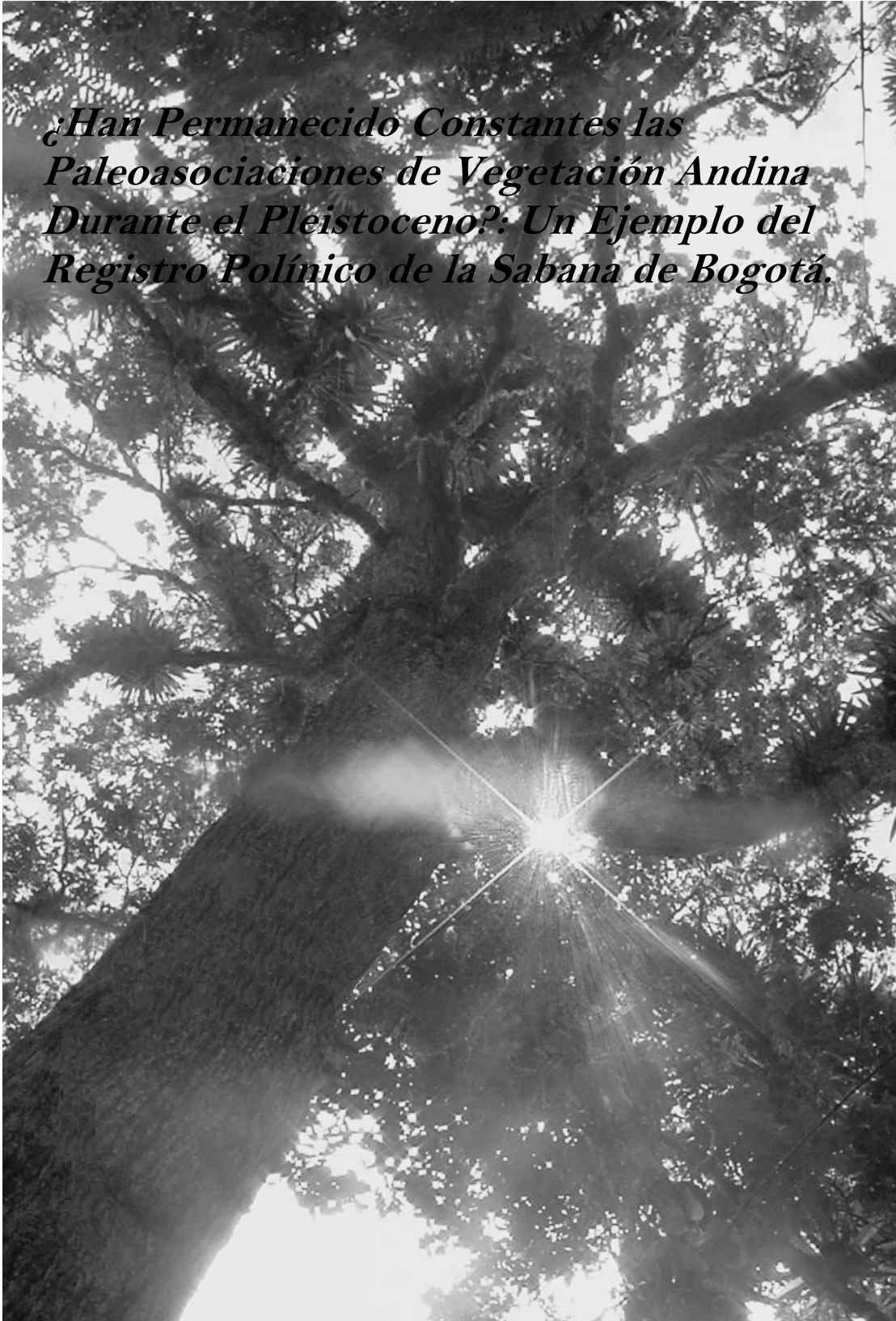




*¿Han Permanecido Constantes las
Paleoasociaciones de Vegetación Andina
Durante el Pleistoceno?: Un Ejemplo del
Registro Polínico de la Sabana de Bogotá.*

Yuri C. García Castro

*¿Han Permanecido Constantes las
Paleoasociaciones de Vegetación Andina
Durante el Pleistoceno?: Un Ejemplo del
Registro Polínico de la Sabana de Bogotá.*



***¿Han Permanecido Constantes las Paleoasociaciones
de Vegetación Andina Durante el Pleistoceno?: Un
Ejemplo del Registro Polínico de la Sabana de
Bogotá.***

Yuri Carolina García Castro

***Universidad Industrial de Santander
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología
Bucaramanga
2006***

***¿Han Permanecido Constantes las Paleoasociaciones
de Vegetación Andina Durante el Pleistoceno?: Un
Ejemplo del Registro Polínico de la Sabana de
Bogotá.***

Yuri Carolina García Castro

*Tesis de Grado para optar al título de
Bióloga*

Directores

Carlos Alberto Jaramillo Muñoz

Geólogo PhD.

Smithsonian Tropical Research Institute

Vladimir Torres Torres

Geólogo PhD.

Instituto Colombiano del Petróleo

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2006

Portada: *Quercus humboldtii*.

Inmigrante reciente (290 ka) en Colombia, proveniente del hemisferio Norte. La llegada de este taxón, desde el Pleistoceno medio, produjo notables cambios en la vegetación boscosa. Actualmente, los robledales se asocian con la protección de cuencas hídricas y la regulación del clima regional; sin embargo la tala indiscriminada, ha producido grandes pérdidas de la cobertura de los bosques de roble. El árbol que a su llegada “impacto” la ecología de la vegetación andina, es hoy un testigo silencioso de la degradación de nuestros bosques y la consecuente pérdida de nuestra diversidad.

Fotografía: Francy M. Carvajal, 2006.

Parche de bosque de roble La Herradura, Reserva Páramo La Floresta, Zapatota, Santander.



Este estudio fue financiado por el Instituto Colombiano del Petróleo ECOPETROL-ICP, bajo el convenio de Cooperación Tecnológica No. 001 de 2003 con la Universidad Industrial de Santander; y llevado a cabo en el Laboratorio de Bioestratigrafía, Unidad de Investigación del Instituto Colombiano del Petróleo, Piedecuesta, Santander. Los datos utilizados son cortesía de Henry Hooghiemstra, Laboratorio Hugo de Vries, Universidad de Ámsterdam.

PAUSA

*De vez en cuando hay que hacer
una pausa
contemplarse a sí mismo
sin la fruición cotidiana
examinar el pasado
rubro por rubro
etapa por etapa
baldosa por baldosa
y no llorarse las mentiras
sino cantarse las verdades.*

Mario Benedetti

A mis Padres, Carlos H. García y Yury S. Castro

AGRADECIMIENTOS

Si solo pensara en agradecer a aquellas personas que de alguna aportaron durante el desarrollo de este trabajo de grado, estaría dejando de lado a todas aquellas personas que estuvieron conmigo en este largo camino que hoy finaliza (ó empieza?) , con la escritura final de este pequeño libro. Por lo tanto, no me resta más que simplemente decir Gracias...

A Dios.

Al Instituto Colombiano del Petróleo ECOPETROL-ICP, por la financiación de este proyecto.

A mis padres, Carlos y Yury, sencillamente por todo: por su amor, ejemplo, comprensión y apoyo, y sin duda alguna, por los regañones que nunca serán suficientes.

A mi hermano Brayan: porque mi mayor inspiración siempre ha sido darle el mejor ejemplo.

A Gonzalo Parra, por su amor e incondicionalidad. Porque en los momentos difíciles siempre me lleno de fuerza y apoyo.

A mi director Vladimir Torres: un maestro que más allá de enseñar con el conocimiento, lo hace con el ejemplo, y sin quien este trabajo, no hubiese sido posible.

A Carlos Jaramillo, director de este proyecto, por brindarme la oportunidad de desarrollar el planteamiento de su idea. Sus correcciones y aportes invaluable direccionaron siempre el desarrollo de este trabajo.

A Henry Hooghiemstra, Universidad de Ámsterdam, por facilitarme los datos, de los pozos Funza-1 y Fúquene-7, utilizados en el desarrollo de este proyecto.

A Pierre Legendre (Universidad de Montréal), por sus sugerencias y amabilidad al resolver las inquietudes sobre los aspectos metodológicos utilizados en este trabajo.

Al profesor Humberto García, de quien siempre recibí la mejor de las acogidas y un espacio abierto como asistente en sus clases y trabajos de campo de Florística. Como su estudiante, me queda el ingenio y el gusto por el maravilloso mundo de las plantas.

A Daniel Miranda, con quien siempre el miedo de caer al abismo, aunque no enseña a volar, obliga a abrir las alas.

A Francy, por compartir conmigo su fuerza y entusiasmo, y por el apoyo moral y espiritual en los momentos difíciles.

A Miller, por su amistad y por ayudarme a entrar en el camino de los granitos de polen.

A la Pandilla Feliz: Caro, Ariel, Fer, Andre, Cos, Laura, Néstor y Liquen, mis grandes amigos! Por compartir tantas noches de “estudio” y trasporno tratando de entender tantos por qué? Pero que a pesar de todo la pasábamos buenísimo.

A todos los integrantes del Grupo de Bioestratigrafía-ICP por sus comentarios, sugerencias y acogida durante mi estadía en el Instituto.

Bucaramanga, 18 de octubre de 2006

CONTENIDO

	pág.
RESUMEN	xv
ABSTRACT	xvi
INTRODUCCIÓN	
1.1 LA SABANA DE BOGOTÁ: UN ARCHIVO DE LA HISTORIA DE LA VEGETACIÓN ANDINA	5
1.2 EL LEGADO DE LOS ESTUDIOS REALIZADOS EN LA SABANA DE BOGOTÁ	6
1.3 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	10
1.4 FORMULACIÓN DEL PROBLEMA	11
1.5 OBJETIVOS	12
1.5.1 Objetivo general	12
1.5.2 Objetivos específicos	12
1.6 JUSTIFICACIÓN	13
METODOLOGÍA	
2.1 SELECCIÓN DE DATOS	14
2.2 VARIACIÓN EN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS TAXONES	18
2.3 DIVISIÓN EN GRUPOS DE MUESTRAS CON COMPOSICIÓN POLÍNICA SIMILAR	18
2.4 DETERMINACIÓN DE PALEOASOCIACIONES POLÍNICAS	19

2.5	COMPARACIÓN FUNZA-1 Y FUQUENE-7	20
-----	---------------------------------	----

RESULTADOS

3.1	VARIACIÓN EN LA DISTRIBUCIÓN DE TAXONES	22
3.2	GRUPOS DE MUESTRAS DE COMPOSICIÓN POLÍNICA SIMILAR	24
3.3	PALEOASOCIACIONES A TRAVÉS DEL TIEMPO	24
3.3.1	Funza-1 (276-153 m) Concordancia entre todos los taxones	25
3.4	PALEOASOCIACIONES EN EL ESPACIO (FUNZA-1 Y FUQUENE-7 DE 88.5-30.0 ka)	36
3.4.1	Periodo 5 (F1-5b = 88.5-71.6 ka y F7-5b = 88.5-75.0 ka)	37
3.4.2	Periodo 4 (F1-4b = 71.0-50.9 ka y F7-4b = 75.0-58.0 ka)	42
3.4.3	Periodo 3 (F1-3b = 50.5-41.6 ka y F7-3b = 58.0-42.1 ka)	44
3.4.4	Periodo 2 (F1-2b = 41.0-36.0 ka y F7-2b = 42.1-34.4 ka)	46
3.4.5	Periodo 1 (F1-1b = 35.0-30.0 ka y F7-1b = 34.4-30.2 ka)	48

DISCUSIÓN

4.1	ASPECTOS ECOLÓGICOS	51
4.1.1	Las Paleoasociaciones a través del tiempo.	51
4.1.2	Las Paleoasociaciones en el espacio.	53
4.2	ASPECTOS METODOLÓGICOS	58

	CONCLUSIONES	61
--	--------------	----

	BIBLIOGRAFÍA	63
--	--------------	----

	APÉNDICES	72
--	-----------	----

LISTA DE TABLAS

	pág.
Tabla 1. Taxones representativos de bosque, páramo, subpáramo y vegetación zonal incluidos en este análisis.	17
Tabla 2. Resumen de los resultados obtenidos para el análisis de CCA, para el intervalo Funza-1 (276-153 m).	23
Tabla 3. Intervalos establecidos en el agrupamiento CONISS y número de muestras presentes en cada intervalo, para el análisis con todos los taxones y excluido <i>Alnus</i> .	24
Tabla 4. Intervalos establecidos en el agrupamiento CONISS para los intervalos de Funza-1 (28.75-2.9 m) y Fúquene-7 (17.7-9.0 m), para el periodo de 88.5-30.0 ka; número de muestras presentes y edad estimada para cada intervalo.	37

LISTA DE FIGURAS

	pág.
Figura 1. Mapa de la Sabana de Bogotá (Tomado de Torres, 2006) y la Cuenca Fúquene, se muestran los intervalos altitudinales y la ubicación del registro Funza-1 (sobre la superficie del antiguo lago a 2.500-2.600 m), y la ubicación del registro Fúquene-7.	7
Figura 2. Esquema de la distribución altitudinal ideal de los principales cinturones de vegetación de la Cordillera Oriental de Colombia, a la altitud de la Sabana de Bogotá. Se comparan las condiciones modernas (izq.) con la distribución altitudinal durante el último máximo glacial (der.). Modificado de Van der Hammen (1974).	9
Figura 3. Cronología de los sedimentos de los 357 m del registro de Funza-1 y los 586 m de Funza-2, del Altiplano de Bogotá. El control temporal esta basado en edades de huellas de fisión en cristales de zircón y comparación visual entre el registro de polen y el registro de isótopos de oxígeno marinos $\delta^{18}\text{O}$ del sitio ODP 677 (Shackleton et al., 1990), del Este del Océano Pacífico (Adaptado de Van 't Veer et al., 1995).	15
Figura 4. Diagrama de polen del pozo Funza-1 (153-276 m). Los datos están graficados a escala. De izquierda a derecha: Escala de profundidad, intervalos de muestras similares	

establecidos con CONISS, registros individuales de las abundancias de los taxones seleccionados en este análisis y agrupamiento CONISS. 16

Figura 5. Diagrama de flujo de la metodología aplicada y la secuencia de los análisis realizados en este estudio. 21

Figura 6. CCA mostrando la ordenación de las muestras, del pozo Funza-1, correspondiente al intervalo 276-153 m. 23

Figura 7. Diagrama de polen del pozo Funza-1 (28.75-2.9 m), correspondiente al periodo 88.5-30.0 ka. Los datos están graficados a escala. De izquierda a derecha: Escala de tiempo, escala de profundidad, intervalos de muestras establecidos con CONISS, registros individuales de las abundancias de los taxones seleccionados en este análisis y agrupamiento CONISS. 38

Figura 8. Diagrama de polen del pozo Fúquene-7 (17.7-9.0 m), correspondiente al periodo 88.5-30.0 ka. Los datos están graficados a escala. De izquierda a derecha: Escala de tiempo, escala de profundidad, intervalos de muestras establecidos con CONISS, registros individuales de las abundancias de los taxones seleccionados en este análisis y agrupamiento CONISS. 39

Figura 9. Relación de las paleoasociaciones encontradas en el registro Funza-1 (276-153 m), correspondiente al periodo de 1100-700 ka, según la cronología de Andriesen et al. (1993),

con los cambios climáticos registrados por la curva de isótopos marinos de oxígeno del sitio ODP 677 (Shackleton et al., 1990). Los números sobre la curva ODP 677, corresponden a las fases interglaciales.

54

Figura 10. Paleoasociaciones definidas durante el periodo de 30.0 a 88.5 ka, en relación con los cambios climáticos registrados por la curva de isótopos marinos de oxígeno ODP 769 del Este del Océano Pacífico (Linsley, 1996). La cronología de Funza-1 para el intervalo 17.7-9.0 m, según Andriessen et al., (1993); y Fuquene-7 (28.75-2.9 m según Mommersteeg (1998).

56

LISTA DE APÉNDICES

pág.

- Apéndice 1.** Asociaciones obtenidas según el agrupamiento de Ward y el test de Kendall a posteriori, pozo Funza-1 (276-153 m), para el análisis de todos los taxones. Solo se dan las asociaciones de taxones significativamente concordantes según el test de Kendall *a posteriori*. 72
- Apéndice 2.** Asociaciones obtenidas según el agrupamiento de Ward y el test de Kendall a posteriori, pozo Funza-1 (276-153 m), para el análisis excluido *Alnus*. Solo se dan las asociaciones de taxones significativamente concordantes según el test de Kendall *a posteriori*. 74
- Apéndice 3.** Asociaciones obtenidas según el agrupamiento de Ward y el test de Kendall a posteriori, pozo Funza-1 (28.75-2.9 m), para el análisis de todos los taxones. Solo se dan las asociaciones de taxones significativamente concordantes según el test de Kendall *a posteriori*. 76
- Apéndice 4.** Asociaciones obtenidas según el agrupamiento de Ward y el test de Kendall a posteriori, pozo Fuquene-7 (17.7-9.0 m), para el análisis de todos los taxones. Solo se dan las asociaciones de taxones significativamente concordantes según el test de Kendall *a posteriori*. 77

RESUMEN

Registros fósiles del Cuaternario, representan una fuente de información que permite entender la evolución de los ecosistemas actuales y los procesos que formaron las comunidades. El registro de polen de Funza-1, de los Andes Colombianos, es uno de los más completos y detallados registros continentales de cambio climático del Pleistoceno. Cambios en el espectro de polen, han sido interpretados como un movimiento altitudinal de los cinturones de vegetación en respuesta al cambio climático. Sin embargo la presencia de vegetación no análoga indica que las especies cambian independientemente, más que como una unidad.

Los objetivos de este proyecto incluyen evaluar la hipótesis nula de invariabilidad de la comunidad, a través del tiempo y el espacio, siempre que se mantengan las mismas especies presentes. El intervalo 276-153 m del pozo Funza-1, fue analizado usando análisis de agrupamiento tipo Q y R, y el test de Kendall para el establecimiento de asociaciones de taxones. El control temporal se basó en la cronología propuesta por Andriesen *et al* (1993) y por la correlación con la curva de isótopos marinos de oxígeno ODP 677 (Shackleton *et al.*, 1990).

Se determinaron intervalos de composición polínica similar y se encontró ocurrencia de paleoasociaciones polínicas no análogas en los diferentes intervalos de sistemas de bosque entre sí, a través del tiempo. De la misma manera, se encontró variación espacial de las paleoasociaciones, en dos localidades (Funza-1 y Fúquene-7) diferentes con condiciones paleoambientales similares, separadas por 100 km, durante el período de 30.0 a 88.5 ka. Estos resultados reflejan un comportamiento individualista de las especies en respuesta al cambio climático, así como una fuerte influencia de las relaciones interespecíficas, producto de los eventos de inmigración (p.e. *Alnus* y *Quercus*), en la composición y variabilidad de las asociaciones que forman la paleocomunidad. Se concluye que, mientras los mismos organismos estén presentes, los anteriores factores conducen a la ocurrencia de paleoasociaciones no análogas a través del tiempo y el espacio.

