

HISTORIA GEOLÓGICA DEL BOSQUE HÚMEDO NEOTROPICAL

Carlos Jaramillo*

RESUMEN

Jaramillo C.: Historia geológica del bosque húmedo neotropical. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **36** (138): 57-77, 2012. ISSN 0370-3908.

El origen y desarrollo de los bosques bajos neotropicales es aún un misterio. Hoy en día son dominados por angiospermas, las cuales aparecen a principios del Cretácico (~140 Ma). Durante el Cretácico, sin embargo, los bosques tropicales eran dominados por gimnospermas y helechos, no eran multiestratificados, y poseían un bajo potencial fotosintético. La caída de un meteorito hace 65 Ma, transformó las comunidades vegetales neotropicales. Los bosques que se desarrollaron después del evento del meteorito eran multiestratificados, con un dosel dominado por angiospermas y alto potencial fotosintético. El clima tropical ha variado con calentamientos y enfriamientos pronunciados durante los últimos 60 Ma. La diversidad del bosque ha aumentado con los calentamientos, y se ha reducido con los enfriamientos. En los últimos 10 Ma se ha producido la fuerte expansión de las sabanas. El registro fósil sugiere que las plantas modernas ya poseen la variabilidad genética necesaria para responder a incrementos de temperatura y CO₂ en el ambiente.

Palabras clave: diversidad, cretácico, cenozoico, bosque tropical

ABSTRACT

The origin and development of the neotropical rainforest are still a mystery. Angiosperms, which dominate modern forests, originated during the early Cretaceous (~140 Ma). During the Cretaceous, however, the neotropical forest was dominated by gymnosperms and ferns. It was not multi-stratal and had a low photosynthetic potential. The fall of a meteorite 65 Ma ago transformed the neotropics. Forests that evolved after the meteorite event became multistratified. The canopy was dominated by angiosperms and had high photosynthetic potential, similar to modern tropical forests. Over the past 60 m.y., the climate of the tropics has varied greatly, with pronounced global warmings and coolings. Forest diversity increased during the warmings and decreased during the coolings. In the last

* Smithsonian Tropical Research Institute. Apartado 0843-03092, Balboa, Ancon, Panamá. Email: Panama, jaramillo@si.edu

10 m.y., the savannas have greatly expanded. The fossil record suggests that extant tropical plants already had the genetic variability to cope with high temperatures and CO₂ levels.

Key words: Diversity, Cenozoic, Cretaceous, Tropical forests.

Introducción

El bosque neotropical tiene la mayor cantidad de especies de plantas del planeta, con más de 90.000, y la gran mayoría de ellas (>95%) son angiospermas (Thomas 1999). Sin embargo su origen es aún un misterio. Numerosas hipótesis han sido propuestas para explicar su gran diversidad (Gaston 2000; Hoorn *et al.*, 2010b; Jablonski 1993; Leigh *et al.*, 2004; Leighton 2005; Moritz *et al.*, 2000), desde considerar a los trópicos como regiones de muy bajas tasas de extinción, hasta proponer que la alta diversidad es producto de una rápida especiación durante el Cuaternario (Haffer 1969). Es aún más incierto cuando la naturaleza multiestratificada y dominada por angiospermas del bosque neotropical emergió, y que consecuencias tuvo en la dinámica hídrica, de nutrientes y carbono de los ecosistemas tropicales (Boyce & Lee 2010; Burnham & Graham 1999; Burnham & Johnson 2004). Esta serie de preguntas aún permanecen sin respuesta, a pesar de ser especialmente relevantes a la luz del cambio climático moderno.

La generación de especies ocurre en largas escalas de tiempo, por lo tanto, se requieren herramientas que preserven la información del pasado, como por ejemplo el ADN y el registro fósil, para entender los cambios en diversidad y la estructura de las comunidades terrestres a lo largo del tiempo geológico y como éstos se relacionan con cambios climáticos en el pasado. Ya que los bosques neotropicales modernos se conforman básicamente de angiospermas, un punto de partida natural para su estudio sería la época del origen de las angiospermas, a principios del Cretácico, hace 140 Ma (Sun *et al.*, 2002). La historia del bosque neotropical es básicamente el estudio de la aparición de las angiospermas y su desarrollo y expansión hasta llegar a ser el clado dominante en los bosque modernos, un cambio en dominancia florística que transformó completamente los ecosistemas terrestres tropicales.

La historia de las comunidades terrestres neotropicales se podría dividir en dos grandes unidades, el Cretácico y el Cenozoico. Durante el Cretácico, aparecen las angiospermas y tienen una importante radiación (Crane & Lidgard 1989; Magallón & Castillo 2009)

y las comunidades de vertebrados terrestres eran dominadas por Dinosauria, con altas concentraciones de CO₂ (>1000ppm) (Royer 2010) y altas temperaturas (>7°C) (Littler *et al.*, 2011) comparadas con valores modernos. El Cenozoico, de otro lado, se caracteriza por una dominancia completa de angiospermas (Graham 2011), rápidas radiaciones de mamíferos (Gingerich 2006; Simpson 1983), y la transición de un planeta caliente durante el Paleógeno a un planeta frío durante el Neógeno (Zachos *et al.*, 2001).

Antes de empezar un discusión sobre el bosque húmedo neotropical, es importante definirlo, ya que "bosque húmedo tropical" es usado por diferentes autores con diferentes significados (Burnham & Johnson 2004). Aquí sigo la definición de Burnham & Johnson (2004) que refieren este vocablo a una combinación de cuatro parámetros: clima, composición florística, estructura del bosque y fisionomía de las plantas. Un bosque húmedo neotropical es un bosque de tierras bajas, con una precipitación media anual alta (>1.8 m/año), temperatura media anual alta (>18°C), baja variación anual en temperatura (<7°C), dominada en diversidad y abundancia por angiospermas con las familias (de más a menos importantes) Leguminosae, Moraceae, Annonaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Sapotaceae, Myristicaceae and Palmae representando ~50% de la diversidad, mientras que las familias Leguminosae, Palmae, Rubiaceae, Violaceae, Euphorbiaceae, Meliaceae, Sapotaceae y Moraceae representan ~57% de todos los árboles/arbustos en una hectárea dada. El bosque es también multiestratificado, con un dosel cerrado, dominado por angiospermas, con lianas y epifitas, y muchas especies con grandes hojas (mesófilas, >4500 mm²), márgenes enteros y ápices largo-acuminados.

Cretácico

El registro más antiguo de angiospermas se encuentra en el Cretácico inferior (Barremiano, ~130 Ma) con *Clavatipollenites*, un polen fósil distribuido casi globalmente con registros en Israel, Inglaterra, África ecuatorial y Argentina (Archangelsky & Taylor 1993; Brenner 1974; Doyle *et al.*, 1977; Kemp 1968) y *Walkeripollis*, un polen de la familia Winteraceae halla-

do en Africa ecuatorial (**Doyle et al.**, 1990). Los registros mas antiguos de megafósiles (hojas, flores, frutos) provienen del Aptiano (~122 Ma) de China e incluyen a *Archeofructus* y *Leeifructus* (**Sun & Dilcher** 2002; **Sun et al.**, 2011; **Sun et al.**, 2002). No hay un claro patrón sobre la distribución latitudinal del origen de las angiospermas, con registros que incluyen de latitudes bajas hasta altas. Las angiospermas mas basales eran pequeñas, ruderales, con flores muy reducidas, y probablemente acuáticas o viviendo cerca de cuerpos de agua (**Sun et al.**, 2002). Un meta-análisis global de los registros paleobotánicas del Cretácico (**Crane & Lidgard** 1989, 1990) muestran que las angiospermas incrementan gradualmente su diversidad y abundancia a lo largo del Cretácico y ya para el Maastrichtiano superan en diversidad a otros grupos de plantas como Cycadofitas, Pteridofitas (helechos), y Coniferales. Este análisis global, sin embargo, posee una escasa densidad de datos de latitudes tropicales, con la ausencia de sitios con macrofósiles en el Cretácico para zonas tropicales, y solo unos pocos sitios con datos palinológicos, la mayoría de los cuales fueron hechos con fines bioestratigráficos asociados a la industria del petróleo, sin tener en cuenta la totalidad de la flora. Aún hay, entonces, una gran incertidumbre sobre los patrones de dominancia, diversificación y distribución del bosque en zonas tropicales durante el Cretácico.

Filogenias basadas en DNA de taxa actuales, muestran una rápida radiación de los principales ordenes de angiospermas durante el Cenomaniano (~100-90 Ma) (**Moore et al.**, 2010; **Wang et al.**, 2009). Otros estudios, también basados en ADN, han mostrado incluso que muchas familias de angiospermas estaban presentes ya en el Cretácico (**Bell et al.**, 2010; **Davis et al.**, 2005). Estas filogenias, sin embargo contrastan con el registro fósil que indica un origen mucho más joven que el supuesto por los análisis moleculares. Un claro ejemplo de ello es el origen de las angiospermas, con las filogenias moleculares indicando un origen Jurásico (183 Ma) (**Bell et al.**, 2010; **Wikström et al.**, 2001), mientras que el registro fósil indica un origen Cretácico, mucho más joven (130 Ma) como se indicó antes. Esta disparidad en resultados es aún un gran problema sin resolver.

La disparidad entre ADN y fósiles no solo se refiere al origen de un clado en particular, también la génesis misma del bosque húmedo tropical está en disputa. Los resultados de los análisis moleculares han llevado a proponer que desde el Cenomaniano, los bosques ya eran dominados por angiospermas (**Wang et al.**,

2009) y que inclusive, ya existía en el trópico un boque húmedo dominado por angiospermas, similar en estructura al moderno (**Davis et al.**, 2005). Sin embargo, el registro fósil del Cretácico sugiere un panorama muy diferente. Variadas evidencias indican que las angiospermas no eran el elemento dominante, en términos de biomasa, en la mayoría de bosques Cretácicos. Madera fósil de angiospermas es muy escasa en el Cretácico (**Wing & Boucher** 1998) lo cual indica que eran escasos los arboles de angiospermas que alcanzaban el dosel. La gran mayoría de semillas de angiospermas Cretácicas tiene pequeños tamaños (**Wing & Boucher** 1998) indicando que no existían un dosel cerrado, a diferencia de los bosques multiestratificados modernos donde hay una gran variación en el tamaño de las semillas, producto de la competencia por la luz (**Muller-Landau** 2010). Los bosques tropicales modernos tiene altos valores de densidad de venas en las hojas, especialmente en las hojas del dosel, ya que la competencia por la luz es intensa, sin embargo la mayoría de angiospermas durante el Cretácico tenían densidad de venas más bajas que las actuales (**Feild et al.**, 2011a), sugiriendo la ausencia de un bosque multiestratificado. El registro fósil de lianas, típicas de bosques multiestratificados, principalmente Menispermaceae y Bignoniaceae, es casi inexistente en el Cretácico, mientras que es abundante en el Cenozoico (**Burnham** 2009; **Doria et al.**, 2008; **Jacques et al.**, 2011); las angiospermas no eran el elemento dominante en términos de biomasa ni siquiera durante el Maastrichtiano tanto en regiones neotropicales como temperadas, evidenciado tanto por el registro polínico (**De la Parra et al.**, 2008a; **De la Parra et al.**, 2008b) y de biomarcadores (**Rangel et al.**, 2002), como por el registro de macrofósiles (**Wing et al.**, 1993). La existencia de un bosque tropical estratificado dominado en el dosel por angiospermas durante el Cretácico, es pues, aún incierta.

