relación relativamente estrecha de la flora austral-antártica entre los territorios que conformaron el sur de Gondwana. Después que el continente antártico habría llegado a su posición actual polar, se inició en el mioceno la formación del casquete glacial que interrumpiría definitivamente el contacto entre las floras templadas y australes. Después de este evento, sin embargo, la flora subantártica de clima frío ha podido mantener cierto contacto débil alrededor del continente antártico.

El enfriamiento general que experimentó el mundo en la misma época en que se formaba el casquete glacial en la Antártica, debe haber provocado un desplazamiento de la flora templada austral-antártica en dirección norte, a la posición de la actual

zona templada o a zonas de clima equivalente en las montañas.

En el terciario inferior parece probable entonces que la flora neotropical ocupaba parte de la zona actualmente correspondiente a la flora austral-antártica, y que el límite entre las dos se haya movido gradualmente hacia el norte en el terciario medio o superior. Esta suposición se ve verificada por la flora fósil terciaria netamente neotropical de Coronel-Lota, a unos 37° S (Schmithüsen 1956).

DATOS GEOLOGICOS Y PALINOLOGICOS

Análisis Geológico

A continuación se discute la historia de la región andina propiamente tal. En la región norandina la sedimentación en el cretácico superior fue principalmente marina en el sitio de la actual cordillera Central colombiana, pero había una cierta separación entre oriente y occidente debido a la presencia de una cordillera baja, o islas. Hacia el final del cretácico, en el maestrichtiano, la mayor parte del área se encontraba ya a la altura del nivel del mar, y se desarrollaron extensos pantanos en los que se formaban turbas. A comienzos del paleoceno nuevos movimientos tectónicos condujeron a los levantamientos de los "macizos paleozoicos" en la cordillera Oriental, que subdividieron el área en varias cuencas más o menos aisladas, y a cierto levantamiento en la zona de la actual cordillera Occidental, que separó el valle actual del Cauca de la región del Pacífico. La sedimentación indica presencia de grandes áreas terrestres. Las colinas que se habían formado localmente tal vez no eran muy altas. Durante el eoceno y oligoceno movimientos tectónico-orogénicos resultaron en la compresión gradual de extensas áreas sinclinales; la depositación de conglomerados indicaría que se habrían formado áreas más elevadas. Nuevos movimientos tectónicos en el oligoceno superior resultaron en un cierto levantamiento del área de la cordillera Oriental, concluyendo la sedimentación en muchas partes. En el mioceno, en las áreas marginales (valle del Magdalena y actual piedemonte oriental), la sedimentación continuó en las depresiones del valle del Magdalena (y también en el valle del Cauca). No obstante, parece que existían todavía conexiones de tierras bajas entre el

valle del Magdalena y los llanos orientales. Durante el intervalo oligoceno superior, hasta aproximadamente principios del plioceno, los sedimentos norandinos fueron fuertemente plegados y fallados. Es probable que el levantamiento final de las cordilleras hasta alcanzar su altura actual se produjo a comienzos del plioceno. Durante el plioceno y cuaternario la cuenca interandina de la sabana de Bogotá sufrió cierta subsidencia relativa, acumulándose hasta 700 m de sedimentos fluviales y lacustres, cuyo contenido de polen proporciona un documento muy valioso de la historia de la flora y vegetación andinas. Durante el plio-pleistoceno la actividad volcánica era un factor de gran importancia en la cordillera Central colombiana y en Ecuador; la mayor parte de los nevados y otras montañas altas (por sobre el límite actual arbóreo), se formaron por acumulación de rocas volcánicas (lavas y cenizas). Aunque conocemos la sucesión de hechos geológicos con cierta precisión, es muy difícil o imposible saber hasta qué altura máxima se levantaban los cerros y montañas durante las distintas fases del terciario. En el eoceno medio ya se encuentra polen de *Podocarpus*, indicando posiblemente que existieron montañas hasta 1.000 m. Durante el mioceno pueden haber existido montañas de esa altitud y, hacia el final de ese período, algunas podrían haber alcanzado quizás más de 2.000 m. En el plioceno medio la cordillera ya alcanzó su altura actual.

Análisis palinológico

Se discute a continuación los resultados del análisis palinológico de la secuencia plio-pleistocénica de la sabana de Bogotá, sedimentos que se encuentran actualmente a una altura de 2.600-2.800 m.