Palabras claves: Sabana de Bogotá, palinología, Pleistoceno, Bosque andino, Páramo, análisis multivariado, paleoasociaciones polínicas.

ABSTRACT

Long Quaternary pollen record allow to understanding the evolution of present ecosystems. Furthermore they provide important information about processes forming communities. The Funza-1 pollen records from Colombian Andes is one the most complete and detailed continental record of climate change of the Pleistocene. Changes in the pollen spectra have been interpreted as a vertical shifting of vegetation belts in the mountain slopes in response to climate change. However, the presence of non-analogue vegetation suggests that species have independently changed rather than as a single unit.

Aims of this project include evaluating the “null hypothesis” regarding the invariability of the community in both time and space with the same species composition. Q and R-mode cluster analysis, and Kendall coefficient of concordance were conducted to Funza-1 pollen record (interval 276 to 153 m) in order to determine taxa associations. Time control is based in chronology proposed by Andriessen *et al* (1993) and the correlation with the marine oxygen isotopes record of the ODP 677 (Shackleton *et al.*, 1990).

We found non-analogue pollen paleoassociations occurrence through the time among different forest intervals and spatial variations of the paleoassociations between different sites (Funza-1 and Fúquene-7) with similar palaeoenvironmental conditions during the period from 88.5 to 30.0 kyr. These results show individualistic behavior of taxa in response to climatic change. Immigration events (e.i. *Alnus* and *Quercus*) caused changes in forest composition and variability in associations into the paleocommunity. We conclude that while the same species are present, these factors conducted to occurrence of non-analogue paleoassociations through the time and the space.

Key words: Sabana de Bogotá, palynology, Pleistocene, Andean forest, Paramo, multivariate analysis, pollen paleoassociations.

INTRODUCCIÓN

1.1 LA SABANA DE BOGOTÁ: UN ARCHIVO DE LA HISTORIA DE LA VEGETACIÓN ANDINA

Registros de polen fósil y cambio climático, permiten entender los cambios experimentados por los ecosistemas terrestres actuales (Hooghiemstra y Ran, 1994; Hooghiemstra, 1995), así mismo registros continentales ofrecen una valiosa fuente de información de aquellos procesos que han llevado a la formación de las comunidades vegetales (Jablonski y Sepkoski, 1996). Sin embargo, son pocos los registros continentales que ofrecen un archivo continuo de dichos cambios. Para el Neotrópico se puede documentar la historia de la vegetación a través de los registros palinológicos del Cenozoico (p.e. Van der Hammen et al., 1973; Hooghiemstra, 1984; Wijninga, 1996a, b; Rull, 1999; Wille et al., 2001; Jaramillo et al., 2006; Torres, 2006).

Entre los registros continentales más completos y detallados de las variaciones climáticas y de cambios ecológicos ocurridos a la vegetación durante el Pleistoceno, se encuentran los 357 m del registro palinológico del pozo Funza-1 (Hooghiemstra, 1984; 1989; Hooghiemstra y Ran, 1994), proveniente de la Sabana de Bogotá a 2550 msnm (4° 45' N, 74° 15' W), en la Cordillera Oriental de Colombia (Figura 1). Al finalizar el levantamiento de la parte central de los Andes del Norte hace aproximadamente 3 Ma, el Altiplano de Bogotá fue un extenso lago, que ocupó una cuenca intermontana subsidente, el desarrollo de estas condiciones geológicas permitió la acumulación de

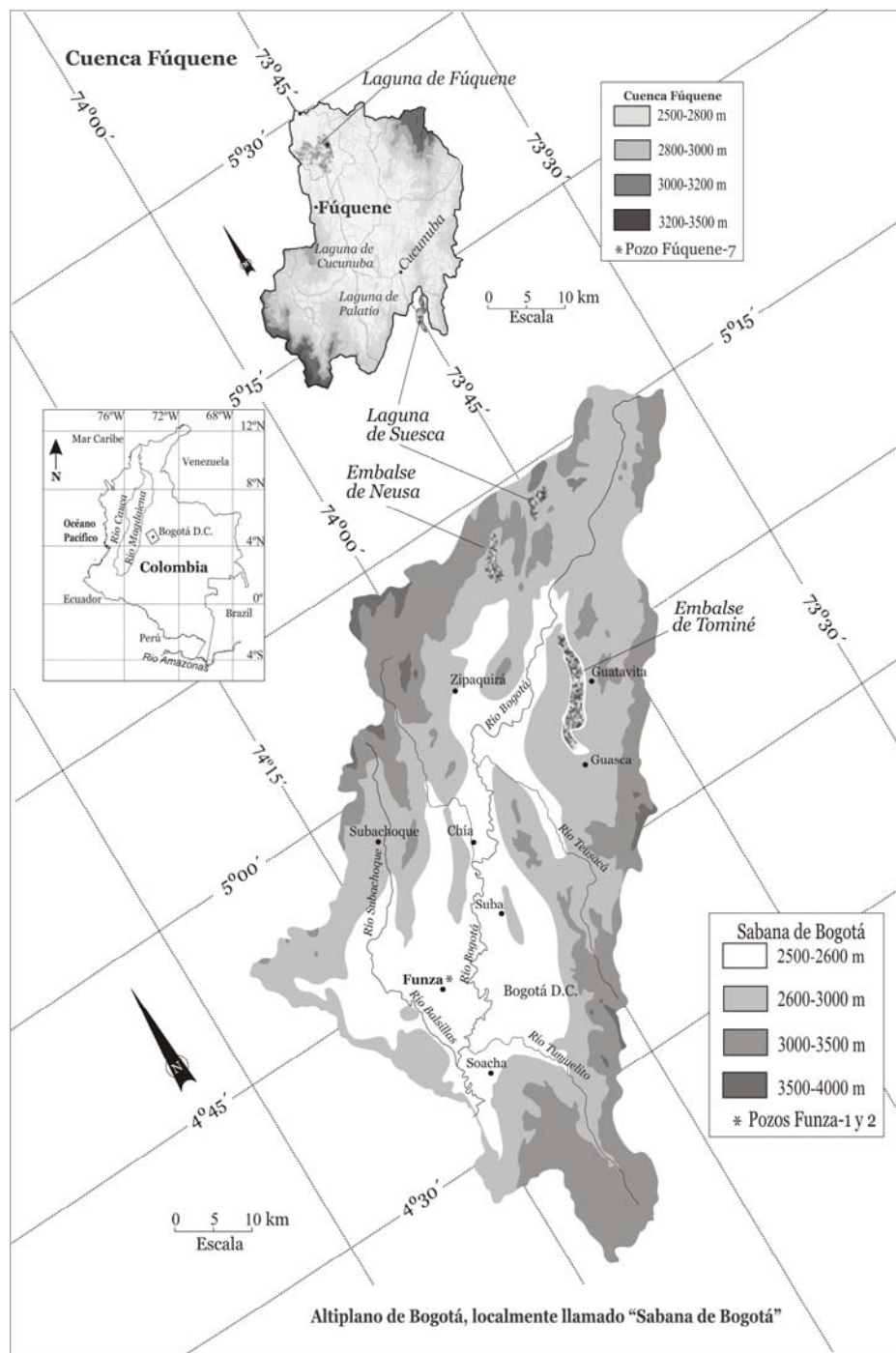
aproximadamente 600 m de sedimentos lacustres, en los cuales se preservó el polen y esporas de la vegetación existente alrededor de la cuenca (Hooghiemstra y Sarmiento, 1991; Torres et al., 2005).

La ubicación de la Sabana de Bogotá a 2550 m, entre la posición máxima de la línea superior del bosque a 3400 m y la posición mínima a 1900 m, constituye una ubicación estratégica para registrar los cambios en la composición de la vegetación como respuesta al cambio climático (Hooghiemstra y Ran, 1994), los cuales se ven reflejados en el desplazamiento altitudinal de la línea superior del bosque. Durante las condiciones glaciales los alrededores del paleolago de Bogotá estuvieron cubiertos por vegetación de páramo, mientras que durante los períodos interglaciales esta vegetación fue reemplazada por bosque andino (Hooghiemstra, 1984, 1989; Hooghiemstra et al., 1993; Van 't Veer et al., 1995).

1.2 EL LEGADO DE LOS ESTUDIOS REALIZADOS EN LA SABANA DE BOGOTÁ

La exploración de los sedimentos del Plioceno y Cuaternario de la Sabana de Bogotá, inició en la década de los 50, con la fundación de la sección de Palinología y Paleobotánica del Servicio Geológico Nacional, después INGEOMINAS. A partir de este momento, diversos estudios paleoclimáticos y paleoecológicos se han hecho en el área de la Sabana de Bogotá, entre éstos se encuentran los aportes pioneros de Van der Hammen y González (1960, 1963), los análisis palinológicos de los registros CUX-CUY (Van der Hammen y González 1964); y el corazón Ingeominas I (Torres, 1995).

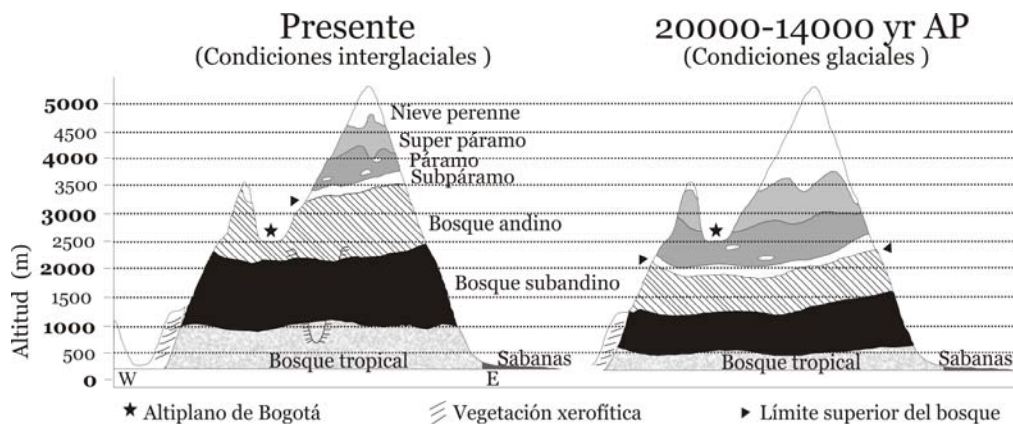
Figura 1. Mapa de la Sabana de Bogotá (Tomado de Torres, 2006) y la Cuenca Fúquene, se muestran los intervalos altitudinales y la ubicación del registro Funza-1 (sobre la superficie del antiguo lago a 2.500-2.600 m), y la ubicación del registro Fúquene-7.



Los corazones de Funza-1 y 2 han sido analizados en términos de bioestratigrafía, fitogeografía y cambios en la vegetación en respuesta al cambio climático (Hooghiemstra, 1984; Hooghiemstra y Cleef, 1994; Hooghiemstra y Ran, 1994; Van 't Veer et al., 1995), permitiendo generalizaciones de la bioestratigrafía y climatoestratigrafía del Plioceno y Cuaternario de Colombia (Van der Hammen y Hooghiemstra, 1995) y modelos de la evolución del bosque montano y páramo (Hooghiemstra y Cleef, 1995; Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000; Torres, 2006). Estos resultados han reflejado movimientos altitudinales de los cinturones de vegetación, respecto a su elevación actual (Figura 2), como respuesta a los cambios climáticos (Hooghiemstra, 1995; Hooghiemstra y Cleef, 1995; Van der Hammen y Rangel, 1997). Así mismo se ha encontrado co-ocurrencia y relaciones de dependencia entre taxones, que reflejan asociaciones polínicas precursoras de asociaciones vegetales, ubicadas actualmente en la Sabana de Bogotá (Hooghiemstra, 1984, 1989, 1995; Marchant et al., 2002). Sin embargo, en las asociaciones palinológicas de la parte inferior del registro de Funza-1, correspondiente al Pleistoceno medio, se observan algunos tipos de vegetación que difieren de las asociaciones de la parte superior (Pleistoceno tardío) y a su vez de las asociaciones de bosque modernas (Hooghiemstra, 1984, 1989; Hooghiemstra y Sarmiento, 1991), sugiriendo la existencia de comunidades vegetales no análogas y continuo cambio en la composición de las mismas a través del tiempo.

El registro de Fuquene-7, tomado del área del Lago de Fuquene (Figura 1), ubicado a 2580 m (5° 27' N, 73° 46' W), 100 km al Norte del municipio de Funza, en la prolongación Norte de la Sabana de Bogotá, se incluye dentro de los registros palinológicos que reflejan los cambios

Figura 2. Esquema de la distribución altitudinal ideal de los principales cinturones de vegetación de la Cordillera Oriental de Colombia, a la altitud de la Sabana de Bogotá. Se comparan las condiciones modernas (izq.) con la distribución altitudinal durante el último máximo glacial (der.). Modificado de Van der Hammen (1974).



ocurridos a la vegetación, durante el Pleistoceno superior (Mommersteeg, 1998). El altiplano de Fúquene alcanza un área de 400 km² y es drenado por el Río Suta. La laguna de Fúquene cubre 35 km² y alcanza una profundidad máxima entre 5 y 6 m. De ahí que la ubicación de este paleolago sobre un altiplano ínter montano permite encontrar en sus sedimentos, el archivo polínico de la vegetación circundante (Van der Hammen y Hooghiemstra, 2003); y las condiciones ecológicas y de sedimentación de esta cuenca, permiten establecer comparaciones paleoecológicas con otros corazones del Altiplano de Bogotá. (Van der Hammen y Hooghiemstra, 2003). El corazón de Fuquene-7, alcanza una profundidad de 14 m, correspondientes a los últimos 88.5 ka, los resultados del análisis completo de este registro fueron publicados por Mommersteeg (1998).

1.3 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Para muchos ecólogos y paleoecólogos, una comunidad corresponde a una asociación de especies espacio temporalmente recurrente, que no conlleva al establecimiento de una unidad funcional y cuyas interacciones bióticas no determinan la estructura de la misma; y el registro fósil permite entender la respuesta de las comunidades a diferentes procesos de cambio ecológico y evolutivo (Jablonski y Sepkoski, 1996), permitiendo la construcción de modelos a gran escala espacio-temporal (Hooghiemstra y Ran, 1994; Jablonski y Sepkoski, 1996). Sin embargo, para varios autores (p. e. Colinvaux, 1996; Willis y Niklas, 2004; Case et al., 2005), el registro de cambios climáticos del Cuaternario deja ver que especies marinas y terrestres cambiaron independientemente, y no como una sola unidad, mostrando un comportamiento independiente en la respuesta de los taxones a fenómenos externos. Estas respuestas individualistas de las especies que han conducido a una naturaleza fluida y de estructura cambiante de las comunidades, puede atribuirse a condiciones climáticas diferentes a las actuales y a tasas de migración diferentes entre los miembros de una comunidad (Jablonski y Sepkoski, 1996). Tal es el caso de ocurrencia de floras que no presentan semejanza con distribuciones modernas, como los bosques húmedos de Panamá durante el último glacial (Bush y Colinvaux, 1990). En la Amazonia ecuatoriana, por ejemplo, el bosque lluvioso tropical fue reemplazado en las partes altas más húmedas durante el último glacial por asociaciones boscosas diferentes a las modernas (Liu y Colinvaux, 1985; Bush et al., 1990).

El entendimiento del comportamiento de las comunidades a grandes escalas de tiempo macroecológicas y macroevolutivas permite analizar: 1) El comportamiento independiente de las especies y 2) las interacciones bióticas que pueden afectar la estructura de la comunidad (Jablonski y Sepkoski, 1996). Con la realización de este trabajo, se espera responder si las asociaciones polínicas encontradas en el registro del Pozo Funza-1, han permanecido constantes a través del tiempo y si estas han respondido como un todo a los cambios climáticos producto de los ciclos glacial-interglacial; ó si cada taxón ha respondido de manera independiente al cambio climático, variando significativamente la conformación de la comunidad en el tiempo.

1.4 FORMULACIÓN DEL PROBLEMA

El registro de Funza-1 muestra que ciertos taxones y grupos de taxones son más susceptibles a los cambios climáticos y en el diagrama de polen se observan algunas asociaciones características de ciertas condiciones ambientales (Hooghiemstra, 1984, 1989; Van 't Veer et al., 1995; Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000). No obstante, de la inspección cualitativa de las abundancias surgen interrogantes tales como: 1) ¿La respuesta de los taxones, a cambios en las condiciones ambientales, se da de manera sincrónica? 2) ¿Realmente la comunidad permanece invariable a través del tiempo?. De ser así, ¿encontraremos la ocurrencia espacial de los mismos tipos de paleoasociaciones, en sistemas con similares condiciones paleoecológicas y paleoambientales? En este trabajo se busca evaluar la hipótesis nula de invariabilidad de las asociaciones, es decir, que los cinturones de vegetación mantienen su estructura en el tiempo, mientras los mismos

organismos estén presentes. Para probar esto se propone 1) Determinar si cada taxón responde independientemente y como consecuencia, si la conformación de la comunidad ha variado a través del tiempo. 2) Reconocer si la respuesta independiente de los taxones induce a la conformación de paleoasociaciones diferentes estructuralmente en el espacio, en un mismo intervalo de tiempo, con la comparación entre el registro Funza-1 y Fuquene-7 en el intervalo de 30.0 a 88.5 ka.

1.5 OBJETIVOS

1.5.1 General

Establecer si existe variación en la composición de las paleoasociaciones polínicas a través del tiempo y en el espacio, durante el Pleistoceno de la Sabana de Bogotá.

1.5.2 Específicos:

Determinar asociaciones de taxones que co-ocurran a través del tiempo, a lo largo del pozo Funza-1 en el intervalo de 276 a 153 m, correspondiente al periodo de tiempo de 1100 a 700 ka.

Definir la ocurrencia de paleoasociaciones polínicas en el espacio, durante el periodo de tiempo de 88.5 a 30.0 ka, en dos localidades diferentes con condiciones paleoecológicas y paleoambientales similares.

1.6 JUSTIFICACIÓN

El interés en el establecimiento de asociaciones biológicas, se debe a que su estructura permite extraer y predecir condiciones ambientales. Igualmente las asociaciones constituyen mejores indicadores de dichas condiciones, que las especies individuales, ya que corresponden a una abstracción de las respuestas de especies individuales a las condiciones ambientales. (Legendre y Legendre, 1998).