La flora de San Felix (Hauteriviano, ~135 Ma), en la región de Caldas, es una de las más antiguas del Cretácico tropical, ha sido estudiada preliminarmente por un par de autores (**Gonzalez** 1977; **Lemoigne** 1984), y nuestros estudios recientes no han encontrado evidencias de angiospermas, pero si una dominancia de Benetitales, helechos, Cicadales y muy pocas coníferas (**Sucerquia & Jaramillo** 2008). Es notoria la gran diferencia en morfología foliar entre las floras de San Felix, y las floras actuales [Figura 1. San Felix], no solo en el área de las láminas foliares, mucho más reducida en el Cretácico, sino en una muy baja densidad de venación de la floras de San Felix en comparación con

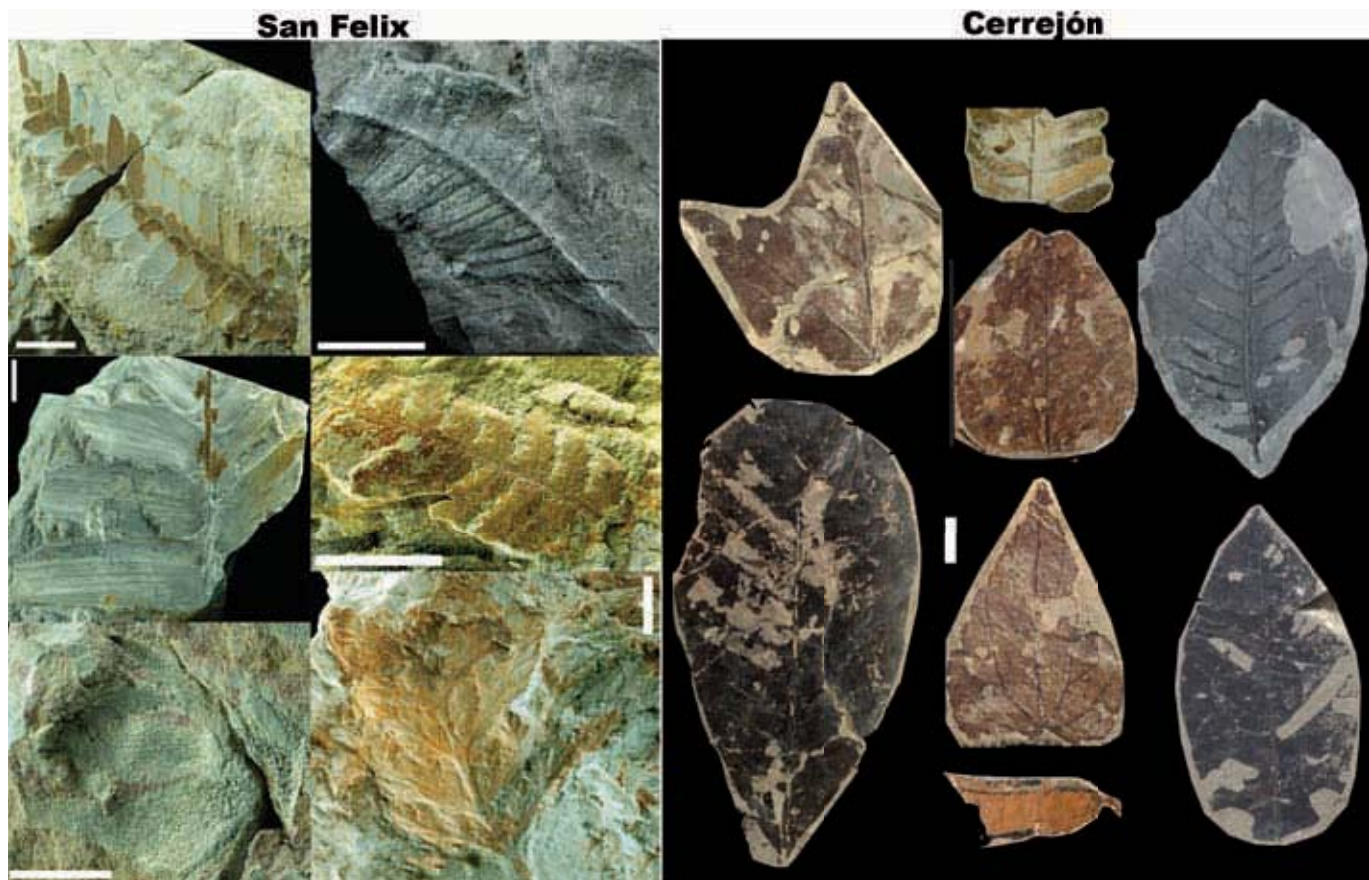


Figura 1. Comparación de la fisionomía de las hojas de un bosque del Cretácico inferior (San Felix), con un bosque del Paleoceno (Cerrejón). Escala corresponde a un centímetro. Es clara la gran diferencia entre ambos bosques, el Paleoceno es dominado por angiospermas, tiene hojas con alta densidad de venas, láminas mas grandes, márgenes enteros y ápices largo-acuminados, mientras que la flora del Cretácico inferior no tiene angiospermas, las láminas de las hojas son pequeñas, y carecen de ápices largo-acuminados.

bosques modernos (Feild *et al.*, 2011a) sugiriendo una capacidad fotosintética más reducida y por ende una menor biomasa. La flora Barremiana-Aptiana de Villa de Leiva encontrada en depósitos marinos se compone principalmente por Cicadales, Coníferas (Cupressoidae y Araucariaceae principalmente), y helechos, muchos de ellos con conexiones australes (Huertas 2003; Waveren *et al.*, 2002). Las palinofloras del Valle Superior del Magdalena y el piedemonte Llanero durante el Albiano -Aptiano estaban dominadas por una diversa flora de pteridofitas y gimnospermas (principalmente *Araucariacites*, Cicadas y *Classopollis*), y porcentajes de angiospermas menores al 5-10% (Mejia 2007; Mejia *et al.*, 2006). La alta proporción de helechos indica alta precipitación, indicando que al menos el occidente tropical no era seco, ya que algunos autores han interpretado amplias bandas cálidas y áridas en el trópico durante esta edad (Herngreen *et al.*,

1996). Durante el Cenomaniano, la baja dominancia de las angiospermas continúa y un grupo de gimnospermas, las Gnetaceas, incrementan sustancialmente su abundancia y diversidad (Herngreen & Dueñas 1990; Herngreen *et al.*, 1996), pero la alta abundancia y diversidad de helechos permanece, lo que indica que las condiciones húmedas continúan, en concordancia con algunos modelos del ciclo hidrológico del Cretácico, los cuales han inferido altas precipitaciones en las zonas tropicales (Ufnar 2002; Ufnar *et al.*, 2004; Ufnar *et al.*, 2008). La variabilidad morfológica en las angiospermas se incrementa, con nuevos tipos de apertura en el polen, y formas tricolpadas y tricolporadas son ya muy comunes. Este es un patrón similar al observado en Norteamérica (Doyle & Hickey 1976; Lupia *et al.*, 1999) aunque en el trópico nunca ha sido cuantificado. Aún no se han encontrado macrofloras de esta edad en zonas tropicales, a pesar de ser una época crítica

en la evolución de las angiospermas. Esta composición y dominancia de las comunidades vegetales del neotrópico en el Cenomaniano, contrasta con la radiación rápida y global de las angiospermas mostrada por los datos moleculares, lo cual sugiere que la innovación morfológica de las angiospermas habría precedido por decenas de millones de años su dominancia ecológica. En otras palabras, a pesar de que las angiospermas se estaban diversificando rápidamente y aumentando su cubrimiento geográfico, aun estaban lejos de dominar en términos de biomasa la mayoría del paisaje. Este cambio ocurrió mucho tiempo después como se anota adelante.

Hacia finales del Cenomaniano y principios del Turoniano, el planeta alcanza los niveles más altos de temperatura media global en los últimos 140 Ma (**Bice et al.**, 2006), y en el trópico superaron los 7°C comparado con valores modernos, así como altos niveles de CO₂ superando los 1000 ppm (**Royer** 2006). Niveles estáticos del mar se elevaron también a su máximo nivel en los últimos 140 Ma y grandes aéreas continentales fueron inundadas formando mares epicontinentales (**Haq et al.**, 1988). En las épocas post-Cenomanianas, hay una gran reducción de los Gnetales en el neotrópico, aunque es incierto que tan grande o abrupta fue esta reducción, ya que existen muy pocos estudios al respecto.

El Cretácico superior (90-65 Ma) se caracteriza por una reducción gradual y lenta de la temperatura global, así como de los niveles del CO₂. Muy poco se conoce sobre el desarrollo de la vegetación neotropical durante esta época. Durante el Maastrichtiano (70-65 Ma), el nivel del mar empezó a descender rápidamente, y grandes planos costeros emergieron (**Nichols & Johnson** 2008). La paleoflora Maastrichtiana de la Formación Guaduas, en el centro de Colombia, indica una co-dominancia de Angiospermas, Cicadales, Gimnospermas (Araucariaceae) y Pteridofitas (helechos), con varias familias de Angiospermas ya presentes incluyendo Palmae, Annonaceae, Lauraceae, Piperaceae, Rhamnaceae, y muchos otros taxa cuyas afinidades naturales son aún desconocidas (**Correa et al.**, 2010; **García** 1958; **Gutierrez & Jaramillo** 2007; **Sarmiento** 1992; **Sole de Porta** 1971). A nivel palinológico, el Maastrichtiano es codominado por Angiospermas y helechos, con Angiospermas representado el ~50% de la asociación (**De la Parra et al.**, 2008a; **De la Parra et al.**, 2008b), lo cual es confirmado por la relación de los biomarcadores Oleanano/Opano (**Rangel et al.**, 2002) los cuales sugieren que las Angios-

permas no eran el principal elemento en términos de biomasa durante el Maastrichtiano. Es también notoria la presencia de únicamente semillas pequeñas y la total ausencia de semillas grandes, así como la ausencia de Menispermaceae y Bignoniaceae, las familias con más abundancia de lianas. Florísticamente Guaduas aun no corresponde a un bosque neotropical, aunque su fisionomía muestra ya altas proporciones de hojas con ápices largo-acuminados, margen entero, grandes áreas, y alta densidad de venas (**Feild et al.**, 2011a) similares a los bosque modernos. Esta panorámica del Maastrichtiano en el neotrópico, también se asemeja a depósitos del Maastrichtiano en Nebraska, donde un depósito de cenizas cubrió el paisaje preservando los mas cercanos al plano inundable (donde el potencial de fosilización es mayor), como los alejados de él (en las zonas altas, con bajo potencial de fosilización y que rara vez pueden ser estudiadas). Este mostró como las angiospermas eran el elemento dominante en los planos inundables, similares a los depósitos de la formación Guaduas, pero en la mayoría del paisaje representaban apenas el 12% de la dominancia (**Wing et al.**, 1993). La mayoría de las Angiospermas eran además herbáceas. Esto también se correlaciona con la poca madera de Angiospermas encontrada en el Cretácico, que contrasta con la gran abundancia de maderas de angiospermas en el Cenozoico.

La multitud de elementos mencionados anteriormente sugieren que los bosques neotropicales Cretácicos eran muy diferentes a los bosques actuales, probablemente sin una estructura multiestratificada y un dosel cerrado, y por el contrario, eran bosque abiertos, probablemente con un dosel dominado por gimnospermas. Las angiospermas eran arbustos o pequeñas plantas, ruderales principalmente, dominantes en los planos inundables pero no en la mayoría del paisaje, y sin llegar a ser el elemento principal de la biomasa en el bosque maduro.

Esta composición y estructura del bosque cambió radicalmente como consecuencia del impacto de un meteorito en la península de Yucatán y todos los eventos climático que le siguieron (**Nichols & Johnson** 2008). En el neotrópico, usando palinología, se ha estimado una extinción del 75% de las especies de plantas presentes durante el Cretácico mas superior (**De la Parra** 2009), este nivel de extinción es más alto que el reportado en zonas templadas de Norteamérica, donde ~30% de las especies, usando polen como indicador, se extinguieron (**Hotton** 2002). La flora que está presente en el Paleoceno (ver siguiente sección), es ya un

bosque neotropical multiestratificado similar al actual. Esto sugiere que un accidente histórico como el acaecido en Yucatán, cambió la estructura y composición del bosque neotropical permanentemente, y muestra un claro ejemplo que como el éxito ecológico de las angiospermas se retrasó ~55 Ma en relación al origen de sus innovaciones morfológicas.

Este cambio florístico y estructural del bosque neotropical, pudo haber tenido consecuencias climáticas importantes. Hoy en día, una parte importante de la lluvia sobre la Amazonia proviene de la evaporación misma de los árboles. Las angiospermas además tienen una capacidad fotosintética más alta que las gimnospermas, debido entre otras cosas, a una más alta densidad de venas en sus hojas (**Boyce & Lee** 2010). La densidad de venación en las angiospermas de la mayoría del Cretácico era baja, comparable a la de las gimnospermas (**Feild et al.**, 2011a; **Feild et al.**, 2011b), pero a principios del Cenozoico, la densidad de venación aumentó considerablemente en las angiospermas a niveles comparables a los bosque modernos (**Feild et al.**, 2011a). Experimentos de sensibilidad climatológica han demostrado que reemplazar un bosque de angiospermas por uno de coníferas en el Amazonas, al tener menor densidad de venas y por ende una menor capacidad fotosintética y transpiración, se generarían temperaturas medias anuales más altas (3°C), disminuiría la precipitación en un 30%, y aumentaría la extensión de la época seca en dos meses (**Boyce & Lee** 2010). Esto sugiere que el cambio en el paisaje de un bosque dominado por coníferas y helechos a uno con predominancia de angiospermas con alta densidad de venación, como sucedió en la transición Cretácico-Paleoceno, habría transformado el clima tropical, permitiendo que fuera más húmedo, y menos caliente y estacional.