Zona I

Los sedimentos del Tequendama, considerados como la parte inferior de la formación Tilatá y la base de la mencionada secuencia plio-pleistocénica de la cuenca interandina de la sabana de Bogotá, contiene una flora de polen netamente tropical (zona I, Van der Hammen et al. 1973). La naturaleza de los frutos fósiles encontrados (*Vantanea* cf. *magdalenense* Cuatr.= syn. *Saccoglottis cipaconensis* Berry) indi-

can depositación probablemente por bajo los 500 m. La presencia de polen de *Podocarpus* y *Weinmannia* sugiere la posible existencia de montañas más altas que 1.000 m en el área. Se puede suponer, entonces, la existencia (eventualmente interrumpida) de colinas y montañas entre 1.000 y 2.000 m en la zona tropical que permitieron la migración hacia el norte de estos dos elementos "australes". Se había supuesto que los sedimentos del Tequendama eran de edad pliocénica. Datos actuales indican que la edad de ellos debe ser superior a 4 millones de años, es decir, por lo menos del plioceno inferior (no pudiéndose excluir una edad miocénica superior; es notorio que no se encontraran granos de polen de Compositae). Es importante anotar que en los sedimentos del Tequendama no se encontró ningún elemento holártico. El único elemento que podría haber venido del norte es *Hypericum*. Sin embargo, los representantes actuales más primitivos de la sección *Brathys* se encuentran en México y Cuba, y, además, se trata de un complejo de especies leñosas afines de dos secciones que se encuentran en América y África, por lo que se deduce que su presencia en Sudamérica podría quizá ser mucho más antigua.

Zona II

Los sedimentos de la zona de polen II de la secuencia plio-pleistocénica fueron sedimentados a una altura de aproximadamente 1.500 m, es decir, la cuenca de la sabana de Bogotá fue levantada por lo menos 1.000 m después de la zona I; en este tiempo los cerros de sus alrededores pudieron haber tenido unos 2.500 m o más. Las compuestas ya eran abundantes y la edad debe ser de más de 4 millones de años (Van der Hammen et al. 1973, Van der Hammen & Cleef, en prensa). Muy notoria es la aparición simultánea de *Hedyosmum* y *Symplocos*, dos elementos que clasificamos como amfi-pacíficos tropicales. La incorporación tan tardía de estos elementos excluye una posible explicación de su distribución por medio de Gondwana y sucesivos movimientos de continentes (con extinción en África), y da la clave para una explicación más sencilla y lógica. Sabemos que varios de los elementos amfi-pacíficos mencionados formaron parte de la flora fósil pre mio-pliocénica templada

da y cálida hasta subtropical de la región holártica, en donde luego se extinguieron en la mayor parte del área a causa del enfriamiento progresivo y las glaciaciones; algunos elementos se refugiaron en las montañas del SE de Asia y el oriente de N. América. Los elementos de esta flora que se encontraban en el sur del continente norteamericano deben haber sido los primeros en cruzar la zona actual del istmo, que en aquella época probablemente constituía una serie de islas relativamente cercanas.

Cuando se completó el levantamiento de la cordillera y se levantó el área de Panamá, formándose el istmo y sus cerros, solamente pudieron migrar los elementos holárticos de clima templado frío hasta frío. Según datos recientes (Keigwin 1978), el istmo se habría cerrado definitivamente entre 3.5 y 3.1 millones de años, pero otros datos indican una fecha de 5 millones de años; hace 3.5 millones de años la cordillera de los Andes ya tenía su altura actual.

Zona III

Los sedimentos de la zona III fueron depositados a una altura de cerca de 2.300 m (actualmente a 2.700 m), cuando el levantamiento estaba en su fase final y la flora de selva subandina superior ya estaba bien desarrollada. Un elemento leñoso nuevo, también proveniente del norte, es *Myrica*, con miembros en la vegetación templada fría del holártico (se encuentra actualmente en los cerros de Panamá y también en la zona baja tropical de México). Hay ciertas indicaciones en el diagrama de polen, que la vegetación andina abierta por sobre el límite del bosque podría haber existido ya en esa época en las colinas que rodeaban la sabana de Bogotá (pero sólo se encontró polen de Gramineae, Compositae e *Hypericum*, aumentando en porcentaje conjuntamente).