Entender la dinámica de los ecosistemas antiguos en respuesta a eventos climáticos pasados, “tiene más que un interés histórico” (Hooghiemstra y Cleef, 1995), dado que el conocimiento de estos aspectos de la historia del Norte de Sur América, es importante para el entendimiento de modelos modernos de biogeografía, biodiversidad y paleoclimatología (Hooghiemstra y Cleef, 1995), y para la comparación de historias climáticas basadas en registros marinos y terrestres (Hooghiemstra y Ran, 1994), ayudando a proyectar modelos regionales de cambio de la biota en respuesta a cambios climáticos (Van der Hammen y Rangel, 1997; Hannah et al., 2002), dada la necesidad de estrategias de uso de los ecosistemas (Hooghiemstra y Cleef, 1995).

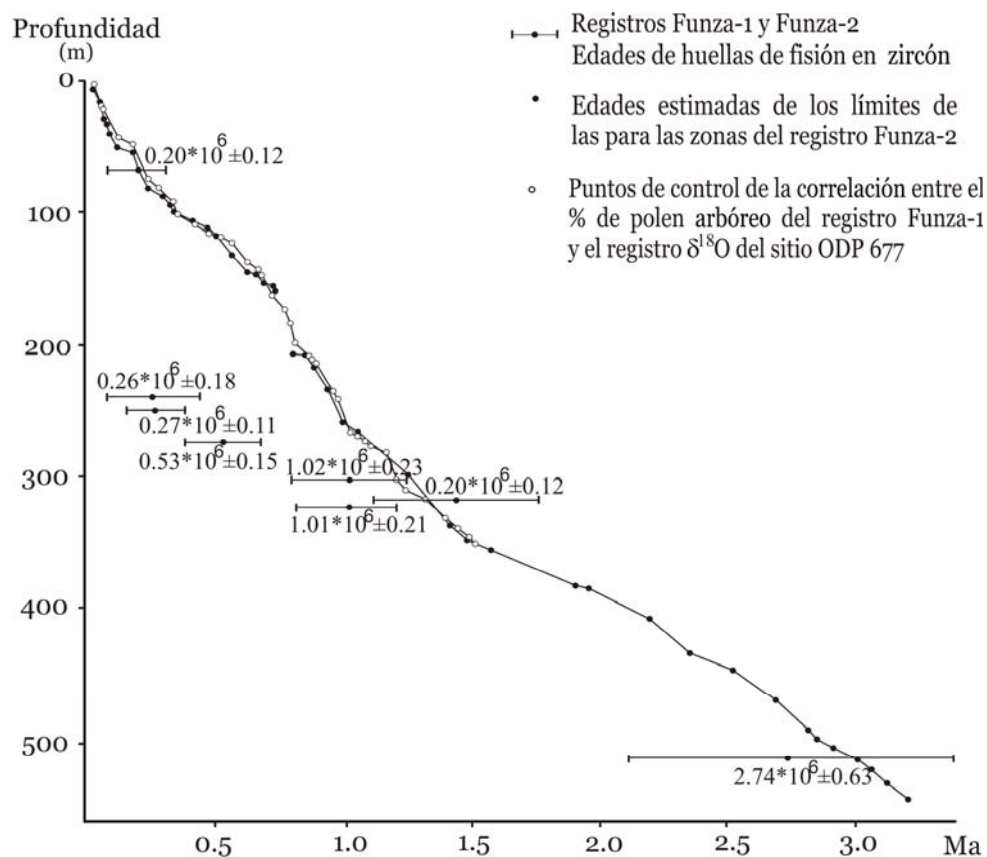
METODOLOGÍA

2.1 SELECCIÓN DE DATOS

El pozo Funza-1 fue perforado en 1975, cerca a la Villa de Funza en la Sabana de Bogotá y alcanzó una profundidad de 357 m. Este registro incluye 1230 muestras, depositadas en el Laboratorio Hugo de Vries, Departamento de Palinología, Universidad de Ámsterdam. El análisis palinológico y los resultados del análisis completo de este registro fueron realizados por Henry Hooghiemstra y publicados en 1984. El registro palinológico de este pozo representa el intervalo de tiempo de 30 ka a 1400 ka (Figura 3), de acuerdo con la cronología de Andriessen et al. (1993).

Para este estudio, se escogió el intervalo comprendido entre 276 y 153 m, correspondiente al período 1100-700 ka (Andriessen et al., 1993). Este intervalo fue seleccionado, porque alrededor de 700 ka se detecta un cambio en la periodicidad de los ciclos de Milankovitch, pasando de períodos de 41 ka a períodos de 100 ka, relacionados con la oblicuidad y la excentricidad de la órbita terrestre, respectivamente (Hooghiemstra et al., 1993). Igualmente, durante este intervalo se registran eventos de inmigración de taxones de altas latitudes como *Alnus*, cambiando la composición florística del bosque (Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000; Torres, 2006;). El registro palinológico del intervalo analizado, se puede ver en la Figura 4.

Figura 3. Cronología de los sedimentos de los 357 m del registro de Funza-1 y los 586 m de Funza-2, del Altiplano de Bogotá. El control temporal esta basado en edades de huellas de fisión en cristales de zircón y comparación visual entre el registro de polen arbóreo y el registro de isótopos de oxígeno marinos $\delta^{18}\text{O}$ del sitio ODP 677 (Shackleton et al., 1990), del Este del Océano Pacífico (Adaptado de Van 't Veer et al., 1995).



Para el establecimiento de las paleoasociaciones polínicas, se tomaron 31 taxones representativos de bosque andino, páramo y subpáramo (Tabla 1), según lo descrito por Hooghiemstra y Ran (1994), presentes en más del 10% de las muestras analizadas. Las muestras con suma de polen inferior a 200 granos, no se tuvieron en cuenta para el análisis. Los análisis se llevaron a cabo para todos los taxones seleccionados, y excluyendo *Alnus*, debido a que este taxón se comporta como un

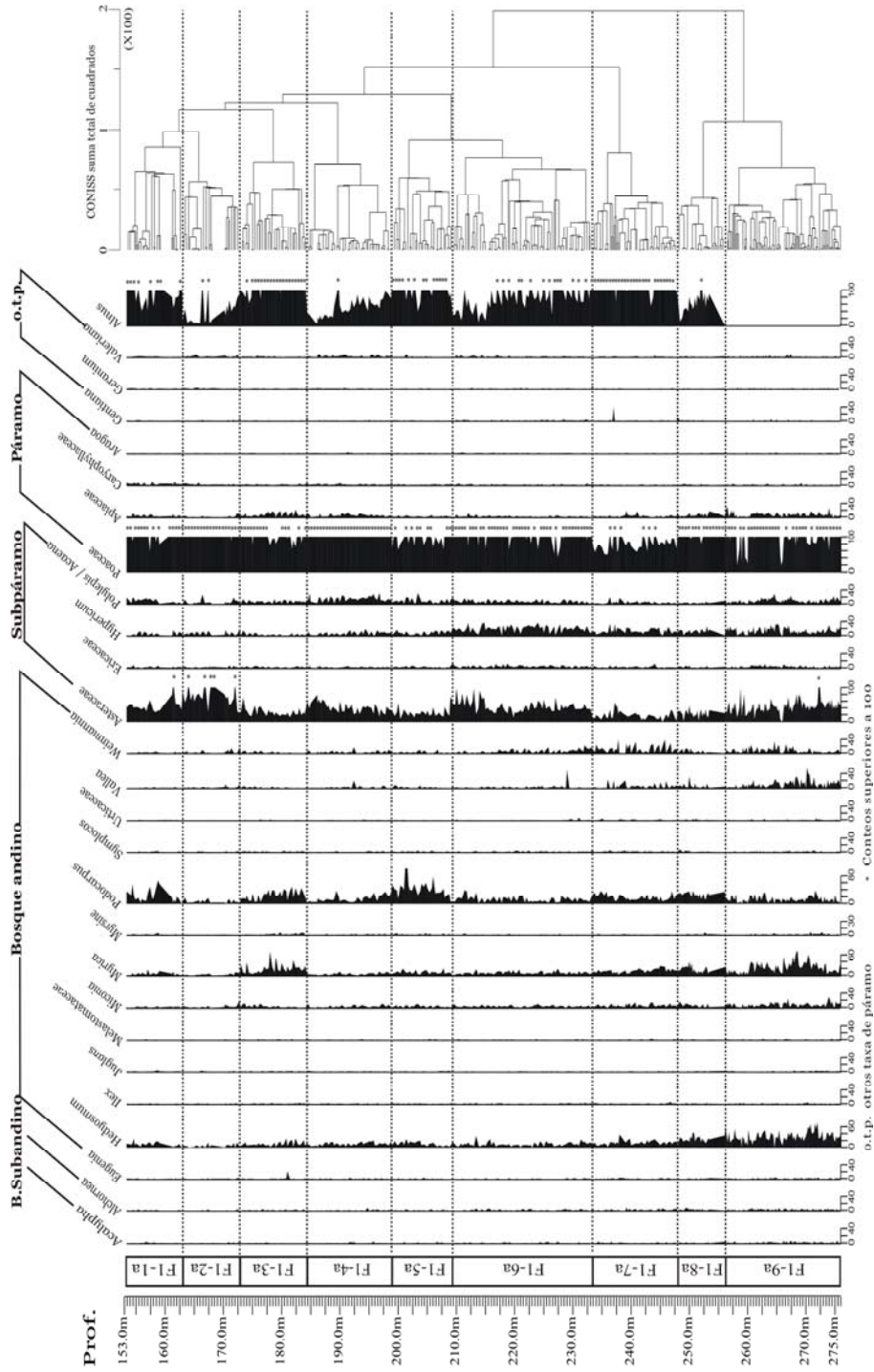


Figura 4. Diagrama de polen del pozo Funza-1 (153-276 m). Los datos están graficados a escala. De izquierda a derecha: Escala de profundidad, intervalos de muestras similares establecidos con CONISS, registros individuales de las abundancias de los taxones seleccionados en este análisis y agrupamiento CONISS.

elemento local y solo se registra en condiciones climáticas cálidas, cuando la posición altitudinal del límite superior del bosque se ubicó sobre la posición del Altiplano de Bogotá a 2550 m (Hooghiemstra et al., 1993).

Tabla 1. Taxones representativos de bosque, páramo, subpáramo y vegetación zonal incluidos en este análisis. Después de Hooghiemstra y Ran (1994).

Bosque Subandino <i>Acalypha, Alchornea.</i>
Bosque Andino <i>Daphnopsis, Dodonaea, Eugenia, Hedyosmum, Ilex, Juglans, Melastomataceae, Miconia, Myrica, Myrsine, Podocarpus, Quercus, Symplocos, Urticaceae/Moraceae, Vallea, Weinmannia.</i>
Subpáramo <i>Asteraceae, Ericaceae, Hypericum, Polylepis/Acaena.</i>
Páramo <i>Poaceae.</i>
Vegetación Zonal <i>Alnus, Apiaceae, Aragoa, Caryophyllaceae, Gentiana, Geranium, Malvaceae, Thalictrum, Valeriana.</i>

2.2 VARIACIÓN EN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS TAXONES

Con el fin de detectar variación en la distribución de los taxones, a lo largo del intervalo analizado, se realizó un análisis de correspondencia canónico (CCA), asumiendo la profundidad como variable ambiental. Este análisis permite encontrar el eje que explica la máxima dispersión, en la distribución de los taxones. La existencia de este eje indica que el factor ambiental influencia la abundancia de los taxones correlacionados (Duivenvoorden y Young, 2001). El análisis de correspondencia canónico se realizó en el programa CANOCO para Windows 4.02 (ter Braak y Smilauer, 1999).

2.3 DIVISIÓN EN GRUPOS DE MUESTRAS CON COMPOSICIÓN POLÍNICA SIMILAR

El intervalo analizado se dividió en segmentos de acuerdo con la similitud en la composición de las muestras. Para esto se hizo un análisis de agrupamiento jerárquico con restricción estratigráfica CONISS (Grimm, 1987), el cual agrupa muestras adyacentes estratigráficamente y con composición similar, por el método de suma incrementada de cuadrados, conocido como método de Ward. Cuando se trabaja con datos polínicos, este método minimiza la dispersión o varianza entre grupos, permitiendo una buena ejecución del análisis de agrupamiento (Grimm, 1987).

El análisis cluster con restricción estratigráfica se ejecuto en el programa CONISS (Grimm, 1987) y los resultados se graficaron en Autocad.

2.4 DETERMINACIÓN DE PALEOASOCIACIONES POLÍNICAS

Una asociación biológica se define como especies que se encuentran juntas y que han desarrollado mecanismos de respuesta biológica, como adaptaciones a condiciones ambientales en común (Legendre y Legendre, 1998). En este estudio se asumen las asociaciones palinológicas como representativas de las asociaciones biológicas; éstas se determinaron con base en la co-ocurrencia de taxones, definidos por la relación entre sus abundancias.

En el establecimiento de asociaciones biológicas, es importante tener en cuenta que el método a usar simule el concepto de asociación, el coeficiente de concordancia de Kendall (W), es una medida de correlación entre pares de descriptores y en este estudio se utilizó para determinar grupos de taxones significativamente asociados. El análisis se llevó a cabo en dos partes, siguiendo la metodología propuesta por Legendre (2005). La primera parte correspondiente al test global de Kendall donde la hipótesis nula H_0 : independencia de todos los taxones. El test global se realizó para una probabilidad de 0.05, para cada uno de los segmentos establecidos con CONISS.

Para los intervalos en los que se rechazó la hipótesis nula de independencia de taxones, se realizó una correlación de Spearman entre taxones y se agruparon aquellos positiva y significativamente correlacionados, utilizando un análisis de agrupamiento por el método de Ward, para determinar los grupos de taxones congruentes. Finalmente se realizó un test de Kendall *a posteriori* a cada grupo de taxones, con 9999 permutaciones para cada taxón, con el fin de determinar los significativamente asociados.

El test de Kendall, se realizó con el programa Kendall_W (Legendre, 2004), la correlación de Spearman y el análisis de agrupamiento por el método de Ward se ejecutaron en el programa R Package 4.0 (Casgrain y Legendre, 2001). Un resumen de la metodología aplicada y la secuencia de los análisis realizados se presentan en la Figura 5.

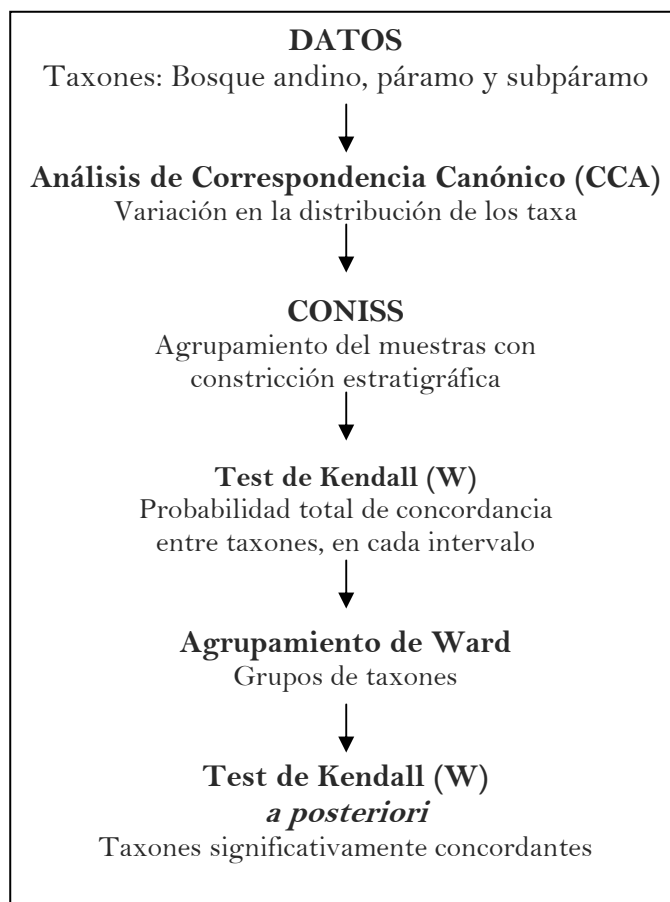
Teniendo en cuenta que el test de Kendall determina asociaciones de taxones, con base en la concordancia entre sus abundancias y con el propósito de explicar la ocurrencia y relaciones entre los taxones que las forman, se analizaron ecológicamente las asociaciones obtenidas, en cada intervalo, en términos de sus abundancias. Igualmente, se consideró la importancia de aquellos taxones con buena representación de sus abundancias en el diagrama de polen, que no fueron definidos por el test de Kendall *a posteriori*.

2.5 COMPARACIÓN FUNZA-1 Y FUQUENE-7

Con el fin de reconocer los cambios de estructura y composición de la paleocomunidad y de comparar estos cambios, en dos sitios bajo condiciones similares, se realizaron los mismos análisis a dos series de datos de dos registros con condiciones de sedimentación y paleoclima similares, para esto se tomaron las secciones de Funza-1 (2.9-28.75 m) y Fuquene-7 (9.0-17.7 m), correspondientes al período 30.0-88.5 ka. Para el intervalo de Fuquene-7 se asumió la cronología propuesta por Mommersteeg (1998). Dentro de estos intervalos se tomaron los mismos taxones (Tabla 1) tanto para Funza-1 como para Fuquene-7, excluyendo *Alnus*.

Durante este período se registra la presencia de *Quercus* como elemento inmigrante del hemisferio norte, hace 290 ka, produciendo cambios en las abundancias de los taxones de bosque y por ende, la formación de un nuevo tipo de bosque montano, conduciendo así a la ocurrencia de paleoasociaciones no análogas a las pasadas (Hooghiemstra, 1984, 1989; Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000; Hooghiemstra y Van der Hammen, 2004; Torres, 2006).

Figura 5. Diagrama de flujo de la metodología aplicada y la secuencia de los análisis realizados en este estudio.



RESULTADOS

3.1 VARIACIÓN EN LA DISTRIBUCIÓN DE TAXONES A TRAVÉS DE LA PROFUNDIDAD

La tendencia observada en la ordenación de las muestras, permite detectar grupos en su mayoría constituidos por muestras consecutivas estratigráficamente (Figura 6), aunque dentro de estos grupos se detectan muestras de otras profundidades, las cuales pueden indicar periodos cortos de cambio. La presencia de estos grupos indica la existencia de diferencias en la composición polínica de las muestras, a lo largo de diferentes secciones de intervalos a través de la profundidad del pozo. La existencia de grupos de muestras similares en este análisis de ordenación, constituyó el punto de partida para la aplicación del análisis de agrupamiento CONISS.

Los resultados obtenidos en el análisis de correspondencia canónico (Tabla 2), arrojan un coeficiente de correlación alto (0.75) entre los taxones y la variable ambiental, para el primer eje, sin embargo este coeficiente de correlación alto no significa que muchos elementos estén explicados por la influencia de la variable ambiental, dado que el primer eje solo explica el 12.2% de la varianza total (53.0%) de los taxones.