Por qué las angiospermas fueron exitosas y radiaron durante el Cretácico en ambientes ruderables e inundables? esto es aun una pregunta sin resolver, pero una hipótesis plausible radica en el tiempo necesario para producir el tubo polínico, un paso necesario para la producción de semillas. Mientras que el tubo polínico en gimnospermas toma mucho tiempo, más de un año en muchos casos, éste en angiospermas, en contraste, se produce mucho más rápido, inclusive en menos de 2 horas en algunos casos (**Williams** 2008). Es claro, por consiguiente, que para las angiospermas habría sido una gran ventaja el poder producir rápidamente semillas, especialmente en sistemas inundables y ruderales, donde el paisaje cambia constantemente y

las plantas tienen que producir semillas y crecer rápido antes de que el próximo evento ocurra.

Paleógeno

Las floras del Paleoceno neotropical eran ya dominadas por angiospermas (~80% de la palinoflora) (**De la Parra** 2009; **Jaramillo et al.**, 2006; **Van der Hammen** 1958), con biomarcadores señalando una dominancia de angiospermas (**Rangel et al.**, 2002), una fisionomía propia de bosque tropicales (márgenes enteros, hojas grandes, abundancia de ápices largo-acuminados) (**Wing et al.**, 2009), y una composición florística similar a los bosques neotropicales modernos incluyendo Fabaceae, Moraceae, Annonaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Sapotaceae, Arecaceae, Araceae, Flacourtiaceae, Anacardaceae, Tiliaceae y Meliaceae (**Carvalho et al.**, 2011; **Doria et al.**, 2008; **Gomez et al.**, 2009; **Herrera et al.**, 2008; **Jaramillo et al.**, 2007; **Pons** 1988; **Wing et al.**, 2009). También poseían Menispermaceae en abundancia (**Doria et al.**, 2008), una familia típica de lianas, que sumado a la alta densidad de venación (**Feild et al.**, 2011a) y a la varianza alta en el tamaño de las semillas alcanzando inclusive los 20 cm (**Gomez et al.**, 2009), indican ya un bosque donde la competencia por la luz es alta y un dosel cerrado, característico de los bosque multiestratificados. Es notoria además la alta abundancia de Fabaceae, la familia de árboles/arbustos más abundante en los bosques tropicales modernos, la cual estaba ausente en el Cretácico. Este amplio conocimiento del Paleoceno ha sido proporcionado en gran parte por los estudios que hemos adelantado en las minas de carbón del Cerrejón, la más grande del mundo a cielo abierto. Los tajos en esta mina ofrecen la posibilidad de explorar grandes extensiones de roca con muy poca alteración. En ocasiones es posible recorrer una extensión de 25 Km² por el mismo estrato rocoso, haciendo posible explorar instantes del tiempo hace 60 Millones de años. Esto también ha permitido entender no solo la flora, sino también su fauna, clima y ambientes de depósito. Tortugas de agua dulce de gran tamaño llegando a los 2 metros y relacionadas a las charapas del Orinoco, cocodrilos de variados tipos, Dyrosauridae principalmente, algunos de ellos de 12-15 metros de envergadura, serpientes relacionadas a las boas alcanzando los 13 metros de largo y un metro de diámetro, peces pulmonados de 2 metros de largo y variados moluscos han sido encontrados en estos depósitos (**Bayona et al.**, 2011; **Cadena & Jaramillo** 2006; **Hasting et al.**, 2010; **Hasting et al.**, 2011; **Head et al.**, 2009a; **Head et**

al., 2009b), indicando un ecosistema con alta productividad y una fauna de reptiles diversa. Es de anotar que mamíferos aun no han sido encontrados, sugiriendo que eran muy escasos. Los depósitos del Cerrejón representan el bosque neotropical multiestratificado más antiguo que se conoce, similar al moderno, pero con dos marcadas diferencias: La primera, estos bosque vivieron a temperaturas medias anuales $\sim 1.5\text{-}2^\circ\text{C}$ mas altas que los bosque modernos, casi el doble de CO_2 ($\sim 400\text{-}500$ ppm) (Royer 2010), y precipitaciones medias anuales de ~ 3.2 metros (Wing *et al.*, 2009). Estimados de temperatura media anual del Cerrejón y regiones cercanas indican $\sim 29^\circ\text{C}$, usando variadas técnicas incluyendo TEX_{86} (Jaramillo *et al.*, 2010b), el método del análisis del margen de las hojas (Peppen *et al.*, 2011; Wing *et al.*, 2009), o morfología de las serpientes (Head *et al.*, 2009a; Head *et al.*, 2009b). La segunda diferencia es que la diversidad era mucho más baja que los bosques actuales (Jaramillo *et al.*, 2007; Wing *et al.*, 2009), lo cual podría ser debido a factores edáficos de los ambientes inundables del Cerrejón, aunque esta baja diversidad del Paleoceno se observa en diversos ambientes de acumulación de Colombia y Venezuela (Jaramillo *et al.*, 2006). Otra alternativa es que la recuperación de los niveles de diversidad después de la extinción masiva del Cretácico-Paleoceno haya tomado varios millones de años, como se ha observado en otros eventos de extinción masiva (Erwin 2008).

A principios del Eoceno ocurrió un evento que ha sido denominado PETM (Paleoceno Eocene Thermal Maximum)(McInerney & Wing 2011). Un evento de muy corta duración ($\sim 200\text{Ky}$) que comenzó a los 56.3 Ma, y durante el cual la temperatura global aumentó en $5\text{-}7^\circ\text{C}$ en $\sim 10,000\text{-}20,000$ años (Kennett & Stott 1991; Westerhold *et al.*, 2009; Zachos *et al.*, 2003). Este calentamiento tan rápido y fuerte se produjo por la adición de un mínimo de 2000-3000 Gigatonnes de Carbono (Bowen & Zachos 2010), que equivalen a alrededor de 900 ppm de CO_2 y que fueron agregados a una atmósfera Paleocena que contenía alrededor de 400 ppm de CO_2 . Esta es una de las adiciones de Carbono a la atmósfera más intensa y rápida de los últimos 120 millones de años y produjo un calentamiento producto del efecto invernadero, similar al que vivimos actualmente aunque 10 veces más lento (McInerney & Wing 2011). Se estima que para el año 2300, se habrán liberado 2000-3000 gigatonnes de Carbono, equivalente a 1400 ppm de CO_2 , es decir en 400 años se inyectarán a la atmosfera la misma cantidad de Carbono que se liberó en los primeros 20.000 años del

PETM. El PETM es pues, un buen análogo para entender las consecuencias del calentamiento moderno. Un dato para tener en cuenta, es que se requiere tiempo geológico para capturar un volumen dado de CO_2 que se añade a la atmósfera. Durante el PETM, tomó $\sim 180,000$ años regresar a los niveles de CO_2 previos al PETM (Bowen & Zachos 2010). En modelos para el clima actual, con una inyección inicial de 1000 ppm de CO_2 (ya se han inyectado ~ 100 ppm en los últimos 100 años) y asumiendo que la inyección de CO_2 a la atmósfera se detiene, requería tiempo geológico para regresar a los niveles pre-inyección (Archer *et al.*, 2009). Después de 1.000 años, el 25 al 60 % de la inyección de CO_2 inicial aun permanecería en la atmósfera (Archer *et al.*, 2009), ya que la forma más efectiva para secuestrar CO_2 atmosférico es la meteorización de carbonatos y silicatos en el continente, la cual opera a escalas de tiempo geológico. Esto sugiere, que aunque detengamos el flujo de CO_2 de inmediato, ya hemos alterado los niveles de CO_2 del mundo en que vivirá la humanidad en los próximos milenios.

El PETM se descubrió en corazones tomados del mar profundo por el programa del ODP (Kennett & Stott 1991; Westerhold *et al.*, 2009; Zachos *et al.*, 2003). En el límite Paleoceno-Eoceno, siempre se encontraba un nivel de sedimento donde el carbonato había desaparecido. Este nivel también estaba asociado a una excursión negativa de $\sim 4\text{-}5$ per mil de D^{13}C , la cual también se encontró posteriormente en zonas continentales (Wing *et al.*, 2005). Esta disolución del carbonato y la excursión negativa en D^{13}C , sólo podría ser explicada por una liberación masiva de carbón con bajos niveles de ^{13}C . Varias hipótesis han sido propuestas para dilucidar el origen de este carbono, y esto es un motivo de gran controversia (McInerney & Wing 2011). Los hidratos de metano son un gran reservorio de metano en el fondo del océano, y la liberación de una gran cantidad de ellos (~ 4300 gigatonnes) podría haber ocasionado el PETM, ya que el metano rápidamente se oxida y transforma en CO_2 (Bralower *et al.*, 1998; Dickens 1998; Dickens *et al.*, 1995). Sin embargo el volumen de hidratos en el océano es un motivo de discusión. El PETM produjo grandes transformaciones en el océano, con extinciones masivas de foraminíferos bentónicos (Thomas & Shackleton 1996), y radiaciones en foraminíferos plantónico. En el continente, los cambios fueron aun más drásticos. La mayoría de órdenes de mamíferos modernos se originaron durante el PETM, incluyendo los artiodactilos (ciervos), perisodactilos (caballos), y los primates (sin incluir los plesiadapimorfes), y además se disper-

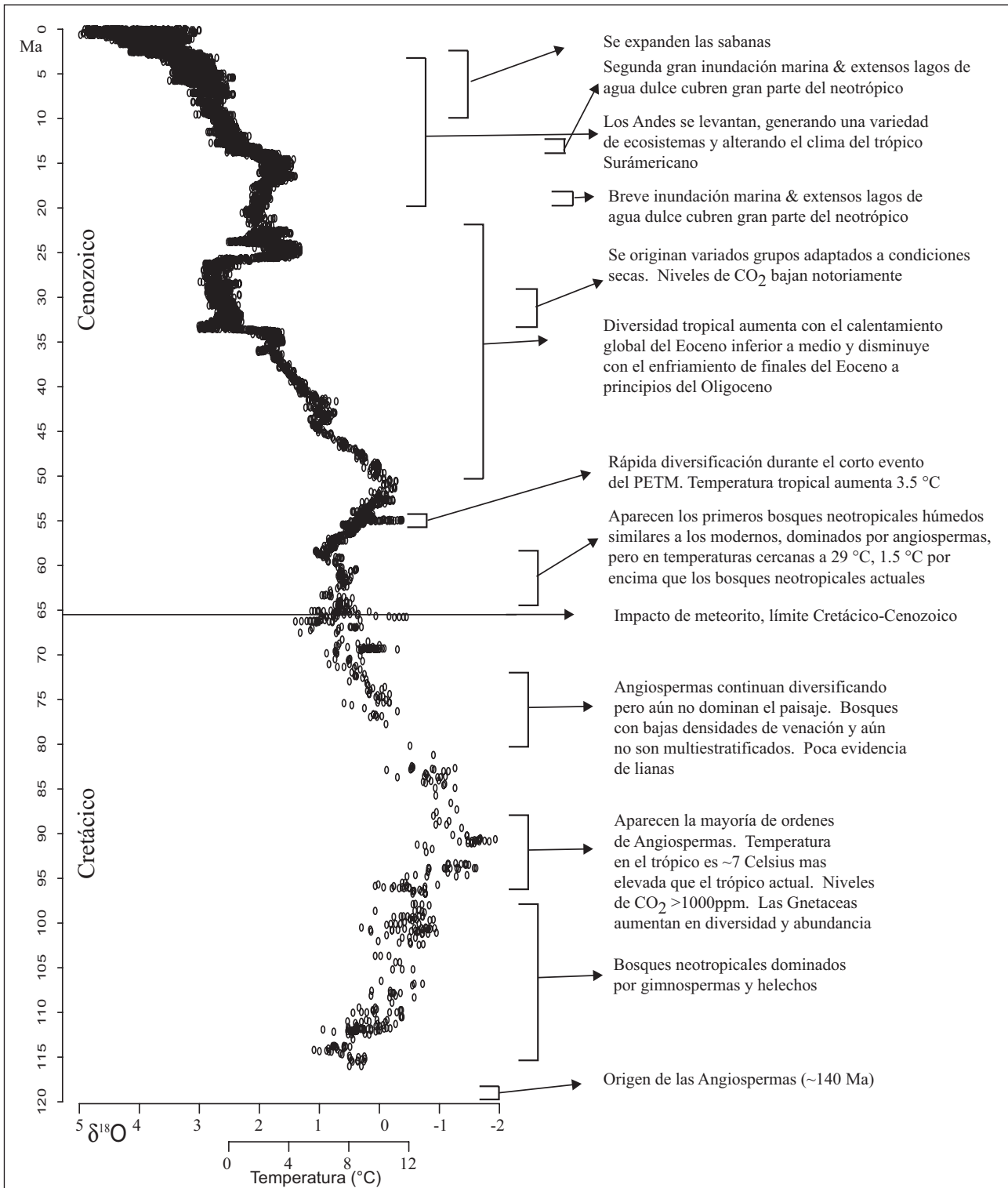


Figura 2. Comparación de los mayores eventos en la historia de los bosques bajos neotropicales versus la curva isotópica de $\delta^{18}O$ derivada de foraminíferos bentónicos (Cenozoico (Zachos et al., 2001), Cretácico (Huber et al., 1995; Huber et al., 2011; Huber et al., 2002), la cual es una indicadora de la temperatura promedio del fondo del océano. La escala de temperatura fué calculada por Zachos et al, (2001) para los periodos libres de hielo. Del Oligoceno al reciente, la curva representa una mezcla de temperatura y volumen de hielo.