Zona IV

La zona IV muestra por primera vez una flora de páramo típica, aunque pobre en especies. Ya la cordillera se encontraba a su actual altura, como probablemente también las montañas meso-americanas, tan importantes para la inmigración de especies de clima frío. El páramo primitivo representado en los diagramas de polen

contiene *Polylepis*, *Aragoa*, *Symplocos*, *Myrica*, *Hypericum*, *Miconia*, *Ilex*, *Umbelliferae* (cf. *Hydrocotyle*), *Borreria*, *Jussiaea* (*Ludwigia*), *Polygonum*, *Valeriana*, *Plantago*, *Ranunculus*, *Myriophyllum*, *Jamesonia* e *Hymenophyllum*. De estos géneros, 6 son neotropicales o tropicales en general, 2 templados de amplia distribución, 3 austral-antárticos, 2 andinos, 2 cosmopolitas y 2 tienen su origen en el norte. Tomando en cuenta el total, dominan los elementos local-neotropical y andino o austral-antártico; 50% es de origen tropical o local y 50% de origen de las zonas templadas.

Zona V

En la zona V hay un enriquecimiento de la flora del páramo y *Weinmannia* ya es un elemento dominante en el bosque andino. Disponemos de una fecha de 3.62 (± 0.67) millones de años y toda la zona podría haber durado un millón de años. En esta zona aparecen Caryophyllaceae, *Geranium* y *Lycopodium* (incl. los tipos con esporas foveoladas) *Sphagnum*, *Isoetes*, *Gunnera*, *Gentianella corymbosa*-tipo, *Lysipomia* y *Acaulimalva* (los últimos dos géneros tienen su centro de especiación en la puna). En el bosque andino aparecen *Styloceras* y *Juglans* y, hacia el final de la zona, *Alnus*. Parece entonces que hubo inmigraciones de elementos de climas templado hasta frío tanto desde el sur como del norte. Estos hechos corresponden con la culminación de la formación del istmo de Panamá entre 5 y 3.5 millones de años. Durante gran parte de la zona V domina en la altiplanicie de Bogotá la vegetación abierta del tipo páramo, implicando un clima característico de una época glacial. Aunque hay evidencia de glaciación en distintas partes del mundo (entre otras en el Perú) hace alrededor de 3.5 millones de años, hay también indicios locales que el límite altitudinal del bosque era correspondiente por entonces con una temperatura media anual mayor que la actual, debido al hecho que la zona de bosque andino superior no se había desarrollado bien todavía. La presencia frecuente de *Borreria*, *Polygonum* y *Jussiaea* (*Ludwigia*) en el páramo de la zona V es un indicio de este fenómeno (actualmente son de zonas inferiores al páramo propiamente tal), como también la relativa abundancia de ciertos elementos del bosque

subandino (Malpighiaceae, *Alchornea*), indicando que este bosque se hallaba relativamente a poca distancia bajo el límite del bosque actual.

Zona VI

En la zona VI, que comenzó aproximadamente hace unos 2.5 millones de años, se establece *Alnus* en la altiplanicie, constituyendo un elemento muy abundante en los diagramas de polen.

Zona VII

La zona VII, que se inició hace aproximadamente 1 millón de años, muestra el ingreso y extensión de *Quercus* como inmigrante desde el norte. Este elemento es actualmente dominante en los bosques, entre 2.000 y 3.000 m, especialmente en las dos vertientes del valle del Magdalena. Durante las zonas VI y VII continúa también la inmigración/evolución de nuevos elementos. Un ejemplo es *Montia*, un elemento de las regiones templadas, que aparece en la base de la zona VII. En estas zonas aparecen representados 15 ciclos de alternancia de períodos glaciales e interglaciales. Durante las situaciones glaciales extremas el límite altitudinal del bosque se encontraba hasta por debajo de los 2.000 m (actualmente se sitúa sobre 3.300-3.500 m en la cordillera oriental). Durante los interglaciales, el límite del bosque se situaba hasta 300-400 m más alto que hoy día. Sabemos poco de los cambios del límite inferior del bosque andino. Es probable que haya fluctuado también considerablemente, aunque probablemente menos que el superior. El límite entre bosque subandino y bosque tropical (actualmente a unos 1.000 m de altura) podría haberse movido sólo unos centenares de metros, ya que los cambios de temperatura fueron mucho menores en el trópico bajo.