A partir de esto podemos plantear que las variaciones (Figura 6), en la distribución de los taxones a través del intervalo (276-153 m), también pueden estar influenciadas por las interacciones bióticas resultantes, tales como competencia o dependencia, dados los eventos de inmigración registrados durante este período.

Figura 6. CCA mostrando la ordenación de las muestras, del pozo Funza-1, correspondiente al intervalo 276-153 m. Intervalos: a) 153-163 m, b) 163.4-170.8 m, c) 184.4-189 m, d) 191.4-197 m, e) 206-209 m, f) 209-218.8 m, g) 233.4-236 m y h) 256.1-276 m.

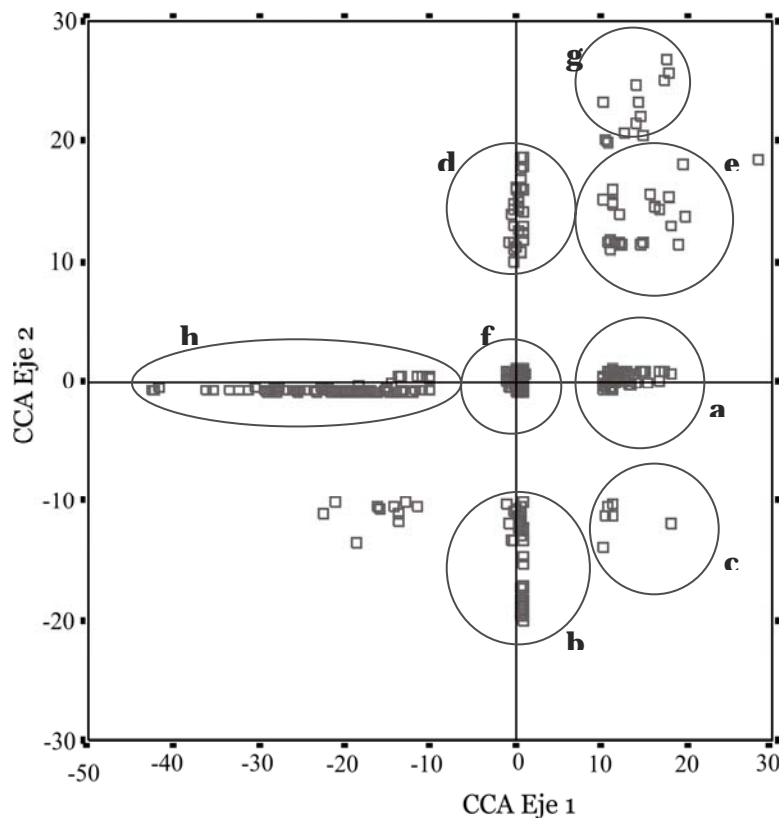


Tabla 2. Resumen de los resultados obtenidos para el análisis de CCA, para el intervalo Funza-1 (276-153 m).

Eje	1	2	3	4
Valores propios	0.065	0.151	0.047	0.038
Correlación taxa-ambiente	0.753	0.000	0.000	0.000
% varianza de cada eje	12.2	28.4	8.8	7.1
% varianza total de los taxa = 53.0				
% acumulado de varianza				
Taxa	12.2	40.7	49.5	56.7
Relación taxa-ambiente	100.0	0.0	0.0	0.0

3.2 GRUPOS DE MUESTRAS DE COMPOSICIÓN POLÍNICA SIMILAR

El análisis de agrupamiento CONISS, realizado para el intervalo 276-153m del pozo Funza-1, generó un agrupamiento de 9 intervalos, para el conjunto de todos los taxones (Figura 4); y 8 intervalos para el análisis excluyendo *Alnus*. En este estudio se usaron los intervalos F1-9a a F1-1a, para nombrar los agrupamientos obtenidos con todos los taxones seleccionados para este análisis, y los intervalos F1-8 a F1-1, para el agrupamiento excluido *Alnus* (Tabla 3).

Tabla 3. Intervalos establecidos en el agrupamiento CONISS y número de muestras presentes en cada intervalo, para el análisis con todos los taxones y excluido *Alnus*.

Agrupamiento CONISS					
Todos los taxones			<i>Alnus</i> excluido		
Intervalo	Prof. (m)	No. muestras	Intervalo	Prof. (m)	No. muestras
F1-9a	276.0-256.1	26	F1-8	276.0-249.0	19
F1-8a	253.4-248.0	26	F1-7	248.8-233.4	43
F1-7a	247.8-233.4	35	F1-6	233.0-209.0	25
F1-6a	233.0-209.4	45	F1-5	208.8-199.0	45
F1-5a	209.0-199.0	31	F1-4	198.8-184.4	30
F1-4a	198.8-184.4	70	F1-3	184.0-176.0	71
F1-3a	184.0-172.8	45	F1-2	175.8-161.2	48
F1-2a	172.4-163.0	24	F1-1	159.0-153.0	114
F1-1a	162.8-153.0	93			

3.3 PALEOASOCIACIONES A TRAVÉS DEL TIEMPO

Las asociaciones de taxones definidas por el agrupamiento de Ward, están conformadas por varios de los elementos presentes en el área, en los diferentes intervalos. Los taxones asociados mencionados para

cada intervalo, corresponden según el test de Kendall *a posteriori*, a los taxones cuyas distribuciones de sus abundancias aportan al coeficiente de concordancia global y por consiguiente a rechazar la hipótesis nula de independencia de los taxones, en cada intervalo. Las probabilidades del test de Kendall *a posteriori* para los taxones concordantes en cada asociación, para el análisis con todos los taxones y excluido *Alnus*, se encuentran en los Apéndices 1 y 2.

3.3.1 Funza-1 (276.0-153.0 m). Análisis de concordancia entre todos los taxones y su interpretación paleoecológica

Intervalo F1-9a (276.0-256.1 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0034, el análisis de agrupamiento de Ward caracteriza esta zona por la presencia de tres tipos de asociaciones, formadas por una mezcla de elementos de bosque andino y páramo significativamente asociados, determinados por el test de Kendall *a posteriori*.

(1) Asociación: *Acalypha*, *Myrica* y *Symplocos*. Especies de *Myrica* y *Symplocos* se encuentran distribuidas actualmente en sistemas de bosque andino, pudiendo llegar hasta el límite altitudinal del bosque subandino (Cuatrecasas, 1958).

El rango ecológico de *Symplocos* y *Myrica*, es de bosque andino y altoandino, no obstante especies de estos taxa pueden estar presentes en el bosque subandino (Torres, 2006. Tabla 3, p.89), esta distribución, junto a una moderada representación de *Acalypha* durante este intervalo, sugiere la presencia de un bosque andino cercano a la Sabana de Bogotá, ya que este elemento representante de este tipo de

bosque no ocurre por encima del 2500 m (Mommersteeg, 1998), la presencia de *Acalypha* en esta asociación, puede estar sujeta al “efecto background” (polen foráneo), término que hace referencia a la presencia de registro polínico de un taxón, donde este no estuvo presente, dada su facilidad de dispersión (Velásquez, 1993).

En relación a las condiciones ambientales, la ocurrencia de estos elementos y asumiendo la presencia de *Acalypha* sobre la línea superior del bosque subandino, sugieren condiciones cálidas (Mommersteeg, 1998; Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000). Por otro lado, altas abundancias de *Myrica* durante este intervalo, pueden indicar la ocurrencia de vegetación azonal húmeda (Hooghiemstra y Cleef, 1995; Mommersteeg, 1998; Torres, 2006).

(2) Asociación: Melastomataceae, *Weinmannia* y *Polylepis/Acaena*. La presencia de *Weinmannia* en asociación con *Polylepis* se ha reportado en bosques altos andinos en inmediaciones con el páramo, cerca al Nevado del Cocuy, sobre la Cordillera Oriental (Cuatrecasas 1958). Igualmente, Grabandt, (1985) registró la presencia de *Polylepis/Acaena* y Melastomataceae en sistemas de bosque andino y páramo.

La cercana relación de las altas abundancias de *Weinmannia* y *Polylepis/Acaena*, dada por el análisis de agrupamiento, sugieren la presencia del ecotono del bosque, coincidiendo con lo encontrado por Torres (2006), para la zona F2-4 (306.6-256.6 m), correspondiente al período 1404-1100 ka, durante el Pleistoceno medio, para el registro Funza-2. Así mismo, el aumento en las abundancias de *Weinmannia* y Melastomataceae hacia las muestras superiores del intervalo, puede indicar la presencia de un bosque de *Weinmannia*-Melastomataceae

sobre el bosque alto andino, acorde con lo encontrado por González et al. (2002), en la subzona Ic (550-510 cm), para el Valle de Tenjo.

El desarrollo del bosque de *Weinmannia*-Melastomataceae durante este intervalo, puede relacionarse con un cambio en las condiciones ambientales, hacia temperaturas más frescas y un ambiente húmedo (Mommersteeg, 1998), en relación con la asociación anterior.

(3) Asociación: *Miconia*, *Hypericum*, *Aragoa*, *Eugenia* y Ericaceae. Dentro de esta asociación se observa la ocurrencia de *Miconia* e *Hypericum*, la cual se ha reportado para sistemas actuales, encontrándose la presencia de estos elementos en el ecotono del bosque (Cuatrecasas, 1958). Sin embargo trabajos de lluvia de polen reciente definen a *Miconia* mejor representado en el bosque, aunque con un alto “efecto background” (polen foráneo), por encima de 2500 m; e *Hypericum* mejor representado sobre el páramo (Grabandt, 1985). Especies de Ericaceae, actualmente presentan amplitud ecológica en sus rangos de distribución (Gentry, 1993; Grabandt, 1985), sin embargo prevalecen sobre el subpáramo, formando el llamado cinturón de Ericáceas (Cortés y Rangel, 2000).

La mezcla de estos elementos, altas abundancias de *Miconia* e *Hypericum* y la cercana relación definida por el agrupamiento entre las abundancias de estos dos elementos; la presencia de Ericaceae y *Aragoa*, este último elemento propio del páramo, pero que puede alcanzar distribuciones hasta el subpáramo (Torres, 2006), sugiere la presencia de esta asociación en un sistema de subpáramo, con condiciones climáticas frías.

Intervalo F1-8a (253.4-248.0 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0061. La presencia de taxones asociados se define en una asociación: *Podocarpus*, *Symplocos*, Ericaceae, *Gentiana*, y *Thalictrum*. Especies de *Podocarpus* y *Symplocos* corresponden a elementos comunes del bosque andino, pero actualmente pueden encontrarse distribuidos sobre el subpáramo (Cuatrecasas, 1958; Cleef y Hooghiemstra, 1984).

La presencia de altos valores en las abundancias de *Podocarpus*, podría sugerir el establecimiento del bosque de *Podocarpus-Hedyosmum* reportado por Torres (2006), durante el intervalo de 216.6 a 82.0 m (898-260 ka), durante el Pleistoceno medio, para el pozo Funza-2; sin embargo, en este intervalo no se encuentra *Hedyosmum* como un taxón asociado, posiblemente debido a la sobre representación en las abundancias de este elemento, ya que es buen productor de polen, de acuerdo con lo reportado por Grabandt (1980). El efecto de la sobre representación de un taxón, indica un exceso en la proporción de polen producido en relación con la cobertura vegetal real del mismo (Grabandt, 1980), lo que podría significar que el bosque ocurrente durante este período realmente no corresponde al reflejado en el registro polínico.

La presencia de altos valores de *Podocarpus*, la ocurrencia de *Symplocos* y la disminución en los valores de Ericaceae, en relación con el intervalo anterior, sugieren la ocurrencia de un bosque andino con condiciones climáticas húmedas.

Intervalo F1-7a (247.8-233.4 m)

Test global de Kendall prob. = 0.051. En este intervalo se acepta la hipótesis nula de independencia de taxones, indicando que no se presentan elementos significativamente asociados.

En este intervalo se registra la presencia constante de *Alnus*, la cual inicia sobre los 253.4 m (intervalo F1-8a). Durante este intervalo ocurre un marcado aumento en las abundancias de este taxón. La llegada de *Alnus* ocasionó cambios en la composición del bosque andino (Hooghiemstra, 1984; Torres, 2006; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2003; Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000), estos cambios pueden observarse durante este intervalo (Figura 4), como una marcada variación en las abundancias de los demás elementos del bosque, entre los cuales puede describirse un marcado aumento en las abundancias de *Weinmannia*, siendo durante este intervalo donde se presenta con mayores abundancias, en relación con los demás intervalos determinados para esta sección. Por otro lado, la llegada de *Alnus*, ocasiona la disminución de *Myrica*, *Miconia* y *Hedyosmum*, la cual continúa a medida que se asciende durante todo el intervalo analizado (276-153 m). La disminución de *Myrica* se debe a la competencia por hábitat, debido a que estos dos elementos se desarrollan mejor en hábitat húmedos y pantanosos (Hooghiemstra, 1984; Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000; Torres, 2006).

Al observar el diagrama de polen, es difícil determinar relaciones entre las curvas de abundancia de los taxones en este intervalo y al realizar el test global de Kendall, no presentan concordancia, dificultando el establecimiento de asociaciones. Esto puede deberse a que la respuesta de la vegetación presente, ante la llegada de *Alnus*, dada

como variaciones en las abundancias, desplazamiento de la vegetación establecida y consecuente disponibilidad de ambientes, favoreciendo el establecimiento de otros elementos; conduce a un ajuste en las comunidades vegetales de bosque ante las nuevas condiciones bióticas.

Intervalo F1-6a (233.0-209.4 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0002. En este intervalo se acepta la presencia de taxones asociados y el análisis de agrupamiento los define en dos asociaciones.

(1) Asociación: *Gentiana*, *Hypericum*, *Polylepis/Acaena* y *Thalictrum*. Dentro de esta asociación se encuentra la ocurrencia de elementos de subpáramo y páramo, dentro de estos taxones se ha reportado la co-ocurrencia de especies de *Gentiana* junto con comunidades de *Hypericum* spp, en registros de lluvia de polen reciente, sobre la Cordillera Oriental (Grabandt, 1985).

En este intervalo, la relación cercana entre las abundancias de *Polylepis/Acaena* e *Hypericum* y la presencia de *Gentiana*, indican el establecimiento del subpáramo; dado que *Hypericum* se encuentra mejor representado sobre el subpáramo (Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000), una posterior disminución de *Hypericum* en las muestras superiores del intervalo sugieren el desarrollo hacia el páramo.

La concordancia de estos elementos de subpáramo y páramo, y la presencia de *Hypericum* y especies de Ericaceae apoya el establecimiento de condiciones ambientales frías (Mommersteeg, 1998; Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000).

(2) Asociación: *Ilex*, *Myrica*, *Myrsine*, *Symplocos* y *Weinmannia*. Estos taxones constituyen elementos representativos de bosque andino; en bosques actuales *Ilex*, *Symplocos* y *Weinmannia* alcanzan el límite altitudinal del bosque e incluso el subpáramo (Cuatrecasas, 1958). Por otro lado puede asumirse que el amplio rango de distribución de estos elementos está relacionado con su grado de tolerancia ambiental, pues taxones como *Ilex* y *Weinmannia*, presentan muy bajo “efecto background” sobre los 2500 m (Grabandt, 1980), indicando que su distribución significativa en el espectro polínico, junto con elementos de vegetación abierta, realmente refleja la ocurrencia de especies de estos taxones en el área, sobre el cinturón de vegetación de subpáramo, durante este intervalo.

La cercana relación de las abundancias de *Symplocos* y *Weinmannia*, dada por el agrupamiento de Ward; la disminución de las mismas hacia la parte superior del intervalo y la esporádica presencia de *Ilex* y *Myrsine*, indican el desarrollo del bosque andino hacia un sistema de vegetación abierta. Igualmente una buena representación de *Myrica* sugiere la presencia de este taxón como elemento del bosque andino. Sin embargo, la baja representación de estos elementos en relación con la asociación anterior (*Gentiana*, *Hypericum*, *Polylepis/Acaena* y *Thalictrum*), ocurrencia en este intervalo, estarían indicando la presencia de especies de *Symplocos* y *Weinmannia* imbricadas en el subpáramo.

Intervalo F1-5a (209.0-199.0 m)

Test global de Kendall prob. = 0.01. La presencia de taxones asociados en este intervalo se define en una asociación formada por: *Hedyosmum*, *Miconia*, *Vallea* y *Weinmannia*, elementos representantes de bosque andino.

La asociación presente en este intervalo se caracteriza por el predominio de *Hedyosmum* y *Miconia*, y la marcada disminución en las abundancias de *Weinmannia*, en relación con los intervalos anteriores. Sin embargo, de acuerdo con la representación de este elemento en el registro polínico, en trabajos de lluvia de polen reciente (Grabandt, 1980), la presencia de este taxón indica la ocurrencia del bosque de *Weinmannia*,

La abundante presencia de *Hedyosmum* y *Miconia*, durante este período, se relacionan con la presencia de un bosque andino bajo condiciones ambientales muy húmedas (Cleef y Hooghiemstra, 1984; Mommersteeg, 1998).

Por otro lado, la ocurrencia de *Hedyosmum* y *Miconia*; y en menor proporción *Weinmannia* y *Vallea* durante este intervalo, podría caracterizar el bosque de *Podocarpus-Hedyosmum* reportado por Torres (2006), para el intervalo 216.6 a 82.0 m (898-260 ka), pozo Funza-2. *Podocarpus* presenta altas abundancias durante este intervalo, pero el test de Kendall *a posteriori* indica que este taxón no contribuye al coeficiente de concordancia entre los taxones asociados y aunque no se ha hallado la relación de la proporción del polen, respecto a la cobertura vegetal de este taxón, se puede asumir que esto se debe a la sobre representación de *Podocarpus* en el registro polínico. El posible efecto de la sobre representación de un taxón puede darse, porque altas abundancias de un elemento, en relación con los demás elementos del registro, no aportan significativamente al coeficiente de concordancia global entre los taxones presente en cada intervalo.

Intervalo F1-4a (198.8-184.4 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0001. El análisis de agrupamiento define dos asociaciones.

(1) Asociación: *Miconia*, *Symplocos*, *Weinmannia* e *Hypericum*. Esta asociación formada por elementos representativos del bosque andino como *Miconia*, *Symplocos* y *Weinmannia*, junto con *Hypericum*, taxón típico de subpáramo. En general, especies de estos taxones pueden presentar amplios rangos de distribución, estando presentes en sistemas de bosque y páramo (Cuatrecasas, 1958; Grabandt, 1985).

Esta asociación presenta altas abundancias de *Hypericum* junto con una buena representación de *Miconia* y *Weinmannia*, en las muestras inferiores del intervalo, sugiriendo la presencia de esta asociación sobre el bosque altoandino en cercanía al ecotono del bosque. La posterior disminución en las abundancias de los taxones de esta asociación, en las muestras superiores del intervalo indica el desarrollo hacia el subpáramo como consecuencia del posible cambio y el establecimiento de condiciones ambientales secas (Mommersteeg, 1998).