saron rápidamente por Asia, Europa y Norteamérica (**Clyde & Gingerich** 1998). El efecto en las plantas es diverso, por ejemplo en latitudes medias como en Wyoming, occidente de Estados Unidos, es evidente una migración muy fuerte de plantas provenientes del sur, compuesta por angiospermas, que reemplazan la vegetación existente en Wyoming que era una mezcla de coníferas y angiospermas (**Wing et al.**, 2005). Esta vegetación del PETM tiene además una intensidad de herbívora más alta que las floras del Paleoceno (**Currano et al.**, 2008). Al culminar el evento de calentamiento, la flora pre-PETM regresa a su territorio original y desplaza a la vegetación migrante. En el proceso hay muy pocas extinciones u originaciones, y casi todos los cambios en vegetación obedecen a migraciones. En el neotrópico, en contraste, los efectos de este evento son diferentes. Datos del registro fósil que provienen de tres sitios en el nororiente de Colombia y noroccidente de Venezuela indican que la temperatura ascendió $\sim 3.5^{\circ}\text{C}$ en el neotropico durante el PETM (**Jaramillo et al.**, 2010b), similar a la temperatura determinada para el océano tropical durante este mismo evento (**Zachos et al.**, 2003). La vegetación tuvo un rápido incremento en su diversidad, alrededor de un 30%, con un nuevo conjunto de taxa que fueron agregados a la vegetación pre-existente en el Paleoceno (**Jaramillo et al.**, 2010b). La tasa de extinción no varió, mientras que las originaciones se duplican, con muchos taxa apareciendo por primera vez en el neotrópico, sugiriendo que estos nuevos elementos son un producto evolutivo, más que una migración de otras regiones. Esta radiación de variados clados tropicales aun se observa en la filogenia de plantas neotropicales, como en los helechos epifitos característicos de bosques neotropicales húmedos, orquídeas, y hormigas agricultoras (**Ramirez et al.**, 2007; **Schuettelpelz & Pryer** 2009; **Schultz & Brady** 2008).

Tampoco existe evidencia de un incremento en la aridez como consecuencia del calentamiento, y es evidente un aumento en la eficiencia en el uso del agua por parte de las plantas debido al aumento de CO_2 , la cual se ve reflejada en la señal isotópica de D^{13}C (**Jaramillo et al.**, 2010b), que también se ha demostrado en experimentos con plantas actuales en el trópico (**Cernusak et al.**, 2011). Estos resultados contrastan con modelos paleoclimáticos para el PETM que han predicho temperaturas medias anuales superiores a los 45°C para el neotrópico, y un colapso generalizado de la vegetación en el trópico Suramericano (**Bowen & Zachos** 2010; **Huber** 2008; **Huber & Caballero** 2011). Los modelos paleoclimáticos aún son incapaces de re-

producir el clima durante el PETM, cuando el gradiente termal entre los polos y el ecuador se redujo bastante. Los diversos modelos propuestos emplean CO_2 para elevar la temperatura en los polos a través del efecto invernadero (**Huber & Sloan** 1999, 2000; **Huber et al.**, 2003; **Shellito et al.**, 2003; **Sloan & Barron** 1992; **Sloan & Morrill** 1998; **Sloan & Rea** 1995; **Sloan & Thomas** 1998; **Sloan et al.**, 1995), pero cuando hacen esto, la temperatura en los trópicos se eleva demasiado. Existe pues un mecanismo aún desconocido, que hace posible que los polos se calienten mucho más rápido que los trópicos. Este mecanismo está ausente en los modelos climáticos usados actualmente, y su hallazgo representa un gran reto para la comunidad científica.

La rápida culminación del PETM es también una pregunta sin resolver. El PETM termina 10 veces más rápido de lo esperado por la captura de CO_2 a través del proceso de meteorización normal (**Bowen & Zachos** 2010). Una hipótesis que ha sido planteada anteriormente, es que tanto el comienzo como el final del PETM fueron facilitados por el colapso de la vegetación tropical (**Bowen & Zachos** 2010; **Huber** 2008). El comienzo del PETM habría sido facilitado por la destrucción masiva en el trópico ya que el carbono de estas plantas se agregaría al reservorio atmosférico. El final del evento, por su parte, también habría sido facilitado por el resurgimiento de la vegetación que absorbería grandes cantidades de carbón atmosférico. Pero la vegetación tropical no colapsó, por el contrario aumentó su diversidad, como se mostró anteriormente. También hubo un aumento en la eficiencia en el uso del agua (WUE) por parte de las plantas tropicales durante el PETM (**Jaramillo et al.**, 2010b) al crecer los niveles de CO_2 en la atmósfera. El WUE es la proporción de agua que usa la planta para hacer fotosíntesis y biomasa versus la proporción de agua que pierde a través de la transpiración. Se podría argumentar que el aumento en WUE podría ser debido a la combinación de un aumento en la biomasa (reflejado en el aumento de la diversidad, ya que hay una fuerte relación positiva entre biomasa y diversidad), y una disminución en el agua que la planta transpira (lo que implica que mayor cantidad de agua llega a la tabla de agua y los diversos afluentes hídricos, aumentando la capacidad de erosión y por consiguiente el consumo de CO_2 atmosférico (**de Boer et al.**, 2011; **Lammertsma et al.**, 2011)). Podría ser entonces, que las plantas tropicales facilitaron la terminación del PETM capturando CO_2 a través de incremento tanto en biomasa como en la capacidad de meteorización.

Desde el Eoceno (56 Ma) y hasta el Mioceno inferior (~16 Ma) hay una larga variación en la temperatura global, con un aumento gradual de temperatura durante el Eoceno inferior hasta un nivel máximo a finales del Eoceno inferior y comienzos del medio, y luego hay un descenso lento de la temperatura durante el Eoceno superior, con un enfriamiento pronunciado en la transición Eoceno-Oligoceno, hace ~34 Ma, que es concomitante con el inicio de la glaciación en la Antártica (**Anderson et al.**, 2011; **Liu et al.**, 2009; **Zachos et al.**, 2001). Este a su vez, podría ser consecuencia de la separación entre Sur América y Antártica a finales del Eoceno, que hizo posible la existencia de una corriente circumpolar, y por consiguiente el desarrollo de hielo en casquete polar. Durante el Oligoceno la temperatura global es estable, con un leve calentamiento a finales del Oligoceno, que es interrumpido por otro enfriamiento a principios del Mioceno (**Zachos et al.**, 2001). La diversidad del bosque neotropical sigue las mismas variaciones que la temperatura global, con un aumento durante los calentamientos globales, y un descenso durante los enfriamientos (**Jaramillo et al.**, 2006), alcanzando durante el Eoceno medio niveles superiores a la diversidad moderna. Esto podría ser debido a un efecto combinado entre la temperatura, que al incrementar eleva la tasa de mutación molecular (**Wright et al.**, 2006), y la expansión de las zonas tropicales, ya que hay una relación directa entre el área disponible para un bioma y su diversidad local, a mayor área, mayor diversidad local (**Fine & Ree** 2006; **Fine et al.**, 2008; **Rosenzweig** 1995). El enfriamiento global, en contraste, provoca el efecto opuesto, una disminución en la tasa de originación, y una reducción de las zonas tropicales.

Variados autores han predicho que los ecosistemas tropicales colapsarán como consecuencia del aumento de temperatura global ya que la vegetación tropical moderna vive muy cerca de su óptimo climático (**Huber** 2008; **Stoskopf** 1981; **Tewksbury et al.**, 2008). Varios efectos negativos en las plantas se observan cuando la temperatura se incrementa, incluyendo un aumento en la respiración que decrece la producción neta, un descenso en la fotosíntesis, un aumento en la emisión de isoprenos, un aumento en el riego de daños por luz, y un aumento en el estrés de las hojas (**Bassow et al.**, 1994; **Huber** 2008, 2009; **Lerdau & Throop** 1999; **Lewis et al.**, 2004; **Stoskopf** 1981; **Tewksbury et al.**, 2008), aunque estudios recientes con hojas en árboles del dosel han mostrado que el límite termal superior está en 50-53°C (**Krause et al.**, 2010). Cómo explicar entonces, que durante calentamientos en el pasado

geológico, las plantas tropicales no fueron afectadas negativamente y por el contraste aumentaron su diversidad y biomasa a variadas escalas temporales? La temperatura de las hojas, que es factor esencial para las plantas, depende principalmente de tres factores, la temperatura del aire, los niveles de CO₂ atmosféricos, y la humedad del suelo. La combinación de estos tres factores, determina la respuesta de una planta al incremento de la temperatura ambiental. Las épocas de calentamiento global del Cretácico y Paleógeno están caracterizadas por elevados niveles del CO₂, altas precipitaciones en el neotrópico (**Jaramillo et al.**, 2010b; **Royer** 2010; **Ufnar** 2002; **Ufnar et al.**, 2004; **Ufnar et al.**, 2008; **Wing et al.**, 2009) y bajos niveles de aridez como se evidenció en el PETM, donde los isotopos de Deuterium y la composición florística señalan que la precipitación efectiva no disminuyó (**Jaramillo et al.**, 2010b). Estudios fisiológicos indican que las plantas son más efectivas haciendo fotosíntesis a temperaturas más altas (hasta 10°C) si se encuentran bajo niveles altos de CO₂ y con una alta humedad del suelo (**Aber et al.**, 2001; **Berry & Bjorkman** 1980; **Lloyd & Farquhar** 2008; **Niu et al.**, 2008). Además, la eficiencia en el uso del agua de las plantas incrementa casi en un 50% cuando los niveles de CO₂ aumentan (**Cernusak et al.**, 2011). Las bases genéticas para hacer fotosíntesis está muy conservada dentro de la filogenia de las plantas lo que sugiere que las plantas en el Eoceno y Paleoceno usaban básicamente los mismos elementos que usan las plantas modernas para hacer fotosíntesis. Esto sugiere que las plantas modernas podrían ya poseer la variabilidad genética necesaria para responder a cambios de temperatura y CO₂ como algunos han sugerido (**Lloyd & Farquhar** 2008).

Neógeno

Los últimos 15 millones de años representan un capítulo diferente para la historia de los bosques neotropicales, ya que las sabanas se extienden radicalmente. Hoy en día, las sabanas ocupan el 30% del territorio global, proveen la mayor parte del alimento que consumimos y el área de habitación para un gran porción de la población humana (**Jacobs et al.**, 1999). Los pastos de las sabanas tropical poseen <2% de las especies de plantas (**Sage et al.**, 1999), sin embargo capturan un 20% del carbón terrestre (**Lloyd & Farquhar** 1994). Aunque las sabanas son tan importantes, es aún muy poco lo que sabemos sobre su origen y los factores que las controlan, especialmente en los trópicos sudamericanos (**Edwards et al.**, 2010). Todo indica que

hace 15 Ma las sabanas no estaban muy extendidas (**Edwards et al.**, 2010) y su expansión en el Neógeno representan el nacimiento de un nuevo ecosistema.

Las variaciones de temperatura media anual dentro de la zona tropical son mínimas, de 23 a 28°C, con variaciones muy bajas a lo largo del año. El factor que determina en gran medida el tipo de vegetación dentro del trópico es la precipitación. Hay una continua variación de bosque húmedo, a bosque seco, sabana y desierto en la medida que la precipitación anual disminuye, y el aumento de la duración de la época seca aumenta (**Lehmann et al.**, 2011). Otro factor importante en los últimos 15 Ma lo constituye la disminución de CO₂ a niveles similares a los encontrados en épocas preindustriales. Esta disminución empezó a comienzo del Oligoceno (~34 Ma), y ya para principios del Mioceno, los niveles de CO₂ alcanzaban niveles similares a los modernos (**Royer** 2006, 2010; **Royer et al.**, 2011). Hay un aumento rápido pero corto durante el Mioceno medio (15-13 Ma), y otro durante el Plioceno inferior (5-3 Ma), pero los niveles base de CO₂ son similares a los modernos. Estos aumentos de CO₂ también corresponden a periodos de calentamiento global, tanto en el Mioceno medio (**Zachos et al.**, 2001) como en el Plioceno inferior (**Filippelli & Flores** 2009; **Ravelo et al.**, 2006). Durante las épocas glaciares/interglaciales de los últimos 2.7 Ma, los niveles de CO₂ oscilaron con la temperatura alcanzando ~280 ppm durante periodos interglaciares y disminuyendo ~80-100 ppm durante periodos interglaciares (**Lüthi et al.**, 2008; **Monnin et al.**, 2001; **Siegenthaler et al.**, 2005; **Tripati et al.**, 2009).