La historia del último ciclo glacial-interglacial es conocida con más detalle, gracias a los análisis de polen de los sedimentos de la laguna de Fúquene, situada alrededor de 2.580 m de altitud en la cordillera Oriental de Colombia y a las secuencias de morrenas de la Sierra Nevada del Cocuy. Una glaciación más intensa (con lenguas glaciares hasta los 2.600 m y localmente entre 2.400-2.200 m de altitud) ocurrió probablemente entre unos 44.000 y 34.000 A.P. El clima era húmedo y

relativamente frío y el límite del bosque se hallaba a unos 800-1.000 m por bajo del actual (alrededor de 2.500 m). Por consiguiente, la zona de páramo era angosta y húmeda. La extensión del bosque de *Polylepis* era muchísimo mayor en ese momento que en los períodos posteriores y que en la actualidad. Alrededor de 21.000 A.P. (hasta cerca de 15.000 A.P.) el clima se torna más frío y muy seco. Por entonces los glaciares bajan hasta 3.300 m de altitud (o menos) y el límite del bosque se halla localmente a menos de 2.000 m. En ese momento, entonces, la zona de páramo era muy ancha y el clima relativamente seco. Durante el tardiglacial el hielo se había reducido hasta probablemente menos que su extensión actual; el límite del bosque se encuentra entre 200 a 400 m más alto que el actual, es decir, en la cordillera Oriental se encontraba entre 3.500 y 3.800 m. Las áreas de páramo eran entonces muy reducidas. Después de 3.000 A.P., aproximadamente, se estableció la situación actual.

Siendo mayor la superficie de páramo y estando las fuentes de origen de biota más cercanas (desplazadas hacia el ecuador) durante las fases frías y secas, es obvio que las posibilidades para inmigración de taxa desde las latitudes templadas y frías septentrionales y australes eran óptimas. Al mismo tiempo, las "islas" de páramo se juntaron para formar grandes extensiones continuas, posibilitando el intercambio de especies. La posibilidad de intercambio de especies entre páramo y puna debe haber sido también máxima. Durante los interglaciales las posibilidades para inmigración eran mínimas y el aislamiento de poblaciones, máximo, provocando así nuevos ciclos de especiación.

No se sabe casi nada de la historia de la vegetación de la puna y de los bosques andinos de Perú y Bolivia. La presencia actual de la zona de extrema sequía en el lado occidental de los Andes, con sólo unos pocos "relictos" de bosque andino o "ceja", sugiere que la historia debe haber sido diferente, en parte. Si hubo fases más húmedas que llevaron a una mayor extensión y continuidad del bosque en el lado occidental, lo más probable es que ello hubiese sido en un período como el "pleniglacial medio" (60.000-28.000 A.P.) cuando parece que muchas zonas del mundo recibieron más humedad, como la recibieron también los Andes colombianos.

La máxima extensión glacial podría haberse presentado también durante esta misma época y podría haber conducido entonces, junto con la posible extensión del bosque, a una reducción considerable del área de puna. Por otro lado, parece que los glaciares y lagos formaban barreras biogeográficas durante los períodos de máxima extensión glacial, permitiendo el desarrollo de poblaciones en relativo aislamiento, y los eventos de especiación (Simpson 1975). La zona de bosque montano ha formado siempre una faja continua desde el norte de Colombia hasta Bolivia y Argentina, permitiendo la migración de especies. Desde que se estableció la corriente marina de Humboldt en su forma actual (causando el clima seco en el lado occidental de la cordillera entre 5° y 25° latitud sur), en el lado occidental debe haber sido discontinua o haber estado ausente en largos segmentos durante mucho tiempo.

RECONSTRUCCION TENTATIVA DE LA HISTORIA DE LA FLORA ANDINA

Se puede reconstruir la historia de la flora andina a base de tres fuentes de información: datos biogeográficos, datos de la historia geológica y datos palinológicos y paleobotánicos. Hay todavía muchas lagunas en nuestros conocimientos, especialmente en el área palinológica-paleobotánica (incluidos los aspectos paleo-ecológicos) de la zona central y sur de la cordillera. No obstante, las conclusiones, en parte tentativas, tienen tal vez suficiente interés, aunque sea solamente para estimular futuras investigaciones en este campo.

En el cretácico inferior y medio el continente sudamericano formaba todavía parte del continente de Gondwana. La mayor parte de África y Sudamérica pertenecía a una provincia florística tropical, en la que aparecieron los primeros vestigios inequívocos de angiospermas. En el extremo sur, en la zona templada, debe haber existido una provincia florísticamente diferente.

Durante el cretácico superior y terciario inferior estas floras continúan evolucionando; mientras la distancia entre Sudamérica y África crece, el intercambio de taxa disminuye y las dos floras evolucionan cada vez más independientemente. Hacia el final del eoceno la posibilidad

de intercambio se ha vuelto probablemente mínima. De las familias pantropicales las Palmae, las Anonaceae, las Moraceae y, posiblemente, las Myrtaceae ya existían en el cretácico superior; Bombacaceae, Melastomataceae y Araceae en el paleoceno; Malpighiaceae en el eoceno. Muchos elementos (taxa) distribuidos tanto en América como en Africa deben haberse originado antes del oligoceno. Parece que durante ciertas fases del eoceno ya existían (quizás temporalmente) cerros de suficiente altitud como para permitir la inmigración de *Podocarpus* desde el sur.