(2) Asociación: *Hedyosmum*, *Myrsine*, Apiaceae, Ericaceae y *Polylepis/Acaena*, esta asociación se caracteriza por una mezcla de elementos de bosque andino y páramo, *Hedyosmum* y *Myrsine* corresponden a taxones representantes del cinturón de bosque andino; pero *Hedyosmum* puede llegar hasta el límite superior del bosque, aunque en baja representación (Cuatrecasas, 1958), de otro lado *Myrsine* ha sido reportado actualmente en la Sabana de Bogotá, en bosques de altura media, sobre la línea superior del bosque (Cleef y Hooghiemstra, 1984).

La presencia de esta asociación con bajas abundancias de *Hedyosmum* y *Myrsine*, altos valores de abundancia de *Polylepis/Acaena* y la presencia de Ericaceae, sugieren la intermediación con el ecotono del bosque, concordando con la asociación: *Miconia*, *Weinmannia*, *Symplocos* e *Hypericum*, ocurrente también durante este intervalo.

La disminución de *Hedyosmum*, en relación con los intervalos anteriores, soporta el establecimiento de condiciones climáticas secas (Mommersteeg, 1998).

Intervalo F1-3a (184.0-172.8 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0125. Durante este intervalo se define la presencia de una asociación: Melastomataceae, *Miconia*, *Symplocos*, *Vallea* y *Weinmannia*. Cuatrecasas (1958), encontró la frecuente ocurrencia de esta asociación en sistemas de bosque andino, con condiciones ambientales de constante humedad.

La cercana relación, definida por el análisis de agrupamiento, entre las abundancias de Melastomataceae, *Miconia*, *Vallea* y *Weinmannia*, sugieren la ocurrencia de un bosque andino; pero las bajas abundancias de estos elementos en relación con intervalos anteriores, pueden indicar la ocurrencia de esta asociación como parte del bosque de *Podocarpus-Hedyosmum*, descrito por Torres (2006), intervalo 216.6 a 82.0 m (898-260 ka), en el registro Funza-2, ya que durante este intervalo se observan altas abundancias de *Podocarpus* y *Hedyosmum*, pero que no aportan significativamente a la probabilidad de concordancia entre los taxones. Esta situación puede ser explicada por la sobre representación de las abundancias de estos taxones en el registro polínico (ver intervalo F1-8a y F1-5a).

Intervalo F1-2a (172.4-163.0 m)

Test global de Kendall prob. = 0,0001. En este intervalo se define la presencia de una asociación: *Alnus*, *Eugenia*, *Hedyosmum*, Apiaceae, *Gentiana* y *Polylepis/Acaena*. Esta asociación presenta elementos que actualmente se distribuyen sobre el subpáramo y páramo como Apiaceae y *Gentiana*, así como taxones que presentan un amplio rango ecológico, distribuyéndose en el bosque andino y el subpáramo, como *Polylepis/Acaena* (Grabandt, 1985); y *Hedyosmum* presente en el subpáramo, aunque con muy baja representación (Cuatrecasas, 1958).

La presencia de *Alnus* dentro de esta asociación no concuerda con los requerimientos ecológicos dentro de los cuales, al menos la mayoría de los taxones de esta asociación, pueden ocurrir. Entre estas contradicciones, se encuentra la concordancia entre *Alnus* con elementos de subpáramo como *Polylepis/Acaena* y *Gentiana*, dado que *Alnus* solo ocurre cuando la línea superior del bosque estuvo sobre la Sabana de Bogotá (Hooghiemstra et al., 1993). Adicional a esto, las abundancias de *Alnus* durante este intervalo corresponden a valores muy bajos, de ahí que su presencia dentro de la asociación se deba al “efecto background” (presencia de un taxón, donde no estuvo presente), según lo reportado por Velásquez (1993), quien reporto señal polínica de este elemento en los páramos aledaños a la Sabana de Bogotá. El alto “efecto background” de este taxón se debe a que sumado a ser buen productor de polen, presenta una fácil dispersión, influyendo fuertemente en la señal polínica (Grabandt, 1980).

Teniendo en cuenta los elementos presentes en esta asociación, exceptuando *Alnus*, se sugiere la presencia de un subpáramo, cercano al cinturón de bosque andino.

Intervalo F1-1a (162.8-153.0 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0004. En este intervalo el agrupamiento de Ward define la ocurrencia de taxones concordantes en una asociación: *Ilex*, *Symplocos*, *Polylepis/Acaena* y *Valeriana*. La ocurrencia de *Ilex* y *Symplocos* ha sido reportada, en sistemas actuales, sobre el límite altitudinal del bosque andino alcanzando su distribución hasta el subpáramo (Cuatrecasas, 1958), aunque especies de *Ilex* y *Symplocos* corresponden a taxones de sistemas de bosque andino.

Un aumento en la presencia de *Polylepis/Acaena* durante este intervalo, en relación con los anteriores, junto con valores esporádicos de *Ilex* y *Symplocos*, indican la presencia del subpáramo, una baja representación de *Valeriana* puede indicar el desarrollo hacia el páramo.

3.4 PALEOASOCIACIONES EN EL ESPACIO (FUNZA-1 Y FUQUENE-7 DE 88.5-30.0 ka)

A partir del agrupamiento CONISS, se obtuvieron 5 intervalos, tanto para la sección Funza-1 (28.75-2.9 m) (Figura 7), como para Fuquene-7 (17.7-9.0 m) (Figura 8). Aquí utilizamos los intervalos F1-5b a F1-1b para nombrar los intervalos correspondientes a Funza-1, y F7-5b a F7-1b para los intervalos de Fuquene-7 (Tabla 4). Las probabilidades del test de Kendall *a posteriori* para los taxones concordantes en cada asociación, para el intervalo Funza-1 y Fuquene-7, se encuentran en los Apéndices 3 y 4.

Se encontró cercanía entre los límites de los intervalos definidos por CONISS, en este análisis y las zonas definidas por Hooghiemstra

(1984) para Funza-1, mediante inspección visual del diagrama de polen; y entre los límites para Fuquene-7 definidos por Mommersteeg (1998), usando CONISS.

Tabla 4. Intervalos establecidos en el agrupamiento CONISS para los intervalos de Funza-1 (28.75-2.9 m) y Fúquene-7 (17.7-9.0 m), para el periodo de 88.5-30.0 ka; número de muestras presentes y edad estimada para cada intervalo.

Agrupamiento CONISS					
Funza-1			Fúquene-7		
Intervalo	Prof. (m)	Edad (ka)	Intervalo	Prof. (m)	Edad (ka)
F1-5b	28.75-22.5	88.5-71.6	F7-5b	17.7-15.4	88.5-75.0
F1-4b	22.25-15.25	71.0-50.9	F7-4b	15.2-12.45	75.0-58.0
F1-3b	15.0-9.7	50.5-41.6	F7-3b	12.4-10.6	58.0-42.5
F1-2b	9.5-6.5	41.0-36.0	F7-2b	10.55-9.8	42.1-34.4
F1-1b	6.1-2.9	35.0-30.0	F7-1b	9.5-9.0	34.4-30.2

3.4.1 Período 5 (Intervalos F1-5b = 88.5-71.6 ka y F7-5b = 88.5-75.0 ka)

Intervalo F1-5b (28.75-22.5 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0001. La presencia de taxones asociados se da en una asociación: *Hedyosmum*, *Weinmannia*, Apiaceae, Asteraceae, Ericaceae, *Hypericum* y *Polylepis/Acaena*. Especies de *Hedyosmum* y *Weinmannia*, corresponden a elementos representativos del bosque; sin embargo en distribuciones recientes, bajas representaciones de estos taxones, pueden observarse entremezcladas dentro del subpáramo (Cuatrecasas, 1958). Los elementos restantes, presentes en esta asociación corresponden a elementos representativos de vegetación de subpáramo.

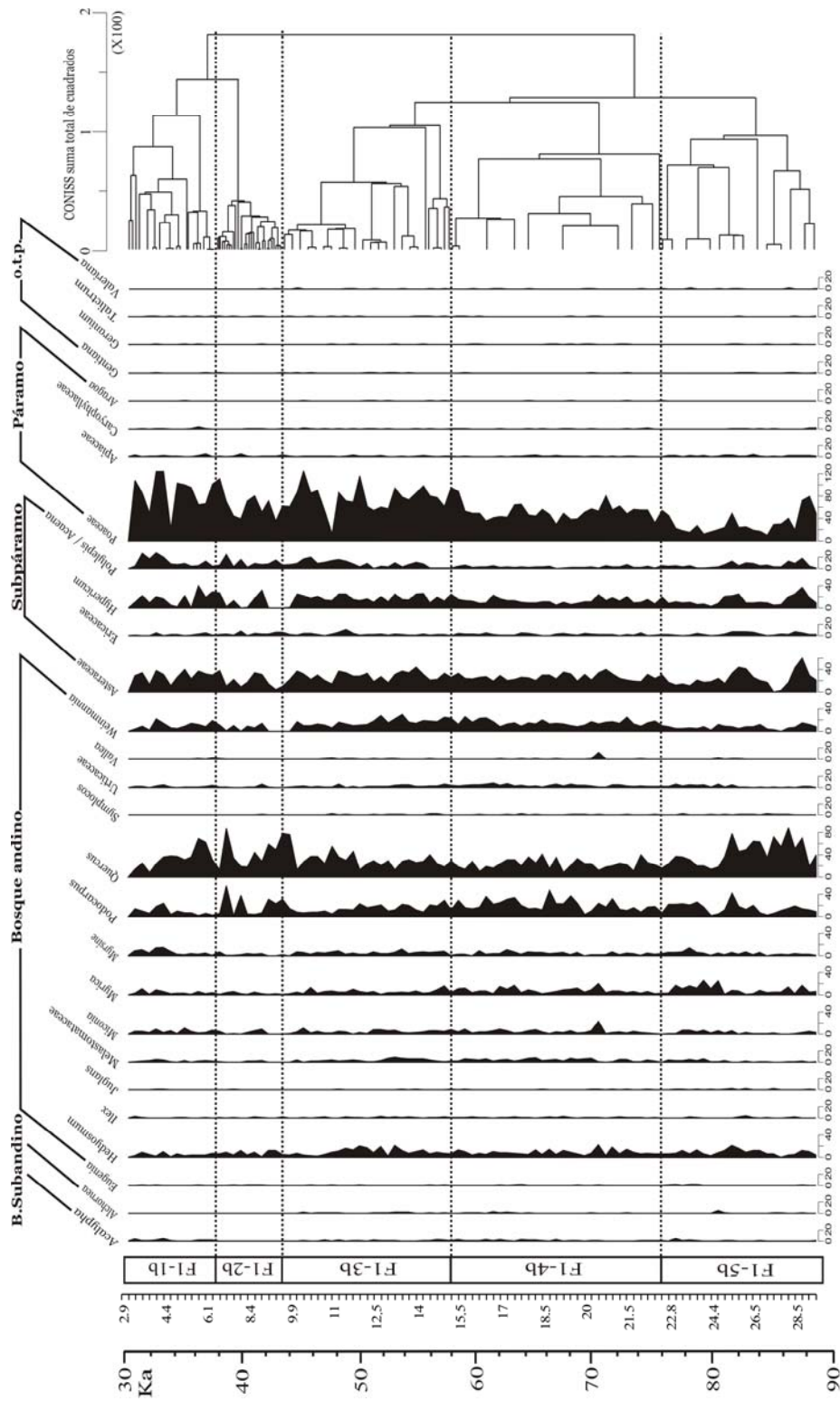


Figura 7. Diagrama de polen del pozo Funza-1 (28.75-2.9 m), correspondiente al periodo 88.5-30.0 ka. Los datos están graficados a escala. De izquierda a derecha: Escala de tiempo, escala de profundidad, intervalos de muestras establecidos con CONISS, registros individuales de las abundancias de los taxones seleccionados en este análisis y agrupamiento CONISS.

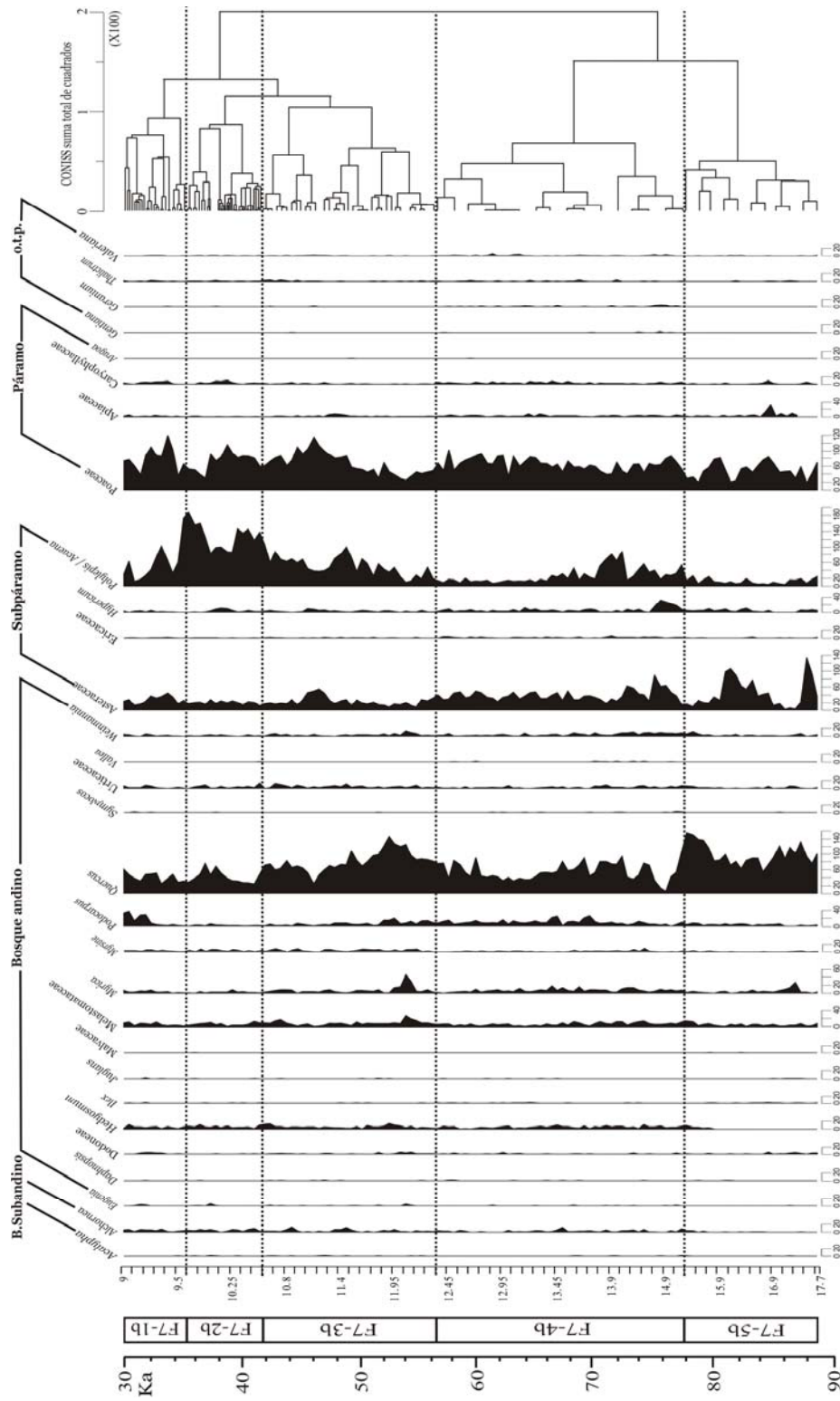


Figura 8. Diagrama de polen del pozo Fúquene-7 (17.7-9.0 m), correspondiente al periodo 88.5-30.0 ka. Los datos están graficados a escala. De izquierda a derecha: Escala de tiempo, escala de profundidad, intervalos de muestras establecidos con CONISS, registros individuales de las abundancias de los taxones seleccionados en este análisis y agrupamiento CONISS.

La correlación significativa entre las abundancias de *Hypericum* y *Polylepis/Acaena*, establecen cercana relación de estos taxones por el análisis de agrupamiento. Teniendo en cuenta que la presencia de *Hypericum* en el espectro polínico es equilibrada, en relación con su cobertura vegetal (Velásquez, 1993), y la baja producción de polen de *Polylepis*; la buena representación de estos elementos en el espectro polínico constituye una buena señal de su presencia en el área. Lo anterior junto con altas representaciones de Asteraceae y Ericaceae, sugieren el desarrollo de un subpáramo, con algunos relictos de bosque de *Weinmannia*.

Es importante notar que dentro del agrupamiento que define la asociación de taxones durante este intervalo, se encuentra *Quercus*; pero el test de Kendall *a posteriori* no refleja la contribución significativa de las abundancias de este taxón, a la concordancia de los elementos que conforman la asociación. La abundante presencia de este taxón, durante este intervalo, indica la dominancia de *Quercus* y teniendo en cuenta que este taxón es un elemento de origen subandino (Hooghiemstra y Van der Hammen, 2004), se puede asumir que la ocurrencia de altos valores en las abundancias de *Quercus*, junto con altos valores de elementos de subpáramo puede deberse a un descenso altitudinal del límite superior del bosque durante períodos fríos, ocasionando un incremento en los valores de elementos arbóreos y de páramo, según lo encontrado por Van 't Veer y Hooghiemstra (2000), para los últimos 80 ka del registro Funza-1.

Actualmente *Quercus* corresponde a un elemento registrado dentro de un amplio rango de condiciones climáticas, desde bosques andinos húmedos, formando bosques de niebla (Cleef y Hooghiemstra, 1984;

Grabandt, 1980), hasta ambientes secos entre 1200 y 2000 m (Melief, 1985).

Intervalo F7-5b (17.7-15.4 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0001. En este intervalo el agrupamiento de Ward define la ocurrencia de una asociación: Melastomataceae, *Myrsine*, *Quercus*, *Weinmannia* y *Polylepis/Acaena*, a excepción de *Polylepis/Aceana*, elemento de subpáramo; especies de estos taxones corresponden a elementos representantes de bosque andino. En bosques alto andinos es común encontrar la ocurrencia de especies de *Weinmannia* y abundante presencia de *Polylepis*, incluso en algunas regiones *Polylepis* puede llegar a ser un elemento dominante del bosque (Cuatrecasas, 1958). En bosques recientes, en la Sabana de Bogotá, *Quercus* puede encontrarse asociado con especies de *Weinmannia* (Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000) y sobre el límite altitudinal de bosque, sobre la Cordillera Central (Rangel et al, 1989).