Hay cuatro grandes grupos de plantas que son características de estos ambientes secos, Cactaceae, Agavaceae, Poaceae y las llamadas "ice plants" de Suráfrica (**Arakaki et al.**, 2011). Muchas de ellas tienen algunas de dos formas alternas de hacer fotosíntesis, C4 o CAM. La mayoría de árboles y en general de plantas hacen la llamada fotosíntesis C3. Por el contrario, los caminos fotosintéticos C4 y CAM son mucho más eficientes que C3 en zonas donde las temperaturas son muy elevadas y hay deficiencia de agua y/o hay niveles bajos de CO₂ (**Edwards et al.**, 2010). Las plantas no pueden hacer fotosíntesis por la vía C3 (C3), porque perderían mucha agua por transpiración al abrir los estómatos en zonas de altas temperaturas y depresión hídrica; o si los niveles de CO₂ son muy bajos tendrían que mantener abiertos los estómatos por mucho más tiempo para capturar la misma cantidad de CO₂,

con la consecuente pérdida extra de agua. Las plantas que hacen fotosíntesis por vía C4 y CAM, en contraste, realizan la fotosíntesis utilizando procesos más complejos pero más efectivos cuando hay estrés hídrico o bajos niveles de CO₂. La filogenia de los cuatro grupos grandes de plantas de zonas secas mencionadas arriba, indican que se originaron a finales del Eoceno y principios del Oligoceno, probablemente asociados al descenso pronunciado en CO₂ global de finales del Eoceno, ~34-36 Ma (**Arakaki et al.**, 2011). No obstante su radiación ocurre muchos millones de años después, en el Mioceno superior a Plioceno, hace alrededor de 7-8 Ma (**Arakaki et al.**, 2011; **Edwards et al.**, 2010), lo que implica que su radiación depende de un mecanismo diferente al de su origen, ya que los niveles de CO₂ del Mioceno ya eran similares a los actuales. Esta radiación filogenética, parece coincidir con la expansión del área ocupada por sabanas deducida del registro fósil. Esta expansión de las sabanas no es coetánea a nivel global, aunque el número de registros disponibles es aún muy bajo (**Edwards et al.**, 2010). En Kenia la expansión de las sabanas con Poacea-C4 ocurre a los 6-8 Ma, mientras que las sabanas C3 se expanden a los 9 Ma (**Uno et al.**, 2011). En Pakistán las sabanas C4 se expanden a los 7 Millones (**Morgan et al.**, 1994), casi al mismo tiempo que las sabanas C3 (9 Ma). En el neotrópico es muy escasa la información sobre cuando se desarrollaron las sabanas (**Wijmstra & Van der Hammen** 1966). Áreas que hoy corresponden a bosques muy secos y sabanas como en el valle superior del Magdalena (región de Villavieja), eran bosques mucho más húmedos hace 13 Ma (**Kay et al.**, 1997). En Urumaco, región de Falcon al occidente de Venezuela, registros fósiles del Mioceno superior (~9 Ma) indican la presencia de un bosque más húmedo, muy diferente a la extensa vegetación seca que se presenta hoy en la región (**Aguilera** 2004; **Díaz de Gamero & Linares** 1989; **Hambalek** 1993; **Hambalek et al.**, 1994; **Linares** 2004; **Quiroz & Jaramillo** 2009; **Sanchez-Villagra & Aguilera** 2006). Aun no existe información sobre los Llanos Orientales aparte del Cuaternario (**Wijmstra & Van der Hammen** 1966), aunque las floras del Mioceno inferior indican que la región no era una sabana (**Jaramillo et al.**, 2006). Así que el cambio y expansión de las sabanas en el norte de Suramérica tuvo que ser muy reciente, al menos en los últimos 9 Ma.

Qué factores podrían haber inducido la expansión de las sabanas en el neotrópico? La cantidad de precipitación así como su estacionalidad determinan en gran medida la presencia de sabanas (**Lehmann et al.**,

2011). La precipitación a macroescala en Suramérica, a su vez, está controlada por la amplitud y migración de la zona de convergencia intertropical (ZCIT). Cuando ocurre el verano en el hemisferio sur, la ZCIT migra hacia el sur y se posiciona sobre el sur de Colombia, Ecuador y la cuenca Amazónica (**Poveda et al.**, 2006), dejando grandes porciones del norte de Suramérica bajo condiciones secas. La precipitación se incrementa en la parte superior de la cuenca Amazonia, Orinoco, Guayanas, Colombia y el istmo centroamericano cuando la ZCIT migra hacia el norte durante el verano en el hemisferio norte (**Poveda et al.**, 2006). Esto resulta en un ciclo unimodal de la precipitación sobre la costa Caribe y los llanos orientales de Colombia y Venezuela. Variaciones en la amplitud y migración de la ZCIT traería como consecuencia una variación al ciclo de precipitación sobre las sabanas neotropicales. Dos mecanismos que afectan la ZCIT han sido propuestos 1. El cierre del istmo de Panamá incrementó la intensidad de la circulación termohalina, haciendo que la ZCIT migrara hacia el sur durante el Plioceno inferior (5-3 Ma) a su posición actual (**Billups et al.**, 1999; **Chaisson** 1995; **Chaisson & Ravelo** 1997; **Haug et al.**, 2001; **Haug & Tiedemann** 1998; **Hovan** 1995; **Keigwin** 1982; **Mikolajewicz et al.**, 1993). 2. El comienzo de la glaciación en el hemisferio norte a 2.7 Ma habría modificado la posición del ZCIT haciendo que migrara hacia el sur hasta su posición actual (**Chiang & Bitz** 2005; **Flohn** 1981; **Shackleton et al.**, 1984).

Otro elemento adicional que pudo haber influido en la expansión de las sabanas, es el levantamiento de los Andes. Modelos de sensibilidad climática (**Sepulchre et al.**, 2010) indican que el levantamiento de los Andes del norte a elevaciones mayores a 2000 metros, aumentó la estacionalidad en toda la región norte de Suramérica y podría haber facilitado la expansión de las sabanas neotropicales. Algo similar ocurrió en el sur de Suramérica, donde la precipitación del Pacífico se detiene en el costado occidental de los Andes incrementando la aridez en la Patagonia (**Sepulchre et al.**, 2010). Modelos de sensibilidad climática también han mostrado que el levantamiento de los Andes centrales por encima de 2500 m pudo haber intensificado la corriente de Humboldt (**Sepulchre et al.**, 2009). Esta corriente juega un papel importante en la regulación de la profundidad de la termoclina y de la temperatura superficial oceánica en el Pacífico oriental, retroalimentando la diferencia de temperatura superficial entre el Pacífico oriental y occidental. Cambios en la intensidad de la corriente de Humboldt y/o en la profundidad de la

termoclina en el Pacífico tropical generan variaciones en la distribución e intensidad de las celdas de convección atmosféricas (circulación de Walker y Hadley), afectando la posición latitudinal e intensidad de la ZCIT sobre el Pacífico oriental (**Chiang** 2009; **Martinez** 2009; **Rincón-Martínez et al.**, 2010).

El levantamiento de los Andes también produjo grandes modificaciones en el paisaje, mientras que la mayoría del flujo hídrico se dirigía hacia el norte durante la mayor parte del Cenozoico, el levantamiento fuerte de los Andes hace 7-4 Ma, ocasionó que la dirección del sistema hidrográfico se modificara hacia la región oriental de Suramérica, con el surgimiento de los sistemas hídricos del Amazonas y Orinoco (**Figueiredo et al.**, 2009; **Hoorn** 1994a, b; **Hoorn et al.**, 1995; **Hoorn et al.**, 2010b; **Jaramillo et al.**, 2010a). El levantamiento también produjo una modificación sustancial en los patrones de subsidencia en las cuencas amazónicas, donde en muchos lugares se detuvo e incluso se produjo un leve rebote isostático. Esto hizo que el sistema hídrico cambiara de extensas planicies inundables durante la mayor parte del Cenozoico, a ríos que están erodando su propio cauce y posee planos inundables muy reducidos (**Latrubesse et al.**, 2010). Hoy en día, sólo el 20% de la región amazónica son planos inundables (**Toivonen et al.**, 2007), pero durante el Mioceno, esta extensión fue mucho más amplia, lo que posibilitó la existencia de grandes reptiles y mamíferos como grandes tortugas de casi 3 metros de largo (*Stupendemys*), cocodrilos de más de 14 metros de largo (*Purussaurus*), y roedores (*Phoberomys*) de más de 1.8 metros y 700 kilos de peso (**Antoine et al.**, 2007; **Cozzuol** 2006; **Frailey** 1986; **Kay et al.**, 1997; **Sanchez-Villagra & Aguilera** 2006; **Sanchez-Villagra et al.**, 2003; **Sánchez-Villagra** 2006). La desaparición de estos grandes planos inundables probablemente produjo la extinción de esta fauna y flora diversa pero dependiente de los mencionados planos.

El levantamiento de los Andes también generó una gran cantidad de hábitats de alturas que no existían antes, como los páramos y bosques de nieblas. En términos generales, la vegetación de los Andes tropicales proviene en un 50% de especies que derivaron de plantas de tierras bajas tropicales, ~25% de plantas que migraron desde latitudes altas en Suramérica y ~25% de plantas que migraron desde latitudes altas en Suramérica (**Gentry** 1982a, b). Sus laderas, además, han sido consideradas como un motor de especiación, ya que se generaron una multitud de microambientes

derivados de la complejidad topográfica de los Andes (**Gentry** 1982a; **Hoorn et al.**, 2010b). La historia de la vegetación de los Andes ha sido estudiada por el profesor Van der Hammen y su grupo por más de cuatro décadas (**Hooghiemstra & Van der Hammen** 1998; **Hooghiemstra et al.**, 2006; **Van der Hammen** 1989; **Van der Hammen** 1995, 2003; **Van der Hammen & Hooghiemstra** 2000; **Van der Hammen et al.**, 1973; **Wijninga** 1996).

Existe una gran controversia sobre los ambientes que dominaron las tierras bajas del neotrópico, especialmente la Amazonia occidental, durante el Mioceno/Plioceno (**Campbell et al.**, 2006; **Campbell et al.**, 2000; **Campbell et al.**, 2001; **Frailey et al.**, 1988; **Gross et al.**, 2011; **Hoorn** 1993, 1994a, b; **Hoorn et al.**, 2010a; **Hoorn et al.**, 2010b; **Hoorn et al.**, 2011; **Hovikoski et al.**, 2007a; **Hovikoski et al.**, 2007b; **Hovikoski et al.**, 2008; **Hovikoski et al.**, 2005; **Latrubesse et al.**, 1997; **Latrubesse et al.**, 2010; **Latrubesse et al.**, 2007; **Räsänen et al.**, 1995; **Rasanen et al.**, 1990; **Räsänen et al.**, 1987; **Rebata-H. et al.**, 2006a; **Rebata-H. et al.**, 2006b; **Roddaz et al.**, 2005; **Roddaz et al.**, 2006; **Roddaz et al.**, 2010; **Silva et al.**, 2010; **Uba et al.**, 2009; **Uba et al.**, 2005; **Vermeij & Wesselingh** 2002; **Vonhof et al.**, 2003; **Webb** 1996; **Wesselingh & Salo** 2006; **Wesselingh** 2006a, b; **Westaway** 2006). Algunos han propuesto que existió un extenso mar epicontinental conectando Paraná con el Caribe, otros sugieren un lago de agua dulce de extensión continental que cubrió la Amazonia durante varios millones de años y otros, por el contrario, indican que no existieron lagos o mares, sino extensos planos de inundación de múltiples ríos. Gran parte de esta controversia radica en la naturaleza extremadamente condensada del registro litológico del Neógeno en la Amazonia. Alrededor de 300 metros estratigráficos representan los últimos 20 Ma, lo cual indica una muy baja tasa de subsidencia y/o generación de espacio de acomodación, dada la gran cantidad de sedimentos que los ríos de la Amazonia pueden transportar. Ya que muy poco tiempo geológico quedó registrado en la roca, debe haber múltiples hiatos difíciles de datar, evaluar y determinar. A esto se suma la poca inclinación de los estratos en la región y la escasa disponibilidad de afloramientos, lo cual hace posible que solo los 30-50 metros estratigráficos del tope de la secuencia Neógena expuestos en las laderas de los ríos durante las épocas secas sean susceptibles de ser estudiados y donde la gran mayoría de los estudios citados anteriormente han sido realizados. La gran parte del sedimento del Neógeno en la Ama-

zonía está en el subsuelo y sin la ayuda de núcleos de roca o pozos profundos, es imposible de ser estudiado. Una posible alternativa para resolver este dilema sería el estudio de las cuencas del borde de los Andes en Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela, las cuales poseen un espeso registro estratigráfico del Neógeno (**Bayona et al.**, 2008; **Hungerbühler et al.**, 2002; **Kummel** 1948; **Mora et al.**, 2010; **Parra et al.**, 2010; **Quiroz & Jaramillo** 2009; **Rivadeneira & Baby** 1999; **Stainforth** 1955; **Tschopp** 1953), en algunos casos llegando a 9000 metros de sedimentos (**Quiroz & Jaramillo** 2009), donde es mucho más factible entender la dinámica de las posibles inundaciones de Suramérica durante el Neógeno.