La flora neotropical del oligoceno hasta el mioceno inferior está ya netamente diferenciada del resto del trópico, siendo mínimos los contactos con el paleotrópico. En el terciario inferior, la flora neotropical se encuentra hacia el sur hasta más allá de 37° S (Lauraceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, Sapindaceae, Celastraceae, Bignoniaceae). Mientras tanto, después de la separación inicial de Africa, la flora templada austral-antártica siguió desarrollándose, estando en contacto directo Australia con la Antártica y el extremo sur de Sudamérica (Magallanes). Esta última conexión continuó hasta hace 45 millones de años, cuando la flora austral-antártica había ya diferenciado los principales elementos que conocemos hoy día.

Durante el mioceno sucedieron varios eventos que son de considerable importancia para la historia de la flora de los Andes:

1. En la actual zona andina aumenta considerablemente la actividad tectónica y se forman localmente cerros que podrían haber tenido más de 1.000 metros de altitud (quizás localmente hasta 2.000 m).

2. La Antártica ha llegado a su posición actual y se inicia la formación de un casquete glaciar; el clima en el mundo empezó a enfriarse, desplazándose la flora tropical más hacia el ecuador, tanto en el hemisferio norte como sur. Al mismo tiempo, las zonas templadas se mueven también hacia el ecuador, conformando zonas frías, árticas y antárticas más anchas. El proceso continúa aparentemente durante el plioceno hasta en el pleistoceno.

3. La conexión entre Antártica y Patagonia se va interrumpiendo. Posiblemente eso lleva también a la formación de la corriente marina fría de Humboldt en su forma y curso actuales.

4. Probablemente aumenta poco a poco la posibilidad de intercambio de taxa entre el continente norteamericano y el sudamericano, vía islas mesoamericanas, que probablemente ya existían, y eventualmente vía las islas del Caribe.

5. América y Eurasia se van separando más, llevando cada una su parte de la por entonces bastante homogénea y distintiva flora "terciaria holártica". Todo parece indicar que en el eoceno había una flora netamente tropical en el borde sur de "Laurasia" (en el borde norte del "Tethys"). En el mioceno, la flora holártica tiene una zona subtropical en el sur y templado-cálida y templado-fría en el norte (esa flora evolucionó durante el cretácico superior y el terciario; Van der Hammen et al. 1971).

Los resultados de estos sucesos para la historia del mio-plioceno de los Andes, son los siguientes: la flora templada austral-antártica es desplazada hacia el norte, entrando más en Sudamérica y mezclándose en distintos grados con elementos neotropicales; se interrumpe la conexión con la Antártica, donde la flora desaparece con el cambio climático y el desarrollo del casquete glaciar. En el extremo sur del continente se establece la flora subantártica (de clima frío), a partir de los elementos más fríos de la flora austral-antártica. A medida que se levanta la cordillera, primero la flora austral-antártica templada (y luego la subantártica), avanza hacia el norte entrando en las zonas montañosas y mezclándose cada vez más con los elementos de origen neotropical. Vías de migración para los elementos de la flora templada eran especialmente las vertientes oriental y occidental de los Andes. Como vimos, *Podocarpus* fue uno de los elementos que ya en el eoceno (por lo menos temporalmente) penetró hasta el norte de la región actual andina. En el mioceno está nuevamente en el norte y hacia finales del mioceno puede haber llegado ya el género *Weinmannia* hasta el extremo norte. El establecimiento de la corriente de Humboldt, formando la zona de sequía en la vertiente occidental del sector central de los Andes, debe haber dificultado la dispersión de biota por el oeste. Elementos subantárticos pudieron migrar hacia el norte, ascendiendo gradualmente con la zona de vegetación andina abierta, por encima del límite altitudinal del bosque. La principal barrera que estos

elementos habían de cruzar, era la zona seca del desierto de Atacama y especialmente los salares. Los elementos de la flora subantártica no pudieron llegar hasta el extremo norte, sino cuando la cordillera estuvo suficientemente alta como para que se formara una zona de vegetación abierta por encima del bosque en el plioceno inferior hasta el medio.