La concordancia entre estos elementos durante este intervalo, la presencia dominante de *Quercus*, en relación con los demás intervalos de este registro, la correlación de este taxón con especies de *Weinmannia* y Melastomataceae; y la presencia de *Polylepis/Acaena* en buena representación, sugieren la ocurrencia de esta asociación dentro del bosque andino.

En comparación con las ocurrencias definidas en el intervalo F1-5b, se observa una gran diferencia en la composición de las asociaciones, dado que durante el intervalo correspondiente a Fuquene-7 (F7-5b), la dominancia de *Quercus* es mucho mayor. Adicional a esto, durante este intervalo no se encuentra alta ocurrencia de elementos de vegetación

abierta como lo ocurrido en el intervalo F1-5b, indicando que en el área de Fuquene-7 predominó el bosque andino.

3.4.2 Período 4 (Intervalos F1-4b = 71.0-50.9 ka y F7-4b = 75.0-58.0 ka)

Intervalo F1-4b (22.25-15.25 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0003. Durante este intervalo se definen la presencia de una asociación: Melastomataceae, *Miconia* y *Myrica*, todos elementos representativos de bosque andino.

Una buena representación de *Miconia* y *Myrica*, la cercana relación entre sus abundancias, reflejada por el análisis de agrupamiento y la correlación con Melastomataceae, sugieren la presencia de esta asociación, formando parte del bosque de *Weinmannia* descrito por Torres (2006), durante el período 1400-1200 ka y de 630-282 ka, en el registro Funza-2. Así mismo, esta asociación fue definida dentro del grupo de taxones recurrentes de bosque alto andino, por Van 't Veer y Hooghiemstra (2000), para los 140 m superiores del registro de Funza-1, correspondientes a los últimos 650 ka.

Durante este intervalo es importante la presencia de altas abundancias de *Weinmannia*; sin embargo, el análisis de agrupamiento y el test de Kendall *a posteriori* no muestran este taxón como significativamente asociado dentro de esta asociación, dado que las abundancias de *Weinmannia* no son comparables, con las abundancias de *Miconia* y Melastomataceae, como lo sugieren Van 't Veer y Hooghiemstra (2000), este hecho se refleja en los coeficientes de correlación de Spearman,

donde las abundancias de *Weinmannia* no se correlacionan con *Miconia* y Melastomataceae y por ende no se encuentran asociadas.

Teniendo en cuenta lo anterior, pensamos que el bosque que ocurrió durante este intervalo, no corresponde al mismo descrito por Torres (2006) y Van 't Veer y Hooghiemstra (2000). Las diferencias respecto al registro Funza-2, pueden explicarse por el efecto de condiciones locales (ver sección 4.1.2), debido a que el pozo Funza-2 se encuentra a 1 km del Pozo Funza-1, indicando diferencias en la composición de los bosque locales. Otra causa que puede conducir a la diferenciación entre estas asociaciones puede darse por competencia interespecífica entre estos elementos, ya que tanto especies de *Weinmannia*, como de *Myrica* y *Miconia* responden a condiciones climáticas húmedas (Mommersteeg, 1998; Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000).

En relación con sistemas actuales, Grabandt (1980) reporta que la presencia de *Weinmannia* dentro del espectro polínico, es una señal segura de la ocurrencia del bosque de *Weinmannia*.

Intervalo F7-4b (15.2-12.45 m)

Test global de Kendall prob. = 0.4854. Para este intervalo, se acepta la hipótesis nula de independencia de todos los taxones.

En términos de las abundancias de los taxones, durante este intervalo ocurre una disminución en las abundancias de *Quercus*, en relación con el intervalo anterior, junto a esto ocurre un relativo aumento de los taxones de bosque como Melastomataceae, *Myrica*, *Podocarpus*, y *Weinmannia*; y se observa un mantenimiento de las abundancias de elementos de vegetación de subpáramo y páramo, con un marcado

aumento en las abundancias de *Polylepis/Acaena*. El aumento en las abundancias de este elemento puede relacionarse con la presencia de este taxón como parte del bosque y una posterior extensión de este elemento hacia el páramo (Cleef y Hooghiemstra, 1984).

La buena representación de elementos de bosque durante este intervalo, junto con altas abundancias de elementos de vegetación, indica un descenso del límite superior del bosque, en relación a la ubicación del pozo, donde el aumento de *Polylepis/Acaena*, puede deberse a la presencia de este taxón formando parches de bosque locales (Cleef y Hooghiemstra, 1984), o como elemento dominante sobre el ecotono del bosque (Torres, 2006).

La comparación de las asociaciones definidas, entre las dos localidades, reflejan diferencias en la distribución de las abundancias de los taxones, en períodos de tiempo relativamente cercanos, dentro de estas diferencias cabe notar la presencia dominante de *Polylepis/Acaena* en el intervalo correspondiente a Fuquene-7 y la significativa presencia de vegetación abierta, junto con algunos elementos arbóreos, sugiriendo una dinámica del bosque diferente a la reflejada en el intervalo F1-4b, donde se define la ocurrencia del bosque andino.

3.4.3 Período 3 (Intervalos F1-3b = 50.5-41.6 ka y F7-3b = 58.0-42.5 ka)

Intervalo F1-3b (15.0-9.75 m)

El Test global de Kendall para este intervalo tiene una prob. = 0.1413, aceptando la hipótesis nula de independencia de taxones.

Al observar las abundancias de los taxones presentes durante este intervalo y establecer una relación con lo ocurrido en el intervalo inmediatamente inferior (F1-4a), se percibe una tendencia hacia el mantenimiento de las abundancias de los elementos de bosque como *Hedyosmum*, *Myrica*, *Quercus* y *Weinmannia*, entre los más notorios; así también, es notorio un aumento en las abundancias de elementos de vegetación abierta como *Asteraceae*, *Ericaceae*, *Hypericum*, y *Polylepis/Acaena*. Esta tendencia hacia el aumento de las abundancias de elementos de vegetación abierta, sin conducir a una disminución en los taxones de bosque, puede deberse a un descenso altitudinal de la línea superior del bosque y como consecuencia un descenso del cinturón de vegetación abierta y un aumento en su cobertura. En esta situación, parches de bosque mantienen la presencia y composición del mismo (Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000).

Intervalo F7-3b (12.4-10.6 m)

Test global de Kendall prob. =0,4676. Para ese intervalo se acepta la hipótesis nula de independencia de todos los taxones.

Al observar las abundancias de los taxones durante este intervalo, es notorio un aumento en la ocurrencia de las abundancias de *Quercus*, en relación con el intervalo anterior, junto con un mantenimiento en los valores de los taxones arbóreos, que durante el intervalo anterior habían incrementado su presencia; junto a esto se observa un marcado aumento en la presencia de *Polylepis/Acaena*, entre tanto se mantiene la presencia de elementos de vegetación abierta como *Asteraceae*, *Hypericum* y *Poaceae*.

Los cambios ocurridos durante este intervalo, se relacionan con las condiciones descritas en el intervalo F7-4b; sin embargo, un aumento en la presencia de *Quercus* y demás elementos arbóreos, indican el establecimiento de un bosque de *Quercus*, bajo condiciones climáticas frías (Van' t Veer y Hooghiemstra, 2000), lo anterior junto con la presencia de altas abundancias de *Polylepis/Acaena*, sugieren el establecimiento del bosque local de *Polylepis* (Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000).

La composición de la vegetación durante este período en los dos intervalos, presenta una tendencia hacia la ocurrencia del bosque andino, durante períodos climáticos fríos, según se deduce de la abundante presencia de taxones de subpáramo y páramo. Aunque al comparar las abundancias de los taxones en los dos intervalos, se infieren diferencias en la composición de la vegetación de bosque, donde la presencia de especies de *Hedyosmum*, *Myrica*, *Podocarpus* y *Weinmannia*, prevalecen en Funza-1, mientras que *Quercus* y *Polylepis/Acaena* predominaron en el área de Fuquene-7.

3.4.4 Período 2 (Intervalos F1-2b = 41.0-36.0 ka y F7-2b = 42.1-34.4 ka)

Intervalo F1-2b (9.5-6.5 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0034. El agrupamiento de Ward y el test de Kendall *a posteriori* define una asociación: Melastomataceae, *Miconia*, *Myrsine*, *Weinmannia*, Asteraceae e *Hypericum*.

Al observar las abundancias de polen, se observa que Melastomataceae, *Miconia*, *Myrsine* y *Weinmannia* presentan

abundancias muy bajas y una distribución discontinua a lo largo de las muestras del intervalo, contrastando con una buena representación de *Hypericum* y Asteraceae.

Esta tendencia en las abundancias de Melastomataceae, *Miconia*, *Myrsine* y *Weinmannia*, puede deberse a dos razones: la primera puede ser por la presencia dominante de *Quercus*, sugiriendo la ocurrencia de un bosque andino dominado por robles, con esporádica presencia de especies de Melastomataceae, *Miconia*, *Myrsine* y *Weinmannia*; y donde la presencia de *Hypericum* y Asteraceae indican el descenso de la vegetación de subpáramo y páramo, como se ha venido reflejando en los intervalos anteriores. Una segunda explicación, sugiere que la ocurrencia de especies de Melastomataceae, *Miconia*, *Myrsine* y *Weinmannia*; como consecuencia del “efecto background” de estos taxones en el registro polínico, dada la facilidad de dispersión de sus granos de polen (Grabandt, 1980; Velásquez, 1993).

Intervalo F7-2b (10.55-9.8 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0006. Para este intervalo se acepta la presencia de taxones concordantes; no obstante, el análisis de agrupamiento no define claramente la presencia de una asociación, presentándose los taxones con probabilidad significativa de concordancia, en grupos aislados.

Una posible causa de este resultado, se atribuye a que a pesar de existir taxones concordantes entre sí, la presencia de altas abundancias de *Polylepis/Acaena* durante este intervalo, indican la ocurrencia del bosque enano de *Polylepis*; esto se apoya en la baja tasa de producción de polen (Marchant et al., 2002), de ahí que altas

abundancias de *Polylepis* en el espectro polínico, se consideran indicador confiable para sugerir la ocurrencia de este tipo de bosque. Esta observación se apoya en lo descrito por Mommersteeg (1998), para la primera parte del período entre 52? y 44? ka, donde se inicia un reemplazo del bosque dominado por *Quercus*, hacia el bosque de *Polylepis*. En contraste las observaciones hechas por Van der Hammen y Hooghiemstra (2003), para este mismo intervalo de tiempo en el registro de Fuquene-3, indican el predominio de *Quercus*. Esta situación es interpretada por los autores como una respuesta individualista de las especies al cambio climático, dada la ocurrencia de condiciones climáticas frías durante este período de tiempo.

En este análisis, se apoya esta interpretación, puesto que para un período de tiempo cercano, en el registro de Funza-1 (intervalo F1-2b= 41.0-36.0), encontramos la ocurrencia del bosque de *Quercus*, junto con posibles relictos de Melastomataceae, *Miconia*, *Myrsine* y *Weinmannia*, junto con altas representaciones de Asteraceae e *Hypericum* y en contraposición muy bajas representación de *Polylepis/Acaena*.

3.4.5 Período 1 (Intervalos F1-1b = 35.0-30.0 ka y F7-1b = 34.4-30.2 ka)

Intervalo F1-1b (6.1-2.9 m)

Test global de Kendall prob. = 0,0001. Para este intervalo, se define la presencia de taxones concordantes en una asociación: *Weinmannia*, *Hypericum* y Asteraceae. Especies de Asteraceae e *Hypericum* corresponden a elementos propios de vegetación abierta. Velásquez (1993), reportó para la lluvia de polen de los páramos aledaños a

Bogotá, un equilibrio entre la proporción de polen de *Hypericum* y Asteraceae, en el registro polínico, en relación con la cobertura vegetal de estos taxones. Por otro lado especies de *Weinmannia*, elementos representantes de bosque andino, pueden llegar a alcanzar distribuciones en baja frecuencia en franjas de vegetación abierta (Cuatrecasas, 1958).

Lo anteriormente expuesto, la correlación directa entre las abundancias de estos taxones y bajas representaciones de las abundancias de *Weinmannia*, en relación a mayores abundancias de *Hypericum* y Asteraceae, sugieren la presencia de relictos de bosque de *Weinmannia* sobre el subpáramo.

Intervalo F7-1b (9.5-9.0 m)

Test global de Kendall prob. = 0.0002. El análisis de agrupamiento y el test de Kendall *a posteriori* definen la presencia de una asociación: *Alchornea*, Melastomataceae *Myrsine* *Podocarpus* y *Weinmannia*. En bosques de baja elevación, a menudo se encuentra *Myrsine* asociada con especies de *Podocarpus* (Marchant et al, 2002); sin embargo, masiva presencia de *Podocarpus* es común en bosques andinos húmedos, junto con especies de *Weinmannia* y Melastomataceae (Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000). Así mismo, especies de *Myrsine* son encontradas en asociación con *Alchornea* y *Weinmannia*, sobre la Cordillera Oriental (Marchant et al, 2002).

La concordancia de estos taxones durante este intervalo, sugiere la ocurrencia de esta asociación dentro del bosque andino, donde la esporádica presencia de *Podocarpus*, puede asociarse a la ocurrencia de pequeños relictos del bosque de *Podocarpus-Hedyosmum* dado que

la presencia de estos elementos, es baja. En relación a la ocurrencia de *Alchornea*, esta puede deberse a la posibilidad de ocurrencia de este elemento subandino a altas altitudes, dentro del bosque andino de *Quercus* (Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000), el cual a pesar de no encontrarse como elemento significativamente asociado, ocurre notoriamente durante este intervalo.

Las asociaciones definidas durante este período de tiempo, en las dos áreas, presentan diferencias relacionadas principalmente con las abundancias de los taxones presentes, entre las que se cuentan la buena representación de *Hypericum* y *Weinmannia* en el registro Funza-1, contrastando con la baja representación en Fuquene-7; y diferencias en las abundancias de *Alchornea* y Melastomataceae, taxones mejor representados en Fuquene-7.

DISCUSIÓN

4.1 ASPECTOS ECOLÓGICOS

4.1.1 Las paleoasociaciones a través del tiempo

Los resultados del análisis del pozo Funza-1, que de acuerdo con la cronología propuesta por Andriessen et al. (1993), corresponde al período 1100-700 ka, reflejan el establecimiento de asociaciones no análogas, mostrando un continuo cambio en la composición de la paleocomunidad a través del tiempo.

Dentro de las asociaciones definidas para cada intervalo, se encontraron tres intervalos correspondientes a sistemas de bosque andino: F1-8a, F1-5a y F1-3a (Figura 7). Dentro del bosque determinado para el intervalo F1-8a, se definió una asociación de taxones dominada por *Podocarpus*, junto con algunos elementos de páramo; para el intervalo F1-5a, se definió una asociación formada por *Hedyosmum*, *Miconia*, *Vallea* y *Weinmannia* y en el intervalo F1-3a, se encontró una asociación formada por Melastomataceae, *Miconia*, *Symplocos*, *Vallea* y *Weinmannia*.

También se encontraron intervalos con ocurrencia de más de una asociación. Asociaciones de bosque y vegetación abierta, se presentan ligadas durante los intervalos F1-9a, F1-6a y F1-4a (Figura 7), los bosques ocurrentes en estos intervalos presentan predominantemente la ocurrencia de elementos con amplio rango ecológico, que a pesar de

ser representantes de bosque pueden llegar a distribuirse como parches dentro del cinturón de vegetación abierta paramuna. De otro lado las asociaciones de vegetación abierta encontradas en estos intervalos, se encuentran definidas por la presencia de elementos que responden a condiciones ambientales secas, y la esporádica presencia de taxones arbóreos.

Teniendo en cuenta la definición de recurrencia de la paleocomunidad propuesta por Bennington y Bambach (1996), como “las mismas especies en las mismas abundancias”, la ocurrencia de asociaciones no análogas obtenidas en este análisis se enmarca principalmente en cambios en las abundancias, ya que la presencia de los taxones se mantiene a lo largo del registro. Estas variaciones en las abundancias, surgen en parte como respuesta a interacciones bióticas producto de los eventos de inmigración ocurridos en este intervalo y registrados por varios autores (Hooghiemstra, 1984; Van ‘t Veer y Hooghiemstra, 2000; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2003; Torres, 2006), y que en este estudio se reflejan como un período de ajuste de las comunidades ante la llegada de *Alnus* durante el intervalo F1-7a, donde no fue posible el establecimiento de concordancia y asociaciones de taxones como causa de la variabilidad en las abundancias de los taxones locales.

En relación con las condiciones climáticas, varios autores han reportado que las especies responden de manera individual al cambio climático (Case et al., 2005; Jablonski & Sepkoski, 1996), y aunque algunas especies responden de forma similar (Hooghiemstra y Van der Hammen, 2004), las respuestas de los taxones a las condiciones climáticas reflejadas en este estudio varían en el tiempo, encontrándose diferencias tanto entre las asociaciones de bosque como de subpáramo

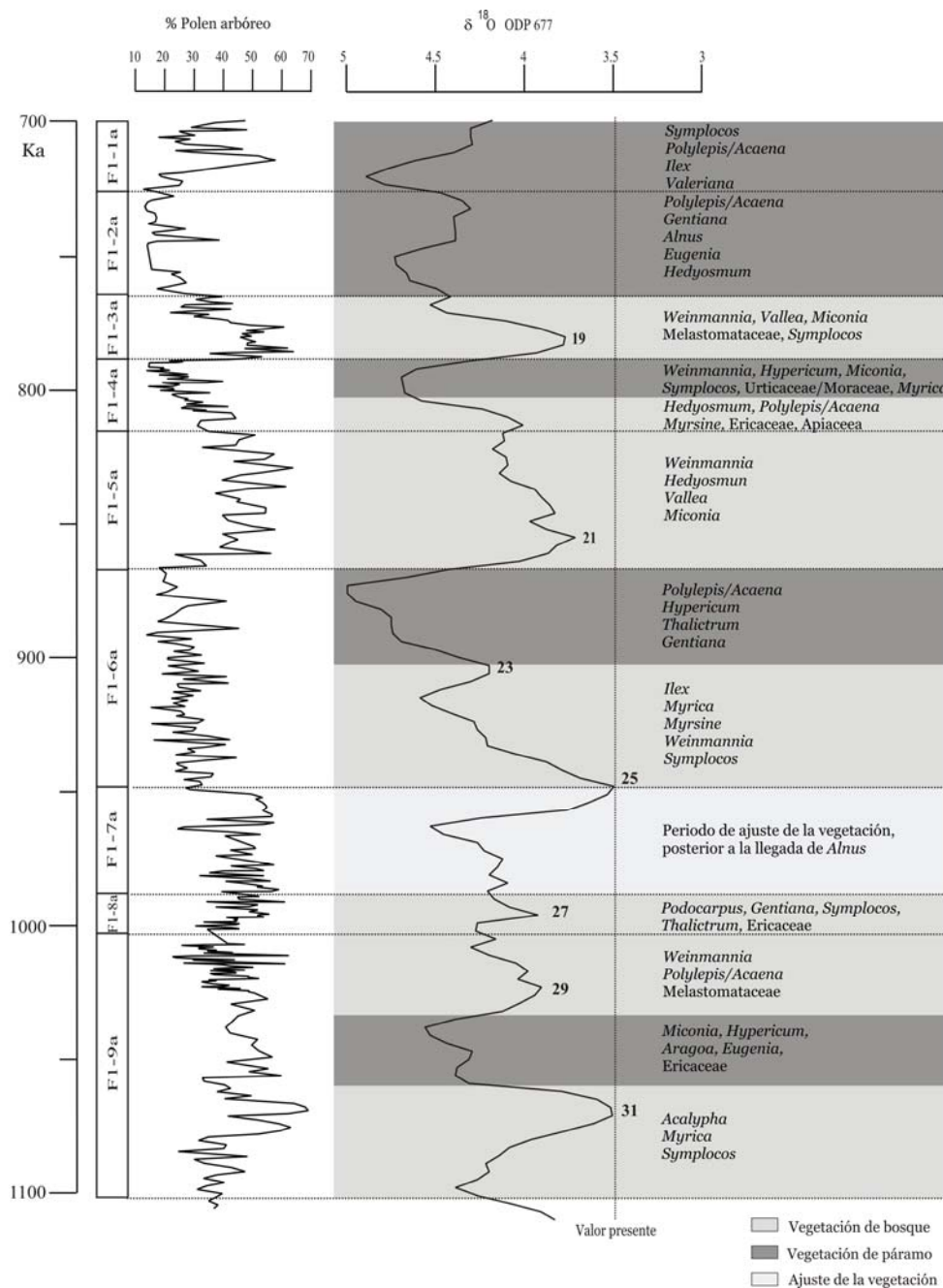
y páramo. Estas variaciones dependen directamente del rango ecológico de muchos taxones, tales como *Apiaceae*, *Gentiana*, *Hypericum*, *Thalictrum* y *Valeriana*, los cuales fueron indicativos de asociaciones de vegetación abierta.