El último gran cambio en la historia neotropical ocurrió hace 3.5 Ma (Plioceno) con la conexión terrestre constante del istmo de Panamá con Suramérica. Hoy en día, la mitad de los mamíferos de Suramérica provienen de orígenes norteamericanos. A esta gran migración de mamíferos de norte a sur América y viceversa se le ha llamado el "gran intercambio biótico americano" (**MacFadden** 2006; **Simpson** 1983; **Webb** 1976, 1978, 1994; **Webb** 1996; **Webb** 2006; **Woodburne** 2010). Existen muy pocos sitios en el neotrópico que documenten este fenómeno y la mayoría de información al respecto proviene del Plioceno de Argentina y Chile donde hay excelente exposiciones de rocas y una fuerte tradición de investigación paleontológica. En las plantas, el intercambio fue asimétrico; muchas plantas de tierras bajas migraron hacia Centroamérica, mientras que plantas de Norteamérica lo hicieron hacia las tierras altas de los Andes, como *Alnus* (aliso) que alcanzó los Andes hace 1 Ma y *Quercus* (roble) que alcanzó los Andes hace 330.000 años (**Van der Hammen & Hooghiemstra** 1997). La migración de las plantas empezó mucho antes que los mamíferos pues ya para el Mioceno medio (15 Ma), numerosas plantas suramericanas ya se habían establecido en la porción más occidental de Centroamérica cercana al Canal de Panamá (**Cody et al.**, 2010; **Herrera et al.**, 2010). La forma como estas migraciones de plantas fueron afectadas o facilitadas por los grandes cambios del paisaje y la extensión de las sabanas de los últimos 6-8 Ma mencionadas arriba es aun un tópico sin resolver.

El desarrollo de las comunidades de plantas en las zonas bajas neotropicales a lo largo del tiempo geológico ha sido afectado por una serie de accidentes históricos, cambios climáticos a escalas cortas y largas junto con procesos tectónicos que han creado montañas y

unido continentes. La vegetación actual es producto de la suma de todos estos factores, los cuales necesitamos estudiar para entender por qué los trópicos son tan diversos y cómo responderán a los cambios climáticos en un futuro cercano.

Agradecimientos

Nuestros estudios han sido financiados por el Instituto Smithsonian, Instituto Colombiano del Petróleo-Ecopetrol S.A., el Fondo para la Investigación de la Ciencia y la Tecnología del Banco de la República, USA National Science Foundation, Carbones del Cerrejón LLC., Autoridad del Canal de Panamá, Mark Tupper, Ricardo Pérez S.A., National Geographic, Smithsonian Women's Committee, Agencia Nacional de Hidrocarburos, y la Corporación Geológica Ares. Un agradecimiento especial a M. I. Barreto por su colaboración en diversas áreas, A. Jaramillo por la revisión de este manuscrito y D. Rincón por sus sugerencias climáticas.

REFERENCIAS

- Aber, J., Neilson, R., McNulty, S., Lenihan, J. M., Bachelet, D., and Draper, R. J. 2001. Forest Processes and Global Environmental Change: Predicting the Effects of Individual and Multiple Stressors. *BioScience* 51, 735-751.
- Aguilera, O. 2004. Tesoros Paleontológicos de Venezuela, Urumaco, Patrimonio Natural de la Humanidad. Editorial Arte, 148.
- Anderson, J. B., Warny, S., Askin, R. A., Wellner, J. S., Bohaty, S. M., Kirshner, A. E., Livsey, D. N., Simms, A. R., Smith, T. R., Ehrmann, W., Lawver, L. A., Barbeau, D., Wise, S. W., Kulhenek, D. K., Weaver, F. M., and Majewski, W. 2011. Progressive Cenozoic cooling and the demise of Antarctica's last refugium. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Antoine, P.-O., Salas-Gismondini, R., Baby, P., Benammi, M., Brusset, S., Franceschi, D., Espurt, N., Goillot, C., Pujos, F., Tejada, J., and Urbina, M. 2007. The Middle Miocene (Laventan) Fitzcarrall Fauna, Amazonian Peru. *Cuadernos del Museo Geominero* 8, 19-24.
- Arakaki, M., Christin, P.-A., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R. M., Spriggs, E., Moore, M. J., and Edwards, E. J. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 8379-8384.
- Archangelsky, S., and Taylor, T. N. 1993. The ultrastructure of in situ Clavatipollenites pollen from the early Cretaceous of Argentina. *American Journal of Botany* 80, 879-885.
- Archer, D., Eby, M., Brovkin, V., Ridgwell, A., Cao, L., Mikolajewicz, G., Montenegro, A., and Tokos, K. 2009. Atmospheric Lifetime of Fossil Fuel Carbon Dioxide. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 37, 117-134.
- Bassow, S. L., McConnaughay, K. D., and Bazzaz, F. A. 1994. The Response of Temperate Tree Seedling Grown in Elevated CO₂ to Extreme Temperature Events. *Ecological applications* 4, 593-603.
- Bayona, G., Cortés, M., Jaramillo, C., Ojeda, G., Aristizabal, J., and Reyes-Harker, A. 2008. An integrated analysis of an orogen-sedimentary basin pair: Latest Cretaceous-Cenozoic evolution of the linked Eastern Cordillera orogen and the Llanos foreland basin of Colombia. *Geological Society of America Bulletin* 120, 1171-1197.
- Bayona, G., Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Ojeda, G., and Valencia, V. 2011. Intraplate basin response to oceanic-arc collision and subsequent subduction-related continental magmatism; a case from the southern Caribbean-South America plate margin. *Basin Research* 23, 403-422.
- Bell, C. D., Soltis, D. E., and Soltis, P. S. 2010. The age and diversification of the Angiosperms re-visited. *American Journal of Botany* 97, 1296-1303.
- Berry, J., and Bjorkman, O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31, 491-543.
- Bice, K. L., Birgel, D., Meyers, P. A., Dahl, K. A., Hinrichs, K., and Norris, R. D. 2006. A multiple proxy and model study of Cretaceous upper ocean temperatures and atmospheric CO₂ concentrations. *Paleoceanography* 21, PA2002.
- Billups, K., Ravelo, A. C., Zachos, J. C., and Norris, R. D. 1999. Link between oceanic heat transport, thermohaline circulation, and the Intertropical Convergence Zone in the early Pliocene Atlantic. *Geology* 27, 319-322.
- Bowen, G. J., and Zachos, J. C. 2010. Rapid carbon sequestration at the termination of the Palaeocene-Eocene Thermal Maximum. *Nature Geoscience* 3, 866-869.
- Boyce, C. K., and Lee, J.-E. 2010. An exceptional role for flowering plant physiology in the expansion of tropical rainforests and biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 3437-3443.
- Bralower, T. J., Thomas, O. J., Thomas, E., and Zachos, J. C. 1998. High-resolution records of the Late Paleocene thermal maximum and circum-Caribbean volcanism: Is there a causal link? Reply. *Geology* 26, 671.
- Brenner, G. 1974. Palynostratigraphy of the Lower Cretaceous Gevar'am and Talme Yafe Formations in the Gevar'am 2 well (Southern coastal plain Israel). *Geological Survey of Israel Bulletin* 59, 1-27.
- Burnham, R. J. 2009. An overview of the fossil record of climbers: Bejuco, sogas, trepadoras, lianas, cipos and vines. *Revista Brasileira de Paleontologia* 12, 146-160.
- Burnham, R. J., and Graham, A. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86, 546-589.
- Burnham, R. J., and Johnson, K. R. 2004. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 359, 1595-1610.
- Cadena, E., and Jaramillo, C. New Podocnemididae fossil turtles from the late Paleocene Cerrejón formation, Guajira Peninsula, Colombia. in *Proceedings 66th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*, Ottawa, Canada, 2006.
- Campbell, K. E. J., Frailey, C. D., and Romero Pitman, L. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali peneplain, Late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239, 166-219.

- Campbell, K. E. J., Frailey, C. D., and Romero-Pittman, L.** 2000. The late Miocene gomphothere *Amahuacatherium peruvium* (Proboscidea: Gomphotheriidae) from the Amazonian Peru: Implications for the Great American Faunal Interchange. *Ins-tituto Geológico Min Metal* 23, 1–151.
- Campbell, K. E. J., Heizler, M., Frailey, C., Romero-Pitman, L., and Prothero, D. R.** 2001. Upper Cenozoic chronostratigraphy of the southwestern Amazon Basin. *Geology* 29, 595-598.
- Carvalho, M., Herrera, F., Jaramillo, C., Wing, S., and Callejas, R.** 2011. Paleocene Malvaceae from northern South America and their biogeographical implications. *American Journal of Botany* 98, 1337-1355.
- Cernusak, L. A., Winter, K., Martínez, C., Correa, E., Aranda, J., Garcia, M., Jaramillo, C., and Turner, B. L.** 2011. Growth and water-use efficiency of legume versus non-legume tropical tree seedlings under elevated [CO₂]. *Plant Physiology* DOI: 10.1104/pp.111.182436.
- Chaisson, W. P.** 1995. Planktonic foraminiferal assemblages and paleoceanographic change in the transtropical Pacific Ocean. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific results* 38, 555–597.
- Chaisson, W. P., and Ravelo, A. C.** 1997. Changes in upper water-column structure at Site 925, late Miocene–Pleistocene: Planktonic foraminifer assemblage and isotopic evidence. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific results* 154, 255–268.
- Chiang, J. C. H.** 2009. The Tropics in Paleoclimate. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 37, 263-297.
- Chiang, J. C. H., and Bitz, C. M.** 2005. Influence of high latitude ice cover on the marine Intertropical Convergence zone. *Climate Dynamics* 25, 477-496.
- Clyde, W. C., and Gingerich, P. D.** 1998. Mammalian community response to the latest Paleocene thermal maximum: An isotaphonomic study in the northern Bighorn Basin, Wyoming. *Geology* 26, 1011-1014.
- Cody, S., Richardson, J. E., Rull, V., Ellis, C., and Pennington, E. T.** 2010. The Great American Biotic Interchange revisited. *Ecography* 33, 326-332.
- Correa, E., Jaramillo, C., Manchester, S., and Gutierrez, M.** 2010. A fruit and leaves of Rhamnaceae affinities from the late Cretaceous (Maastrichtian) of Colombia. *American Journal of Botany* 97, 10.3732/ajb.0900093.
- Cozzuol, M.** 2006. The Acre vertebrate fauna: diversity, geography and time. *Journal of South American Earth Sciences* 21, 185-203.
- Crane, P. R., and Lidgard, S.** 1989. Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science* 246, 675-678.
- . 1990. Angiosperm radiation and patterns of Cretaceous palynological diversity. in Taylor, P. D., and Larwood, G. P., eds., *Major Evolutionary Radiations*, Volume 42: Oxford, Clarendon Press, p. 377-407.
- Currano, E. D., Wilf, P., Wing, S. L., Labandeira, C. C., Lovelock, E. C., and Royer, D. L.** 2008. Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 1960-1964.
- Davis, C., Webb, C. O., Wurdack, K. J., Jaramillo, C., and Donoghue, M. J.** 2005 Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-Cretaceous origin of Modern Tropical Rain Forests. *American Naturalist* 165, E36-E65.
- De Boer, H. J., Lammertsma, E. I., Wagner-Cremer, F., Dilcher, D. L., Wassen, M. J., and Dekker, S. C.** 2011. Climate forcing due to optimization of maximal leaf conductance in subtropical vegetation under rising CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 4041-4046.
- De la Parra, F.** 2009. Palynological changes across the Cretaceous-Tertiary boundary in Colombia, South America [Ms: University of Florida], 65.
- De la Parra, F., Jaramillo, C., and Dilcher, D.** 2008a. Paleoeological changes of spore producing plants through the Cretaceous-Paleocene boundary in Colombia. *Palynology* 32, 258-259.
- De la Parra, F., Jaramillo, C., Rueda, M., and Dilcher, D.** Has there been a plant mass extinction in the last 70 million years in the Neotropics? . in *Proceedings 12th International Palynological Congress (IPC-XII 2008)*, Bonn, Germany, 2008b, Terra Nostra, 59.
- Díaz de Gamero, M. L., and Linares, O. J.** Estratigrafía y paleontología de la Formación Urumaco, del Mioceno tardío de Falcón noroccidental. in *Proceedings VII Congreso Geológico Venezuela 1989*, Volume 1, 419-439.
- Dickens, G. R.** 1998. High-resolution records of the Late Paleocene thermal maximum and circum-Caribbean volcanism: Is there a causal link? *Comment. Geology* 26, 670.
- Dickens, G. R., O'Neil, J. R., Rea, D. K., and Owen, R. M.** 1995. Dissociation of oceanic methane hydrate as a cause of the carbon isotope excursion at the end of the Paleocene. *Paleoceanography* 10, 965-971.
- Doria, G., Jaramillo, C., and Herrera, F.** 2008. Menispermaceae from the Cerrejón formation, middle to late Paleocene. *American Journal of Botany* 95, 954-973.
- Doyle, J., Hotton, C., and Ward, J.** 1990. Early Cretaceous tetrads, zonulculate pollen, and Winteraceae. I. Taxonomy, morphology, and ultrastructure. *American Journal of Botany* 77, 1544-1557.
- Doyle, J. A., Biene, P., Doerenkamp, A., and Jardine, S.** 1977. Angiosperm pollen from the pre-Albian Lower Cretaceous of Equatorial Africa. *Bulletin Des Centres De Recherches Exploration–Production Elf–Aquitaine* 1, 451-473.
- Doyle, J. A., and Hickey, L. J.** 1976. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac group and their bearing on early angiosperm evolution. in Beck, C. B., ed., *Origin and Early Evolution of Angiosperms*. Columbia University Press, 129-206.
- Edwards, E. J., Osborne, C. P., Stromberg, C. A. E., Smith, S. A., Bond, W. J., Christin, P. A., Cousins, A. B., Duvall, M. R., Fox, D. L., Freckleton, R. P., Ghannoum, O., Hartwell, J., Huang, Y., Janis, C. M., Keeley, J. E., Kellogg, E. A., Knapp, A. K., Leakey, A. D. B., Nelson, D. M., Saarela, J. M., Sage, R. F., Sala, O. E., Salamin, N., Still, C. J., and Tiplle, B.** 2010. The Origins of C₄ Grasslands: Integrating Evolutionary and Ecosystem Science. *Science* 328, 587-591.
- Erwin, D. H.** 2008. *Extinction! How Life Nearly Ended 250 Million Years ago*. Princeton University Press.
- Feild, T. S., Brodribb, T. J., Iglesias, A., Chatelet, D. S., Baresh, A., Upchurch, G. R., Gomez, B., Mohr, B. A. R., Coiffard, C., Kvaček, J., and Jaramillo, C.** 2011a. Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 8363-8366.
- Feild, T. S., Upchurch, G. R., Chatelet, D. S., Grubbs, K. C., Samain, M.-S., and Wanke, S.** 2011b. Fossil evidence for low gas exchange capacities for Early Cretaceous angiosperm leaves. *Paleobiology* 37, 195-213.