La contribución arbórea austral-antártica a los bosques subandinos y andinos neotropicales fue, a excepción de *Weinmannia*, relativamente pobre (5% o menos de los géneros). *Drimys* es uno de ellos. *Pernettya* y *Gaultheria* son, en general, de porte modesto y están presentes (fuera del páramo) en el bosque altoandino y en el sotobosque del bosque andino. *Escallonia*, *Gaiadendron*, *Diplostephium*, *Panopsis*, *Polylepis*, *Calceolaria* y *Desfontainea*, son géneros andinos, con probables raíces en la flora austral-antártica. Los dos primeros géneros son elementos del bosque altoandino de la región norandina, pero *Escallonia* tiene también especies en el bosque andino. El género más cercano a *Polylepis* es el austral-antártico *Acaena*. Un caso muy interesante es *Aragoa*, género leñoso del páramo y bosque altoandino, que sólo se encuentra en la región norandina. No obstante, las Scrophulariaceas más cercanas hay que buscarlas quizás en géneros austral-antárticos como *Hebe* (Cleef 1981, Molau com. pers.). Eso hace pensar que los antepasados inmediatos vivieron en la región andino-patagónica, pero se extinguieron. Como varios de los géneros austral-antárticos tienen áreas relictuales, es bien posible que algunos más hayan desaparecido desde el principio del terciario. *Weinmannia*, que no tiene sino una especie en el sur del continente, tiene varias especies en el bosque andino y subandino, y uno podría preguntarse si ellas (o sus antepasados inmediatos) fueron originalmente elementos del bosque templado (o templado cálido) austral-antártico, extinguidos en su área de origen, o si son producto de nuevos centros de especiación en la región tropandina.

La contribución de la flora austral-antártica a la flora vascular tropandina de la puna y del páramo es mucho mayor (entre 10 y 25% de los géneros).

Desde el mioceno, la flora subtropical y templada de la región holártica se extinguió en parte en el norte (véase también Graham 1973) o migró hacia el sur donde

se refugiaron aparentemente ciertos elementos en las montañas (en el trópico de México actual y parte norte de Centroamérica). La distancia entre el continente norteamericano y el sudamericano se habría reducido probablemente con la formación de islas, mientras que otra vía de contacto existía quizás por medio de las islas del Caribe. Así es que los elementos neotropicales pudieron llegar al trópico desde el continente del norte. En el plioceno inferior las posibilidades de migración por Centroamérica se habían ya mejorado gracias a la formación del istmo y de montañas altas, de manera que pudieron pasar los elementos de las zonas subtropicales hasta templado-cálidas. Así inmigraron en la zona subandina hasta andina *Hedyosmum* y *Symplocos*. Al mismo grupo de elementos "holárticos terciarios" (de actual distribución amfi-pacífica tropical) pertenecen *Trigonobalanus*, *Meliosma*, *Saurauia*, *Turpinia*, *Bocconia*, *Styrax*, *Clethra*, *Murraya*, etc. Cuando en el curso del plioceno las montañas se volvían más altas y el istmo se fue cerrando, pudieron pasar sucesivamente elementos holárticos templados hasta fríos (todavía presentes en gran parte del holártico) a la zona andina; primero *Myrica*, luego *Juglans* y *Alnus* (plioceno medio a superior). Al mismo grupo pertenecen *Ribes*, *Berberis* y *Vaccinium*, elementos del bosque altoandino (resp. subpáramo) que pueden haber entrado en el plioceno superior o pleistoceno inferior, aunque disponemos de pocos datos concretos. Algunos de estos géneros penetraron hasta la región andino-patagónica. El último género arborecente importante que entró desde el norte fue *Quercus*. Se incorporó hace 1 millón de años, en el pleistoceno. Mientras que los inmigrantes más tempranos se extendieron en los bosques montanos neotropicales a lo largo de gran parte de los Andes (*Myrica*, *Alnus*, *Juglans*), *Quercus* solamente llegó hasta el límite de Colombia y Ecuador.