De otro lado, existen taxones con amplios rangos climáticos (Grabandt, 1985; Van' t Veer y Hooghiemstra, 2000) y con alta capacidad de adaptación a nuevos hábitat (Hooghiemstra y Van der Hammen, 2004), los cuales se reconocieron en este estudio por ocurrir en asociaciones junto con elementos representativos de bosque y páramo, es el caso de *Hedyosmum*, *Ilex*, *Miconia*, *Weinmannia* y *Polylepis/Acaena*. No obstante a pesar de la amplia distribución de especies de estos elementos, las variaciones en sus abundancias, fueron indicativas para el establecimiento de diferencias en la estructura y composición de las diferentes paleoasociaciones donde se encontraron asociados.

4.1.2 Las paleoasociaciones en el espacio

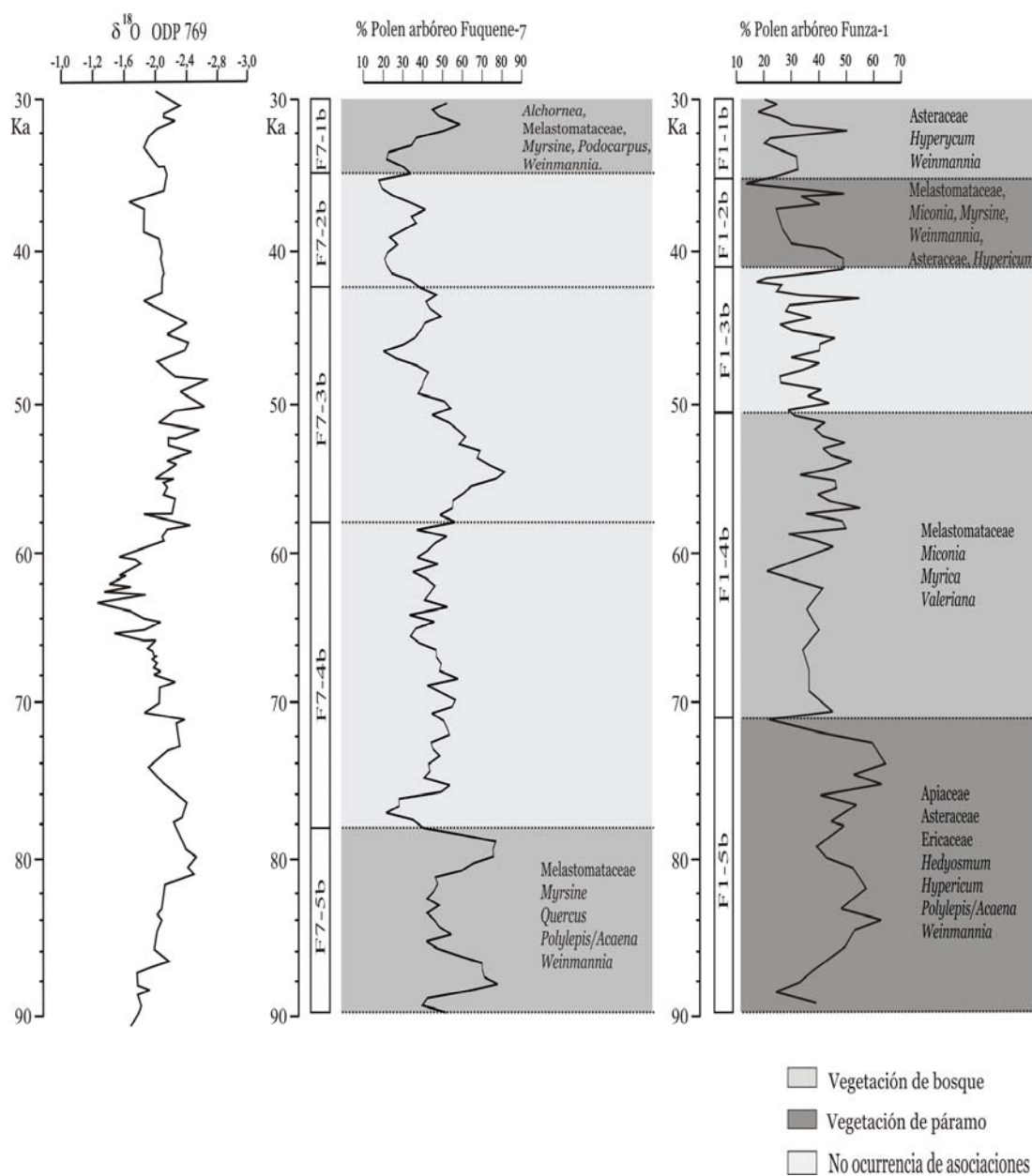
La comparación establecida entre las secciones de Funza-1 y Fúquene-7, para el período de tiempo (88.5-30.0 ka), refleja diferencias notables tanto en la ocurrencia de asociaciones no análogas (Figura 8), como en la distribución de las abundancias de los taxones a lo largo de las dos secciones.

Figura 9. Relación de las paleoasociaciones encontradas en el registro Funza-1 (276-153 m), correspondiente al periodo de 1100-700 ka, según la cronología de Andriesen et al. (1993), con los cambios climáticos registrados por la curva de isótopos marinos de oxígeno del sitio ODP 677 (Shackleton et al., 1990). Los números sobre la curva ODP 677, corresponden a las fases interglaciales.



Durante este período de tiempo se define la ocurrencia predominante de asociaciones de bosque, pero con diferencias en su composición entre las dos localidades. Para el periodo 5, la asociación definida para Funza-1 (88.5-71.6 ka), se define como un subpáramo con relictos de bosque, en contraposición con Fúquene-7 (88.5-75.0 ka), donde predomina la ocurrencia del bosque andino dominado por *Quercus*. Durante el periodo 4 se define el establecimiento de vegetación de bosque para Funza-1 (71.0-50.9 ka), mientras que en Fúquene-7 (75.0-58.0 ka) no se define la ocurrencia de asociaciones de taxones, como posible consecuencia de la presencia dominante de *Polylepis/Acaena* formando parches de bosque locales. En el periodo 3 se define independencia de taxones, indicando que no se encuentran asociaciones, tanto en Funza-1 (50.1-41.6 ka) como en Fúquene-7 (58.0-42.58 ka), y aunque las distribuciones de las abundancias sugieren buena representación y coexistencia de taxones de bosque y páramo, las abundancias individuales de algunos elementos indican diferencia entre las dos áreas, entre las que se notan predominio de *Hedyosmum*, *Myrica*, *Weinmannia* y *Podocarpus*, en contraste con altas abundancias de *Quercus* y *Polylepis/Acaena* en Fúquene-7. Durante el periodo 2, se encuentran diferencias entre Funza-1 (41.0-36.0 ka) y Fúquene-7 (42.1-34.4 ka), relacionadas con el predominio de *Polylepis/Acaena* en de área de Fúquene. Finalmente para el periodo 1 se define la presencia de una asociación de páramo para el área de Funza-1, en contraste con la ocurrencia de un bosque andino con presencia de *Myrsine*, *Weinmannia* y *Podocarpus* en Fúquene-7.

Figura 10. Paleoasociaciones definidas durante el periodo de 30.0 a 88.5 ka, en relación con los cambios climáticos registrados por la curva de isótopos marinos de oxígeno ODP 769 del Este del Océano Pacífico (Linsley, 1996). La cronología de Funza-1 para el intervalo 17.7-9.0 m, según Andriessen et al., (1993); y Fuquene-7 (28.75-2.9 m) según Mommersteeg (1998).



En relación con las distribuciones de las abundancias, en un marco general se encuentra el predominio de *Quercus* y *Polylepis/Acaena* en el área de Fúquene-7, en contraste con las abundancias de estos taxones en Funza-1, indicando la ocurrencia de bosque dominados por *Quercus* y posteriormente, bosques locales de *Polylepis/Acaena*. Mientras que en el área de Funza-1 se encuentran buenas representaciones de Melastomataceae, *Myrica*, *Myrsine* y *Weinmannia*, y altas abundancias de elementos de vegetación abierta, como *Hypericum*, mientras que *Polylepis/Acaena* se presenta en abundancias moderadas.

Teniendo en cuenta las diferencias encontradas entre estas dos áreas, se sugiere que condiciones paleoecológicas y paleoambientales similares (p. e. grupos de especies en común, paleoclima, procesos de acumulación y sedimentación), no son suficientes para encontrar una respuesta concordante de los organismos sobre amplias escalas espaciales y por ende para el establecimiento de modelos globales de cambio de la vegetación. Case et al. (2005), sugiere que para encontrar respuestas sincrónicas de los organismos, se requiere la mantención constante de los nichos durante el cambio climático y que las barreras de dispersión deben ser similares para la mayoría de las especies. Adicional a esto, se debe tener en cuenta que las condiciones climáticas locales diferencian las abundancias y la respuesta de las especies (Willis y Niklas, 2005).

4.2 ASPECTOS METODOLÓGICOS

Varios métodos para el análisis de diagrama de polen y su división en zonas e intervalos biostratigráficos han sido usados, desde la inspección visual de las curvas de abundancia de los taxones hasta análisis de agrupamiento (Grimm, 1987; Torres, 2006); sin embargo, se considera que la utilización de estos métodos debe ser complementaria, ya que el apoyo obtenido de las cartas de distribución de los taxones, ayuda en la validación de los intervalos y zonas bioestratigráficas obtenidos por métodos de agrupamiento.

Por otro lado, si el objetivo en el establecimiento de paleoasociaciones es evaluar la variación temporal y espacial por algún efecto biótico o ambiental, las replicas dan mayor fiabilidad sobre los cambios ocurridos y la variabilidad interna de la paleocomunidad (Podani et al., 2005); y dado que una paleocomunidad (estadísticamente invariable), se define por el conjunto de sus comunidades locales (Bennington y Bambach, 1996), nuestro análisis de la paleocomunidad como tal se limita, debido a que el registro de Funza-1 corresponde a un conjunto de muestras colectadas sobre un mismo horizonte estratigráfico de la localidad de la Sabana de Bogotá, representando solo una paleocomunidad local.

En el presente estudio y en la mayoría de estudios sobre paleovegetación, no se cuenta con replicados de las muestras, algunas veces por la discontinuidad de los registros (Kovach, 1989; Bennington y Bambach, 1996) y la escasez de grandes afloramientos, en el caso de los macrofósiles; sin embargo, cuando se trabaja con corazones de sedimentos, se tiene la posibilidad de preparar más de una placa palinológica por muestra, permitiendo una primera aproximación a la

cuantificación de los cambios ocurridos a nivel de la paleocomunidad local. Por otro lado, asumiendo las condiciones para la realización de replicas, como homogeneidad del espacio y unidades de vegetación definidas como invariables en el tiempo (Case et al., 2005), se asume que las características de los registros recobrados en la Sabana de Bogotá y en el caso específico de los corazones de Funza 1 y 2, considerados como representativos de la historia de los cambios de la vegetación del Norte de los Andes de Suramérica (Torres, 2006), pueden ser asumidos, cada uno, como una replica de la paleocomunidad local, acercándonos un poco a establecer comparaciones más representativas del área.

En relación al método de establecimiento de asociaciones biológicas, se observó que los taxones sobre representados no resultan significativamente asociados; este hecho se explica por la baja probabilidad aportada, por estos taxones en el test de permutación *a posteriori*, a la concordancia con los demás taxones de cada intervalo, dado que la correlación entre sus abundancias es mínima. Este hecho impide la interpretación de algunos elementos indicadores de ciertas condiciones, de ahí que en este análisis también se optara por interpretar aquellos taxones con altas abundancias en los intervalos.

Adicional a lo anterior, se sugiere que las descripciones basadas en la representación de los taxones en el espectro polínico, deben estar apoyadas con los índices de representación de polen en relación con la cobertura real de la vegetación, puesto que algunos elementos que ocurren en forma dominante en el espectro polínico, corresponden a elementos productores de mucho polen, lo que influencia la interpretación del diagrama; o con tasas de dispersión que los reflejan

como presentes, en áreas donde su cobertura vegetal no ocurre (“efecto background”).

Basados en lo encontrado en este estudio y en las observaciones hechas sobre las metodologías usadas, en éste y otros trabajos, se propone que la visión de datos palinológicos ofrece interpretaciones más confiables si se tiene una visión conjunta de las interpretaciones basadas en los métodos de agrupamiento (p.e. Mommersteeg, 1998; Van 't Veer y Hooghiemstra, 2000; Torres, 2006); descripciones visuales de las distribuciones de los taxones (Hooghiemstra, 1984) y relaciones con registros de lluvia polínica (Grabandt, 1980, 1985; Velásquez, 1993). Siempre apoyados por las contribuciones geográficas y ecológicas sobre la vegetación actual (p.e. Cuatrecasas, 1958; Cleef y Hooghiemstra, 1984; Cortés y Rangel, 2000; Rangel, 2003), para interpretación de registros Pleistocénicos y Holocénicos.

CONCLUSIONES

La ocurrencia de paleoasociaciones vegetales no análogas a lo largo del tiempo, en el intervalo Funza-1 (276-153 m), indican una dinámica independiente en el comportamiento de los taxones, en respuesta a cambios climáticos. Del mismo modo, las interacciones bióticas producto de eventos de inmigración, influyen las abundancias de los miembros de la comunidad, conduciendo a variaciones en la composición de las asociaciones. El caso más importante registrado para este periodo de tiempo (1100-700 ka) constituye la llegada de *Alnus*, la cual condujo cambios en las abundancias de varios elementos de la vegetación del bosque.

Teniendo en cuenta, que la presencia de los taxones se mantiene relativamente constante a lo largo del tiempo, las fluctuaciones de sus abundancias constituyen el principal diferenciador en la composición de las asociaciones y por ende de las comunidades de bosque. Dentro de cada comunidad, solo algunas especies presentan concordancia entre sus abundancias de forma simultánea, indicando una respuesta conjunta a las condiciones ambientales de cada intervalo. Estas variaciones en las abundancias, en diferentes grupos de organismos en cada momento, indica que los cinturones de bosque no se mueven como un todo y solo algunos elementos son sincrónicos entre sí.

En sitios bajo condiciones paleoecológicas similares, las condiciones ambientales locales conducen a diferenciar la respuesta de los taxones y sus relaciones interespecíficas, sobre un mismo periodo de tiempo.

Esto se evidencio en las variaciones de las abundancias de un mismo grupo de individuos, entre intervalos de tiempo relativamente cercanos, entre las localidades de Funza-1 y Fuquene-7.

El establecimiento de unidades de vegetación, como indicadores de respuestas ecológicas, puede ayudar a entender y predecir la respuesta de las plantas a futuros cambios climáticos (Cheddadi et al., 2005). Pero con el fin de hacer lo más completa posible la interpretación de las condiciones ambientales, ecológicas y biológicas que condicionan la distribución y estructura de la vegetación, y que a menudo no pueden considerarse en el registro fósil, es imprescindible el manejo integrado de la información que proveen los estudios biológicos y ecológicos de los organismos en sistemas actuales.

BIBLIOGRAFÍA

Andriessen PAM, Helmens KF, Hooghiemstra H, Riezebos PA, Van der Hammen T. 1993. Absolute chronology of the Pliocene-Quaternary sediments sequence of the Bogotá area, Colombia. *Quaternary Science Review*, 12: 483-501.

Bennington JB, Bambach RK. 1996. Statistical testing for paleocommunity recurrence: Are similar fossil assemblages ever the same? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 127: 107-133.

Bush MB, Colinvaux P. 1990. A long record of climate and vegetation change in lowland Panama. *Journal of Vegetation Science*, 1:105-118.

_____, **Weimann M, Piperno DR, Liu KB, Colinvaux PA.** 1990. Pleistocene temperature change and vegetation depression in Ecuadorian Amazonia. *Quaternary Research*, 34: 330-345.

Case TJ, Holt RD, McPeck MA, Keitt TH. 2005. The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, 108: 28-46.

Casgrain P, Legendre P. 2001. The R-Package for Multivariate and Spatial Analysis, versión 4.0. Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal.
www.bio.umontreal.ca/casgrain/en/labo/R/index.html.

Cheddadi R, de Beaulieu JL, Jouzel J, Andrieu-Ponel V, Laurent JM, Reille M, Raynaud D, Bar-Hen A. 2005. Similarity of vegetation dynamics during interglacial periods. *PNAS*, 102(29): 13939–13943.

Cleef AM, Hooghiemstra H. 1984. Present vegetation of the area of the high plain of Bogotá. *In: Vegetational History of the High Plain of Bogotá, Colombia. A Continuous Record of the Last 3.5 Million Years*, Hooghiemstra H (ed.) *Dissertationes Botanicae* 79: 42–66. (J. Cramer: Vaduz; also in *The Quaternary of Colombia*, 10).