- Figueiredo, J., Hoorn, C., van der Ven, P., and Soares, E.** 2009. Late Miocene onset of the Amazon River and the Amazon deep-sea fan: Evidence from the Foz do Amazonas Basin. *Geology* 37, 619-622.
- Filippelli, G. M., and Flores, J.-A.** 2009. From the warm Pliocene to the cold Pleistocene: A tale of two oceans. *Geology* 37, 959-960.
- Fine, P. V., and Ree, R. H.** 2006. Evidence for a Time-Integrated Species-Area Effect on the Latitudinal Gradient in Tree Diversity. *The American Naturalist* 168, 796-804.
- Fine, P. V. A., Ree, R. H., and Burnham, R. J.** 2008. Disparity in Tree Species Richness Between Tropical, Temperate and Boreal Biomes: The Geographic Area and Age Hypothesis. in Carson, W. P., and Schnitzer, S. A., eds., *Tropical Forest Community Ecology*. Blackwell Scientific, 31-45.
- Flohn, H.** 1981. A hemispheric circulation asymmetry during late Tertiary. *Geologische Rundschau* 70, 725-736.
- Frailey, C., Lavina, E., Rancy, A., and Souza-Filho, J. P.** 1988. A proposed Pleistocene/Holocene lake in the Amazon basin and its significance to Amazonian Geology and biogeography. *Acta Amazónica* 18, 119-143.
- Frailey, C. D.** 1986. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Rio Acre region, western Amazonia. *Contrib Sci Nat Hist Mus Los Angeles Co* 374, 1-46.
- García, C.** 1958. Investigación Palinológica de la formación Guaduas del anticlinal de Guachetá-Lenguazaque-Tausa. *Boletín de Geología UIS* 2, 27-31.
- Gaston, K. J.** 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220-227.
- Gentry, A. H.** 1982a. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69, 557-593.
- . 1982b. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15, 1-84.
- Gingerich, P. D.** 2006. Environment and evolution through the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 246-253.
- Gomez, N., Jaramillo, C., Herrera, F., Wing, S. L., and Callejas, R.** 2009. Palms (Arecaceae) from a Paleocene rainforest of northern Colombia. *American Journal of Botany* 96, 1300-1312.
- Gonzalez, H.** 1977. Flora de la formación Valle Alto - Jurasico - en la Cordillera Central de Colombia. *Boletín de Ciencias de la Tierra* 2, 107-122.
- Graham, A.** 2011. The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. *American Journal of Botany* 98, 336-351.
- Gross, M., Piller, W. E., Ramos, M. I., and Douglas, J.** 2011. Late Miocene sedimentary environments in south-western Amazonia (Solimões Formation; Brazil). *Journal of South American Earth Science*.
- Gutierrez, M., and Jaramillo, C.** 2007. Maastrichtian paleotemperature and paleoprecipitation from the Guaduas Formation, Colombia. *Palynology* 32, 260.
- Haffer, J.** 1969. Speciation in Amazonian Birds. *Science* 165, 131-137.
- Hambalek, N.** 1993. Palinoestratigrafía del Mioceno-Plioceno de la región de Urumaco, Falcon Noroccidental [Undergraduate: Universidad Central de Venezuela, 162.
- Hambalek, N., Rull, V., De Digiaco, E., and Diaz de Gamero, M. L.** 1994. Evolución paleoecológica y paleoambiental de la secuencia del Neógeno en el surco de Urumaco. *Estudio palinológico y litológico*. Boletín de la Sociedad Venezolana de Geología 191, 7-19.
- Haq, B. U., Hardenbol, J., and Vail, P. R.** 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level changes. in Wilgus, C. K., Hastings, B. S., Kendall, C., Posamentier, H. W., Ross, C. A., and Van Wagoner, J. C., eds., *Sea Level Changes: An Integrated Approach*. SEPM, 72-108.
- Hasting, A., Bloch, J., Cadena, E., and Jaramillo, C.** 2010. A new small short-snouted Dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of northeastern Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 139-162.
- Hasting, A., Bloch, J., and Jaramillo, C.** 2011. A new longirostrine dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of north-eastern Colombia: biogeographic and behavioral implications for New World Dyrosauridae. *Palaeontology* In press.
- Haug, G., Hughen, K. A., Sigman, D. N., Peterson, L. C., and Röhl, U.** 2001. Southward Migration of the Intertropical Convergence Zone Through the Holocene. *Science* 293, 1304-1308.
- Haug, G. H., and Tiedemann, R.** 1998. Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature* 393, 673-676.
- Head, J., Bloch, J., Hasting, A., Bourque, J., Cadena, E., Herrera, F., Polly, P. D., and Jaramillo, C.** 2009a. Giant Boine Snake From A Palaeocene Neotropical Rainforest Indicates Hotter Past Equatorial Temperatures. *Nature* 457, 715-718.
- Head, J., Bloch, J., Hasting, A., Bourque, J., Cadena, E., Herrera, F., Polly, P. D., and Jaramillo, C.** 2009b. Reply: Giant Boine Snake From A Palaeocene Neotropical Rainforest Indicates Hotter Past Equatorial Temperatures. *Nature* 460, E4-E5.
- Herngreen, G. F. W., and Dueñas, H.** 1990. Dating of the Cretaceous Une Formation, Colombia and the relationship with the Albian-Cenomanian African-South American microfossil province. *Review of Palaeobotany and Palynology* 66, 345-359.
- Herngreen, G. F. W., Kedves, M., Rovnina, L. V., and Smirnova, S. B.** 1996. Cretaceous palynoflora provinces: a review. in Janzonius, J., and McGregor, D. C., eds., *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigrapher Palynologists, 1157-1188.
- Herrera, F., Jaramillo, C., Dilcher, D., Wing, S. L., and Gomez, C.** 2008. Fossil Araceae from a Paleocene neotropical rainforest in Colombia. *American Journal of Botany* 95, 1-16.
- Herrera, F., Manchester, S., Jaramillo, C., MacFadden, B., and Silva, S.** 2010. Phytogeographic History and Phylogeny of the Humiriaceae. *International Journal of Plant Sciences* 171, 392-408.
- Hooghiemstra, H., and Van der Hammen, T.** 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: The forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews* 44, 147-183.
- Hooghiemstra, H., Wijninga, V. M., and Cleef, A. M.** 2006. The Paleobotanical Record of Colombia: Implications for Biogeography and Biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93, 297-325.
- Hoorn, C.** 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern

- Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 105, 267-309.
- . 1994a. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 112, 187-238.
- . 1994b. Fluvial palaeoenvironments in the intracratonic Amazonas Basin (Early Miocene-early Middle Miocene, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109, 1-54.
- Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G. A., and Lorente, M. A.** 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* 23, 237-240.
- Hoorn, C., Wesselingh, F., Hovikoski, J., and Guerrero, J.** 2010a. The development of the Amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). in Hoorn, M. C., and Wesselingh, F. P., eds., *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Blackwell, 123-142.
- Hoorn, C., Wesselingh, F., Steege, H. t., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J. G., Stadler, T., Sarkinen, T., and Antonelli, A.** 2010b. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution and biodiversity. *Science* 331, 399-400.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Steege, H. T., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Sarkinen, T., and Antonelli, A.** 2011. Origins of Biodiversity—Response. *Science* 331, 399-400.
- Hotton, C. L.** 2002. Palynology of the Cretaceous-Tertiary boundary in Central Montana: Evidence for extraterrestrial impact as a cause of the terminal Cretaceous extinctions. in Hartman, J. H., Johnson, K. R., and Nichols, D. J., eds., *The Hell Creek Formation and the Cretaceous-Tertiary Boundary in the Northern Great Plains: An integrated Continental Record of the end of the Cretaceous*. Geological Society of America, 473-502.
- Hovan, S.** 1995. Late Cenozoic atmospheric circulation intensity and climate history recorded by eolian deposition in the eastern equatorial Pacific Ocean, Leg 138. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific results*. 138, 615-625.
- Hovikoski, J., Gingras, M., Rasanen, M., Rebata, L. A., Guerrero, J., Ranzi, A., Melo, J., Romero, L., del Prado, H. N., Jaimes, F., and Lopez, S.** 2007a. The nature of Miocene Amazonian epicontinental embayment: High-frequency shifts of the low-gradient coastline. *Geological Society of America Bulletin* 119, 1506-1520.
- Hovikoski, J., Rasanen, M., Gingras, M., Lopez, S., Romero, L., Ranzi, A., and Melo, J.** 2007b. Palaeogeographical implications of the Miocene Quendque Formation (Bolivia) and tidally-influenced strata in southwestern Amazonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243, 23-41.
- Hovikoski, J., Rasanen, M., Gingras, M., Ranzi, A., and Melo, J.** 2008. Tidal and seasonal controls in the formation of Late Miocene inclined heterolithic stratification deposits, western Amazonian foreland basin. *Sedimentology* 55, 499-530.
- Hovikoski, J., Rasanen, M., Gingras, M., Roddaz, M., Brusset, S., Hermoza, W., Pittman, L. R., and Lertola, K.** 2005. Miocene semidiurnal tidal rhythmites in Madre de Dios, Peru. *Geology* 33, 177 - 180.
- Huber, B. T., Hodell, D. A., and Hamilton, C. P.** 1995. Mid- to Late Cretaceous climate of the southern high latitudes: Stable isotopic evidence for minimal equator to-pole thermal gradients. *Geological Society of America Bulletin* 107, 1164-1191.
- Huber, B. T., MacLeod, K. G., Gröcke, D., and Kucera, M.** 2011. Paleotemperature and paleosalinity inferences and chemostratigraphy across the Aptian/Albian boundary in the subtropical North Atlantic. *Paleoceanography* in press.
- Huber, B. T., Norris, R. D., and MacLeod, K. G.** 2002. Deep sea paleotemperature record of extreme warmth during the Cretaceous. *Geology* 30, 123-126.
- Huber, M.** 2008. A Hotter Greenhouse? *Science* 321, 353-354.
- . 2009. Snakes tell a torrid tale. *Nature* 457, 669-671.
- Huber, M., and Caballero, R.** 2011. The early Eocene equable climate problem revisited. *Climate of the Past Discussions* 7, 241-304.
- Huber, M., and Sloan, L. C.** 1999. Warm climate transitions: A general circulation modeling study of the Late Paleocene Thermal maximum (~56 Ma). *Journal of Geophysical Research* 104, 16633-16655.
- . 2000. Climatic responses to tropical sea surface temperature changes on a "greenhouse" Earth. *Paleoceanography* 15, 443-450.
- Huber, M., Sloan, L. C., and Shellito, C.** 2003. Early Paleogene oceans and climate: a fully coupled modeling approach using the NCAR CCSM. in Wing, S. L., Gingerich, P. D., Schmitz, B., and Thomas, E., eds., *Causes and Consequences of early Paleogene Warm Climates*. GSA, 25-47.
- Huertas, G.** 2003. *Flora Fósil de Villa de Leyva y sus alrededores*. Editorial Linotipia Bolívar, 151.
- Hungerbühler, D., Steinmann, M., Winkler, W., Seward, D., Egúez, A., Peterson, D. E., Helog, U., and Hammer, C.** 2002. Neogene stratigraphy and Andean geodynamics of southern Ecuador. *Earth-Science Reviews* 57, 75-124.
- Jablonski, D.** 1993. The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time. *Nature* 364, 142-144.
- Jacobs, B., Kingston, J., and Jacobs, L.** 1999. The Origin of Grass-Dominated Ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86, 590-643.
- Jacques, F. M., Wang, W., Ortiz, R., Li, H.-L., Zhou, Z.-H., and Chen, Z.** 2011. Integrating fossils in a molecular-based phylogeny and testing them as calibration points for divergence time estimates in Menispermaceae. *Journal of Systematics and Evolution* 49, 25-49.
- Jaramillo, C., Hoorn, C., Silva, S., Leite, F., Herrera, F., Quiroz, L., Dino, R., and Antonioli, L.** 2010a. The origins of the modern Amazon rainforest: Implications from the palynological and paleobotanical record. in Hoorn, M. C., and Wesselingh, F. P., eds., *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Blackwell, 317-334.
- Jaramillo, C., Ochoa, D., Contreras, L., Pagani, M., Carvajal-Ortiz, H., Pratt, L. M., Krishnan, S., Cardona, A., Romero, M., Quiroz, L., Rodriguez, G., Rueda, M., De la Parra, F., Moron, S., Green, W., Bayona, G., Montes, C., Quintero, O., Ramirez, R., Mora, A., Schouten, S., Bermudez, H., Navarrete, R. E., Parra, F., Alvaran, M., Osorno, J., Crowley, J. L., Valencia, V., and Vervoort, J.** 2010b. Effects of Rapid Global Warming at the Paleocene-Eocene Boundary on Neotropical Vegetation. *Science* 330, 957-961.