Los elementos arbóreos del sur y del norte se adaptaron al nuevo medio diferenciando en general nuevas especies. Los géneros de origen (neo)tropical, formaron también nuevas especies adaptadas a las nuevas condiciones de los bosques andinos. Mientras los elementos introducidos del norte no tuvieron sino el plioceno y pleistoceno (máximo 6 millones de años) para este proceso evolutivo en el continente, los de origen austral-

antártico, como *Weinmannia* y *Podocarpus*, tuvieron más tiempo (y formaron más especies). En el sur del continente la flora austral-antártica tuvo lógicamente un desarrollo evolutivo *in situ* mucho más largo. El proceso evolutivo-adaptativo de los elementos (neo)tropicales tuvo también mucho más tiempo: para la zona subandina (subtropical) éste pudo haber principiado ya en el terciario inferior, y para la zona andina (templada) quizás localmente en el mioceno. Así es que pudieron evolucionar géneros netamente andinos como *Mauria*, *Gaiadendron*, *Bucquetia*, *Vallea* y *Cinchona*. Géneros andinos con *Polylepis* y *Aragoa* deben haber evolucionado de ancestros austral-antárticos.

Así, los bosques y selvas andinas muestran al nivel genérico una mezcla de elementos neo (resp. pan-)tropicales, austral-antárticos, holárticos y "holárticos-terciarios". En el sur del continente es más alta la proporción de elementos austral-antárticos (especialmente en los géneros de especies dominantes). En la zona tropandina dominan fuertemente los géneros de origen neotropical, pero con frecuencia las especies dominantes pertenecen al género austral-antártico *Weinmannia*, especialmente en el bosque andino templado. Asimismo, géneros holárticos se han constituido en dominantes de considerable importancia, como es el caso con *Quercus* en la región norandina.

En los bosques tropandinos los elementos de origen templado aumentan con la altitud. A nivel de especies, la mayoría de los componentes de los bosques montanos tropandinos hay que clasificarlos como andinos, especialmente en la zona templada.

El poblamiento de las zonas altoandinas, por encima del límite altitudinal del bosque, se inició inmediatamente después que las alturas estuvieron disponibles. Los elementos de la flora subantártica, del extremo sur del continente, pudieron migrar hacia el norte y hacia niveles altitudinalmente superiores, siguiendo la zona por encima del límite arbóreo a medida que avanzaba el solevantamiento. Cuando la zona tropandina llegó a suficiente altura, pudo recibir elementos de esta flora. Muchos elementos subantárticos de la flora tropandina son plantas de turberas, que pudieron migrar por la zona seca de la puna austral desde turbera a turbera (véase Cleef 1978, 1981). En el transcurso

del plioceno la posibilidad de migración de elementos holárticos fríos aumentaba. Actualmente los dos elementos (holárticos y antárticos) al nivel genérico constituyen aproximadamente la mitad del total (un cuarto cada uno). Esto se repite aproximadamente para la flora de páramo y de la puna. Ciertos elementos holárticos pudieron llegar hasta el extremo sur del continente. Un 10 por ciento de los géneros es endémico (elemento andino); pero hay que advertir que en el páramo muchos de ellos son elementos del subpáramo y se originaron en la parte alta del bosque (alto-andino). El subpáramo debe también tener una historia más antigua que pudo haberse iniciado ya en el mioceno en las partes altas de los cerros (entre 1.000 y 2.000 m), con vegetación semiabierto o abierta a causa de condiciones extremas (edáficas, climáticas) para la vegetación arbórea. De esta fase "pre-páramo" podrían datar ciertos elementos andinos y también ciertos elementos que tiene el páramo actual en común con la sabana tropical.

Una vez que se presentaron alturas por encima del límite altitudinal arbóreo de esa época, principió la fase "protopáramo" del plioceno. El límite del bosque se hallaba probablemente unos centenares de metros más bajo (en comparación con la temperatura media anual) que hoy día, ya que la zona de bosque (alto)andino todavía no se había desarrollado bien. Así, el protopáramo cubría superficies relativamente grandes, facilitando la inmigración de elementos austral-antárticos (resp. subantárticos) y holárticos fríos, y el intercambio de elementos con la zona de la puna (por lo menos 30% de los géneros en común). La zona baja del páramo (subpáramo) es la más antigua y contiene el porcentaje más alto de géneros endémicos andinos. La zona más alta del páramo (el superpáramo) es la más reciente, no contiene sino unos pocos géneros endémicos (junto con el propio páramo alto) y tiene el porcentaje más alto de géneros de origen de las zonas de clima templado y frío. La migración (y evolución) fue importante en el plioceno, pero continuó en el pleistoceno.