Colinvaux PA. 1996. Quaternary history and forest diversity in the Neotropics. In Jackson JBC, Coates AG, Budd AF (eds.). *Evolution and Environmental in TROPICA America*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Cortés S, Rangel O. 2000. Los relictos de la vegetación de la Sabana de Bogotá. *In* Aguirre, J. (ed.), *Memorias del Primer Congreso Colombiano de Botánica*, Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.

Cuatrecasas J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, 10(40): 221-264.

Duivenvoorden J, Young R. 2001. Structures in terrestrial ecosystems. Data analysis. IBED/PPA. University of Amsterdam, Amsterdam.

Gentry AH. 1993. A field guide to the families and genera of woody plants of South America (Colombia, Ecuador, Peru). Conservation International, Washington, DC.

González N, Forero LA, Rangel JO. 2002. Cambios en la vegetación y el clima durante el pleniglacial medio y superior en el valle de Tenjo (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia*, 24(1):15-32.

Grabandt RAJ. 1980. Pollen rain in relation to arboreal vegetatiosn in the Colombian Cordillera Oriental. *Review Paleobotany and Palynology*, 29:65-147.

_____. 1985. Pollen rain in relation to paramo vegetation in the Colombian Cordillera Oriental. PhD thesis, University of Amsterdam, Amsterdam.

Grimm E. 1987. CONISS: A Fortran 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers & Geosciences*, 13: 13-35.

Hannah L, Midgley, GF, Lovejoy T, Bonds WJ, Bush M, Lovett J C, Scott D, Woodward FI. 2002. Conservation of biodiversity in a changing climate. *Conservation Biology* 16:264-268.

Hooghiemstra H. 1984. Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia. A continuous record of the last 3.5 million years. *Dissertationes Botanicae* 79: 368 pp. (J. Cramer: Vaduz; also in *The Quarternary of Colombia*, 10).

_____. 1989. Quaternary and upper-Pliocene glaciations and forest development in the tropical Andes: Evidence from a long high-resolution pollen record from the sedimentary basin of Bogotá, Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72: 11-26.

_____. 1995. Environmental and paleoclimatic evolution in Late Pliocene-Quaternary Colombia. *In: Vrba ES, Denton G, Burckle LH, Partridge TC. (eds.). Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins.* Yale University Press, USA.

_____, **Cleef AM.** 1995. Pleistocene climate changes, environmental and generic dynamics in the north andean montane forest and paramo. *In: Churchill S, Balslev H, Forero E, Lutheyh JH (eds.). Biodiversity and conservation of neotropical montane forest.* The New York Botanical Garden, Bronx, NY, pp. 35-49.

_____, **Melice JL, Berger A, Shackleton N.** 1993. Frequency spectra and palaeoclimatic variability of the high-resolution 30-1450 ka Funza-1 pollen record (Eastern Cordillera, Colombia). *Quaternary Science Reviews*, 12:141-156.

_____, **Ran ETH.** 1994. Late Pliocene-Pleistocene high resolution pollen sequence of Colombia: an overview of climatic change. *Quaternary Internacional*, 21: 63-80.

_____, **Sarmiento G.** 1991. Long continental pollen record from a tropical intermontane basin: Late Pliocene and Pleistocene history from a 540-meter core. *Episodes*, 14: 107-115.

_____, **Van der Hammen T.** 2004. Quaternary ice-age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions Royal Society London*, B 359: 173-181.

Jablonski D, Sepkoski J. 1996. Paleobiology, community ecology, and scales of ecological pattern. *Ecology*, 77 (5):1367-1378.

Jaramillo C, Rueda M, Mora G. 2006. Cenozoic Plant Diversity in the Neotropics. *Science*, 311: 1893-1896.

Kovach WL. 1989. Comparisons of multivariate analytical techniques for use in pre-Quaternary plant paleoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 60:255-282.

Legendre P. 2004. Kendall coefficient of concordance: global test and a *posteriori* tests of individual judges-Program Kendall_W User's Guide. Département de sciences Biologiques, Université de Montréal. pp. 8.

_____. 2005. Species associations: the Kendall coefficient of concordance revisited. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 10 (2): 226–245.

_____, **Legendre L.** 1998. Numerical Ecology (2nd English ed.). Elsevier Scientific Science BV. Amsterdam, Netherlands.

Linsley BK. 1996. Oxygen-isotope record of sea level and climate variations in the Sulu Sea over the past 150000 years. *Nature*, 380:234-237.

Liu KB, Colinvaux PC. 1985. Forest changes in the Amazon Basin during the last glacial maximum. *Nature*, 318: 556-557.

Marchant R, Boom A, Hooghiemstra H. 2002. Pollen-based biome reconstructions for the past 450 000 yr from the Funza-2 core,

Colombia: comparisons with model-based vegetation reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177: 29-45.

Melief ABM. 1985. Late Quaternary palaeoecology of the Parque Nacional Natural los Nevados (Cordillera Central), and Sumapaz (Cordillera Oriental) areas, Colombia. PhD thesis University of Amsterdam. (Also in *The Quaternary of Colombia*, 12).

Mommersteeg H. 1998. Vegetation development and cyclic and abrupt climatic change during the late Quaternary. PhD Thesis, University of Amsterdam, Amsterdam.

Podani J, Csontos P, Tama J, Miklo I. 2005. A new multivariate approach to studying temporal changes of vegetation. *Plant Ecology*, 181: 85–100.

Rangel-Ch JO. 2003. El antiguo lago de la Sabana de Bogotá, su vegetación y su flora en el tiempo. In: A.d. Bogotá and C. Conservación Internacional (ed.), *Los humedales de la Sabana de Bogotá*. Zetta Comunicadores, Bogotá, pp. 53-68.

_____, **Cleef AM, Salamanca VS.** 1989. La vegetación de las regiones de vida subandina y ecuatorial del transecto Parque Los Nevados (Cordillera Central Colombiana). *Pérez-Arbelaesia*, 2: 329-382.

Rull V. 1999. Palaeofloristic and palaeovegetational changes across the Paleocene/Eocene boundary in northern South America. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 107:83–95.

Shackleton N, Berger A, Peltier WR. 1990. An alternative astronomical calibration of the lower Pleistocene timescale based on ODP Site 677. Transactions of the Royal Society of Edinburgh. *Earth Sciences*, 81: 251-261.

ter Braak CJF, Smilauer P. 1999. CANOCO for Windows, version 4.02. Centre for Biometry. Wageningen, Wageningen, The Netherlands.

Torres V. 1995. Análisis paleoclimático con base en palinología de los sesenta metros superiores del pozo Ingeominas-I y su relación con los depósitos lacustres de la Sabana de Bogotá. Undergraduate thesis, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C., 43 pp.

_____. 2006. Pliocene-Pleistocene evolution of flora vegetation and climate: A palynological and sedimentological study of a 586-m core from the Bogotá basin, Colombia. PhD Thesis, University of Amsterdam, Amsterdam.

_____, **Vandenberghe J, Hooghiemstra H.** 2005. An environmental reconstruction of the sediment infill of the Bogotá basin (Colombia) during the last 3 million years from abiotic and biotic proxies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 226: 127–148.

Van der Hammen T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1: 3-26.

_____, **González E.** 1960. Upper Pleistocene and Holocene climate vegetation of the “Sabana de Bogotá”, (Colombia, South America). *Leidse Geologische Mededelingen*, 25: 126-315.

_____, **González E.** 1963. Historia de clima y vegetación del Pleistoceno Superior y del Holoceno de la Sabana de Bogotá. *Boletín Geológico*, XI (1-3): 189-266. Ingeominas, Bogotá.

_____, **González E.** 1964. A pollen diagram from the Quaternary of the Sabana de Bogotá (Colombia) and its significance for the geology of the northern Andes. *Geologie en Mijnbouw*, 43: 113-117.

_____, **Hooghiemstra H.** 1995. The El Abra stadial, a Younger Dryas equivalent in Colombia. *Quaternary Science Review*, 14: 841-851.

_____, **Hooghiemstra H.** 2003. Interglacial-glacial Fuquene-3 pollen record from Colombia: an Eemian to Holocene climate record. *Global and Planetary Change*, 36: 181-199.

_____, **Rangel O.** 1997. El estudio de la vegetación en Colombia. *En: Rangel O, Lowy P, Aguilar M (eds.), Colombia diversidad biótica II: Universidad Nacional de Colombia, Santa Fe de Bogotá, Colombia.*

_____, **JH Werner, van Dommelen H.** 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. *Review Palaeobotany and Palynology*, 16:1-122. (También en: *El Cuaternario de Colombia*, vol. 2).

Van 't Veer R, Hooghiemstra H. 2000. Montane forest evolution during the last 650,000 yr in Colombia: a multivariate approach based on pollen record Funza-1. *Journal of Quaternary Science*, 15: 329-346.

_____, **Ran ETH, Mommersteeg JPM, Hooghiemstra H.** 1995. Multivariate analysis of the Middle and Late Pleistocene Funza pollen records of Colombia. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst*, 52(1/2):195-212.

Velásquez CA. 1993. Atlas palinológico de la flora vascular del páramo y sedimentación polínica reciente en páramo aledaños a Bogotá. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Wijninga VM. 1996a. Neogene ecology of the Salto de Tequendama site (2475 m altitude, Cordillera Oriental, Colombia): the paleobotanical record of montane and lowland forests. *Palaeobotany and Palynology*, 92:97-156.

_____. 1996b. Paleobotany and palynology of Neogene sediments from the high plain of Bogotá (Colombia). PhD Thesis, University of Amsterdam, Amsterdam.

Wille M, Hooghiemstra H, Behling H, Van der Borg K, Negret AJ. 2001. Environmental change in the Colombian subandean forest belt from 8 pollen records: the last 50 kyr. *Vegetation History and Archaeobotany*, 10: 61-77.

Willis KJ, Niklas KJ. 2004. The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? *Philosophical Transactions Royal Society London B*, 359: 159–172.

APÉNDICES

Apéndice 1. Asociaciones obtenidas según el agrupamiento de Ward y el test de Kendall *a posteriori*, pozo Funza-1 (276-153 m), para el análisis de todos los taxones. Solo se dan las asociaciones de taxones significativamente concordantes según el test de Kendall *a posteriori*.

Intervalo	Asociación	Agrupamiento de Ward	prob. < 0.05 test de Kendall <i>a posteriori</i>	
F1-9a	(1)	<i>Acalypha</i>	0.0020	
	Bosque subandino	<i>Myrica</i>	0.0076	
		<i>Symplocos</i>	0.0100	
		(2)	<i>Weinmannia</i>	0.0352
	Bosque de ecotono	<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0325	
		Melastomataceae	0.0082	
		<i>Miconia</i>	0.0045	
	(3)	Subpáramo	<i>Hypericum</i>	0.0029
			<i>Aragoa</i>	0.0029
		Subpáramo	<i>Eugenia</i>	0.0027
Ericaceae			0.0241	
<i>Podocarpus</i>			0.0316	
F1-8a	(1)	<i>Gentiana</i>	0.0397	
	Bosque andino	<i>Symplocos</i>	0.0037	
		<i>Thalictrum</i>	0.0169	
		Ericaceae	0.0187	
		F1-7a	No se encuentran taxones significativamente asociados.	Todos los taxones presentan prob. > 0.05 acepta Ho: independencia de todos los taxones.
F1-6a	(1)	<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0253	
		<i>Hypericum</i>	0.0248	
		<i>Thalictrum</i>	0.0005	
		Subpáramo	<i>Gentiana</i>	0.0017

F1-6a	(2) Bosque alto andino	<i>Ilex</i>	0.0194
		<i>Myrica</i>	0.044
		<i>Myrsine</i>	0.0156
		<i>Weinmannia</i>	0.0098
		<i>Symplocos</i>	0.0440
F1-5a	(1) Bosque andino	<i>Weinmannia</i>	0.0330
		<i>Hedyosmun</i>	0.0348
		<i>Vallea</i>	0.0045
		<i>Miconia</i>	0.0245
F1-4a	(1) Bosque de ecotono	<i>Weinmannia</i>	0.0038
		<i>Hypericum</i>	0.0006
		<i>Miconia</i>	0.0046
		<i>Symplocos</i>	0.0032
	(2) Subpáramo	Urticaceae/Moraceae	0.0134
		<i>Myrica</i>	0.0228
		<i>Hedyosmum</i>	0.0003
		<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0001
F1-3a	(1) Bosque andino	<i>Myrsine</i>	0.0018
		Ericaceae	0.0096
		Apiaceae	0.0037
		<i>Weinmannia</i>	0.0068
		<i>Vallea</i>	0.0179
F1-2a	(1) Subpáramo	<i>Miconia</i>	0.0280
		Melastomataceae	0.0137
		<i>Symplocos</i>	0.0211
		<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0006
		<i>Gentiana</i>	0.0012
F1-1a	(1) Subpáramo	<i>Alnus</i>	0.0044
		<i>Eugenia</i>	0.0020
		<i>Hedyosmum</i>	0.0001
		Apiaceae	0.0003
		<i>Symplocos</i>	0.0003
F1-1a	(1) Subpáramo	<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0075
		<i>Ilex</i>	0.0344
		<i>Valeriana</i>	0.0338

Apéndice 2. Asociaciones obtenidas según el agrupamiento de Ward y el test de Kendall *a posteriori*, pozo Funza-1 (276-153 m), para el análisis excluido *Alnus*. Solo se dan las asociaciones de taxones significativamente concordantes según el test de Kendall *a posteriori*.

Intervalo	Asociación	Agrupamiento de Ward	prob. < 0.05 test de Kendall <i>a posteriori</i>	
F1-8	(1)	<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0001	
		<i>Vallea</i>	0.0335	
		Asteraceae	0.0043	
		<i>Weinmannia</i>	0.0045	
		<i>Miconia</i>	0.0001	
			Melastomataceae	0.0068
	(2)		<i>Eugenia</i>	0.0010
			<i>Hypericum</i>	0.0465
			<i>Aragoa</i>	0.0010
			Ericaceae	0.0004
(3)		<i>Myrica</i>	0.0045	
		<i>Symplocos</i>	0.0029	
F1-7	(1)	Melastomataceae	0.0282	
		<i>Miconia</i>	0.0014	
		<i>Hedyosmum</i>	0.0015	
		<i>Hypericum</i>	0.0102	
	(2)	Poaceae	0.0104	
		<i>Gentiana</i>	0.0024	
F1-6	(1)	<i>Weinmannia</i>	0.0136	
		Melastomataceae	0.0362	
		<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0096	
		<i>Thalictrum</i>	0.0004	
		<i>Gentiana</i>	0.0041	
	(2)	<i>Hedyosmum</i>	0.0038	
		<i>Myrsine</i>	0.0215	
<i>Symplocos</i>		0.0499		
F1-5	(1)	<i>Miconia</i>	0.0162	
		<i>Weinmannia</i>	0.0322	
		<i>Vallea</i>	0.0051	
		<i>Hedyosmum</i>	0.0092	
		Ericaceae	0.0045	

F1-4a	(1)	<i>Weinmannia</i>	0.0013
		<i>Hypericum</i>	0.0010
		<i>Miconia</i>	0.0097
		<i>Symplocos</i>	0.0054
		Urticaceae/Moraceae	0.0197
F1-4a	(2)	<i>Hedyosmum</i>	0.0004
		<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0001
		<i>Myrsine</i>	0.0039
		Ericaceae	0.0064
		Apiaceae	0.0028
		<i>Thalictrum</i>	0.0060
F1-3a	(1)	<i>Podocarpus</i>	0.0193
		Apiaceae	0.0009
		<i>Hypericum</i>	0.0007
		<i>Hedyosmum</i>	0.0013
		<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0120
F1-2a	(1)	<i>Hedyosmum</i>	0.0001
		<i>Symplocos</i>	0.0031
		<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0001
		Apiaceae	0.0001
F1-1a	(1)	<i>Symplocos</i>	0.0024
		<i>Hypericum</i>	0.0139

Apéndice 3. Asociaciones obtenidas según el agrupamiento de Ward y el test de Kendall *a posteriori*, pozo Funza-1 (28.75-2.9 m), para el análisis de todos los taxones. Solo se dan las asociaciones de taxones significativamente concordantes según el test de Kendall *a posteriori*.

Intervalo	Asociación	Agrupamiento de Ward	prob. < 0.05 test de Kendall <i>a posteriori</i>
F1-5b	(1) Subpáramo	<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0196
		<i>Hypericum</i>	0.0012
		<i>Hedyosmum</i>	0.0051
		Ericaceae	0.0051
		Asteraceae	0.0256
		<i>Weinmannia</i>	0.0284
F1-4b	(1) Bosque andino	Apiaceae	0.0081
		<i>Myrica</i>	0.0025
		<i>Miconia</i>	0.0006
		<i>Valeriana</i>	0.0036
F1-3b		Melastomataceae	0.0143
		No se encuentran taxones significativamente asociados.	Todos los taxones presentan prob. > 0.05 acepta Ho: independencia de todos los taxones.
F1-2b	(1) Bosque andino	<i>Weinmannia</i>	0.0015
		<i>Myrsine</i>	0.0411
		Melastomataceae	0.0241
		<i>Miconia</i>	0.0142
		Asteraceae	0.0165
F1-1b	(1) Subpáramo	<i>Hypericum</i>	0.0015
		<i>Weinmannia</i>	0.0346
		<i>Hypericum</i>	0.0396
		Asteraceae	0.0066

Apéndice 4. Asociaciones obtenidas según el agrupamiento de Ward y el test de Kendall *a posteriori*, pozo Fuquene-7 (17.7-9.0 m), para el análisis de todos los taxones. Solo se dan las asociaciones de taxones significativamente concordantes según el test de Kendall *a posteriori*.

Intervalo	Asociación	Agrupamiento de Ward	prob. < 0.05 test de Kendall a posteriori
F7-5b	(1) Bosque andino	Melastomataceae	0.0016
		<i>Quercus</i>	0.0183
		<i>Weinmannia</i>	0.0004
		<i>Myrsine</i>	0.0102
		<i>Polylepis/Acaena</i>	0.0064
F7-4b		No se encuentran taxones significativamente asociados.	Todos los taxones presentan prob. > 0.05 acepta Ho: independencia de todos los taxones.
F7-3b		No se encuentran taxones significativamente asociados.	Todos los taxones presentan prob. > 0.05 acepta Ho: independencia de todos los taxones.
F7-2b	Los taxones significativos no son agrupados	<i>Podocarpus</i>	0.0002
		<i>Eugenia</i>	0.0018
		<i>Valeriana</i>	0.0212
		<i>Myrsine</i>	0.0164
F7-1b	(1) Bosque andino	<i>Alchornea</i>	0.0449
		<i>Podocarpus</i>	0.0442
		Melastomataceae	0.0433
		<i>Weinmannia</i>	0.0255
		<i>Myrsine</i>	0.0049