En los últimos 2 millones de años (y probablemente más) se sucedieron varios ciclos glaciales-interglaciales que tuvieron un efecto considerable en la diferenciación de nuevas especies y en la distribución de las mismas; la vegetación de páramo

se restringió a refugios relativamente pequeños durante los interglaciales, con el consecuente aislamiento de poblaciones, mientras que se expandía considerablemente durante las glaciaciones, juntándose las áreas pequeñas para formar unas pocas mucho más grandes que posibilitaron el intercambio de especies. En la puna, grandes áreas de glaciares y de lagunas constituyeron barreras durante las glaciaciones, las cuales desaparecieron durante los interglaciales, con efectos similares en el proceso de especiación y distribución de las plantas, pero el número de refugios y la efectividad del aislamiento fue aparentemente menor que en el páramo. Las diferentes fases climáticas que se alternaban (cálida-fría, seca-húmeda y distintas combinaciones de ambas), creaban diferentes posibilidades para la migración e inmigración de especies.

Como los cambios de clima provocan cambios en la vegetación, se puede decir que la formación y evolución de la flora andina se produjo no solamente bajo la influencia de movimientos tectónicos (movimientos de placas, movimientos orogénicos) con sus consecuencias geográficas, sino también bajo la influencia de cambios climáticos continuos, que se presentaban ya en el terciario superior, pero que tomaron carácter dramático durante el pleistoceno. Se puede concluir diciendo que tanto la dinámica tectónica como la climática fueron, naturalmente junto con los factores genéticos, el motor para la formación y evolución de la flora andina.

LITERATURA CITADA

- CLEEF AM (1978) Characteristics of neotropical paramo vegetation and its subantarctic relations. In: Troll C & W Lauer (Eds.) Geocological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains. Erdwiss. Forsch. 11, Wiesbaden: 365-390.
- CLEEF AM (1979) The phytogeographical position of the neotropical vascular paramo flora with special reference to the Colombian Cordillera Oriental. In: Larsen K & L B Holm-Nielsen (Eds.) Tropical Botany. Academic Press, London, New York: 175-184.
- CLEEF AM (1981) The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. Dissertationes Botanicae 61, Cramer, Vaduz.
- GONZALEZ-GUZMAN AE (1967) A palynological study of the Upper Los Cuervos and Mirador formations. Thesis. E J Brill, Leiden.
- GRAHAM A (1973) History of the arborescent temperate element in the northern Latin American biota. In: Graham A (Ed.) Vegetation and vegetational history of northern Latin America. Elsevier, Amsterdam: 301-314.
- HERNGREEN GFW (1975) Palynology of Middle and Upper Cretaceous strata in Brazil. Meded. Rijks Geol. Dienst Nw. Ser. 26(3): 39-91.
- KEIGWIN JR LD (1978) Pliocene closing of the Isthmus of Panama based on biostratigraphical evidence from nearby Pacific Ocean and Caribbean Sea cores. Geology 6: 630-634.
- LOZANO C, JS HERNANDEZ & JE HENAO (1979) El género *Trigonobalanus* Forman en el neotrópico I. Caldesia 12(60): 517-538.
- LOZANO C, JS HERNANDEZ & JE HENAO (1980) El género *Trigonobalanus*. Forman en el neotrópico II. Caldesia 13(61): 9-44.
- SCHMITHUSEN J (1956) Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. Bonner Geographische Abhandlungen 17: 1-86.
- SIMPSON BB (1975) Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. Paleobiology 1: 273-294.
- VAN DER HAMMEN T (1957) Climatic periodicity and evolution of South American Maestrichtian and Tertiary floras. Boletín Geológico 5(2): 49-91. Bogotá.
- VAN DER HAMMEN T & AM CLEEF (en prensa) Evolution of the high andean paramo ecosystem: flora and vegetation. In: Monasterio M & F Vuilleumier (Eds.) Evolution and Adaptation in Tropical High Mountains. Springer, New York.
- VAN DER HAMMEN T & C GARCIA DE MUTIS (1965) The Paleocene pollen flora of Colombia. Leidse Geol. Medel. 35: 105-116.
- VAN DER HAMMEN T, H WERNER & H VAN DOMMELEN (1973) Palynological record of the upheaval of the northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its High-Andean biota. Rev. Palaeobot. Palynol., 16: 1-122 (Also in The Quaternary of Colombia Vol. 2).
- VAN DER HAMMEN T, TA WIJMSTRA & WH ZAGWIJN (1971) The floral record of the Late Cenozoic of Europa. In: Turekian KK (Ed.) The Late Cenozoic Glacial Ages. Yale Univ. Press, New Haven, London: 391-424.
- VAN HOEKEN-KLINKENBERG PMJ (1966) Maestrichtian, Paleocene and Eocene pollen and spores from Nigeria. Leidse Geol. Meded. 38: 37-48.