- Jaramillo, C., Pardo-Trujillo, A., Rueda, M., Harrington, G., Bayona, G., Torres, V., and Mora, G.** 2007. Palynology of the Upper Paleocene Cerrejón Formation, northern Colombia. *Palynology* 31, 153-189.
- Jaramillo, C., Rueda, M., and Mora, G.** 2006. Cenozoic Plant Diversity in the Neotropics. *Science* 311, 1893-1896.
- Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L., and Flynn, J. J.** 1997. Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press, 592.
- Keigwin, L. D.** 1982. Isotope paleoceanography of the Caribbean and east Pacific: Role of Panama uplift in late Neogene time. *Science* 217, 350-353.
- Kemp, E. M.** 1968. Probable angiosperm pollen from the British Barremian to Albian strata. *Palaeontology* 11, 421-434.
- Kennett, J. P., and Stott, L. D.** 1991. Abrupt deep-sea warming, paleoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Paleocene. *Nature* 353, 225-229.
- Krause, G. H., Winter, K., Krause, B., Jahns, P., Garcia, M., Aranda, J., and Virgo, A.** 2010. High-temperature tolerance of a tropical tree, *Ficus insipida*: methodological reassessment and climate change considerations. *Functional Plant Biology* 37.
- Kummel, B.** 1948. Geological reconnaissance of the Contamana region, Peru. *Geological Society of America Bulletin* 59, 1217-1266.
- Lammertsma, E. I., Boer, H. J., Dekker, S. C., Dilcher, D. L., Lotter, A. F., and Wagner-Cremer, F.** 2011. Global CO₂ rise leads to reduced maximum stomatal conductance in Florida vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 4035-4040.
- Latrubesse, E. M., Bocquentin, J., Santos, C. R., and Ramonell, C. G.** 1997. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic southwestern Amazonia: paleontology and geology. *Acta Amazonica* 27, 103-118.
- Latrubesse, E. M., Cozzuol, M., Silva-Caminha, S. A. F. d., Rigsby, C. A., Absy, M. L., and Jaramillo, C.** 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth Science Reviews* 99, 99-124.
- Latrubesse, E. M., Silva, S., Cozzuol, M., and Absy, M.** 2007. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Sciences* 23, 61-80.
- Lehmann, C. E., Archibald, S. A., Hoffmann, W. A., and Bond, W. J.** 2011. Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist* 191, 197-209.
- Leigh, E. G., Davider, P., Dick, C., Puyravaud, J., Terborgh, J., ter-Steege, H., and Wright, S.** 2004. Why Do Some Tropical Forest Have So Many Species of Trees? *Biotropica* 36, 447-473.
- Leighton, L. R.** 2005. The latitudinal diversity gradient through deep time: testing the "Age of the Tropics" hypothesis using Carboniferous productidine brachiopods. *Evolutionary Ecology* 19, 563-581.
- Lemoigne, Y.** 1984. Données nouvelles sur la paleoflore de Colombie. *Géobios* 17, 667-690.
- Lerdau, M., T., and Throop, H., L.** 1999. Isoprene Emissions and Photosynthesis in a Tropical Forest Canopy: Implications for Model Development. *Ecological Applications* 109, 1109-1117.
- Lewis, S. L., Malhi, Y., and Phillips, O. L.** 2004. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 359, 437-462.
- Linares, O.** 2004. Bioestratigrafía de las faunas de mamíferos de las formaciones Socorro, Urumaco y Codore (Mioceno Medio-Plioceno Temprano, de la región de Urumaco, Falcon, Venezuela. *Paleobiología Neotropical* 1, 1-26.
- Littler, K., Robinson, S. A., Bown, P. R., Nederbragt, A. J., and Pancost, R. D.** 2011. High sea-surface temperatures during the Early Cretaceous Epoch. *Nature Geoscience* 4, 169-172.
- Liu, Z., Pagani, M., Zinniker, D., DeConto, R., Huber, B. T., Brinkhuis, H., Shah, S. R., Leckie, R. M., and Pearson, A.** 2009. Global Cooling During the Eocene-Oligocene Climate Transition. *Science* 323, 1187-1190.
- Lloyd, J., and Farquhar, G. D.** 1994. ¹³C discrimination during CO₂ assimilation by the terrestrial biosphere. *Oecologia* 99, 201-215.
- Lloyd, J., and Farquhar, G. D.** 2008. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 1811-1817.
- Lupia, R., Lidgard, S., and Crane, P. R.** 1999. Comparing Palynological Abundance and Diversity: Implications for Biotic Replacement during the Cretaceous Angiosperm Radiation. *Paleobiology* 25, 305-340.
- Lüthi, D., Le Floch, M., Bereiter, B., Blunier, T., Barnola, J.-M., Siegenthaler, U., Raynaud, D., Jouzel, J., Fischer, H., Kawamura, K., and Stocker, T. F.** 2008. High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000-800,000 years before present. *Nature* 453, 379-382.
- MacFadden, B. J.** 2006. Extinct mammalian biodiversity of the ancient New World tropics. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 157-165.
- Magallón, S., and Castillo, A.** 2009. Angiosperm Diversification through Time. *American Journal of Botany* 96, 349-365.
- Martinez, J. I.** 2009. La historia Cenozoica del fenómeno del Niño. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 33, 491-511.
- McInerney, F. A., and Wing, S. L.** 2011. The Paleocene-Eocene Thermal Maximum: A Perturbation of Carbon Cycle, Climate, and Biosphere with Implications for the Future. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 39, 489-516.
- Mejia, P.** 2007. Floral composition of a lower Cretaceous paleotropical ecosystem inferred from quantitative palynology [Ms: University of Florida, 35].
- Mejia, P., Dilcher, D., and Jaramillo, C.** Early angiosperm evolution in tropical latitudes inferred from Cretaceous palynofloras. in *Proceedings Advances in Paleobotany*, Gainesville, Florida, 2006, University of Florida, 46.
- Mikolajewicz, U., Maier-Raimer, E., Crowley, T. J., and Kim, K. Y.** 1993. Effect of Drake and Panamanian gateways on the circulation of an ocean model. *Paleoceanography* 8, 409-426.
- Monnin, E., Indermühle, A., Dällenbach, A., Flückiger, J., Stauffer, B., Stocker, T. F., Raynaud, D., and Barnola, J.-M.** 2001. Atmospheric CO₂ concentrations over the last glacial termination. *Science* 291, 112-114.
- Moore, M. J., Soltis, P. S., Bell, C. D., Burleigh, J. G., and Soltis, D. E.** 2010. Phylogenetic analysis of 83 plastid genes further resolves the early diversification of eudicots. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 4623-4628.
- Mora, A., Parra, M., Strecker, M. R., Sobel, E. R., Zeilinger, G., Jaramillo, C., Da Silva, S., and Blanco, M.** 2010. The Foothills

- of the Eastern Cordillera of Colombia. An example of multiple factors controlling structural styles and active tectonics. *Geological Society of America Bulletin* 122, 1846-1864.
- Morgan, M. E., Kingston, J. D., and Marino, B. D.** 1994. Carbon isotopic evidence for the emergence of C4 plants in the Neogene from Pakistan and Kenya. *Nature* 367, 162-165.
- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J., and Smith, T. B.** 2000. Diversification of rainforest faunas: An Integrated Molecular Approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 533-563.
- Muller-Landau, H. C.** 2010. The tolerance–fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 4242–4247.
- Nichols, D. J., and Johnson, K. G.** 2008. *Plants and the K–T Boundary*. Cambridge University Press, 292.
- Niu, S., Wu, M., Han, Y., Xia, J., Li, L., and Wan, S.** 2008. Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytologist* 177, 209–219.
- Parra, M., Mora, A., Jaramillo, C., Torres, V., Zeilinger, G., and Strecker, M.** 2010. Tectonic controls on Cenozoic foreland basin development in the north-eastern Andes, Colombia. *Basin Research* 22, 874-903.
- Peppen, D., Royer, D., Cariglino, C., Oliver, S., Newman, D., Leight, E., Enikolopov, G., Fernandez-Burgos, M., Herrera, F., Adams, J., Correa, E., Currano, E., Hinojosa, F., Hoganson, J., Iglesias, A., Jaramillo, C., Johnson, K., Kraft, K., Levelock, E., Lusk, C., Niinemets, U., Peñuelas, J., Rapson, G., Wing, S., and Wright, I.** 2011 Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist* 190, 724-739.
- Pons, D.** 1988. *Le Mesozoïque de Colombie : macroflores et microflores*. Editions du Centre national de la recherche scientifique : Diffusion Presses du CNRS, 168.
- Poveda, G., Waylen, P. R., and Pulwarty, R. S.** 2006. Annual and inter-annual variability of the present climate in northern South America and southern Mesoamerica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 234, 3-27.
- Quiroz, L., and Jaramillo, C.** 2009. Stratigraphy and sedimentary environments of Miocene shallow to marginal marine deposits in the Urumaco Trough, Falcon Basin, western Venezuela. in Sanchez-Villagra, M., Aguilera, O., and Carlini, A. A., eds., *Urumaco and Venezuelan Palaeontology. The fossil record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press, 153-172.
- Ramirez, S. R., Gravendeel, B., Singer, R. B., Marshall, C. R., and Pierce, N. E.** 2007. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* 448, 1042-1045.
- Rangel, A., Moldowan, J. M., Nino, C., Parra, P., and Giraldo, B. N.** 2002. Umir Formation: Organic geochemical and stratigraphic assessment as cosource for Middle Magdalena basin oil, Colombia. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 86, 2069-2087.
- Räsänen, M., Linna, A. M., Santos, J. C. R., and Negri, F. R.** 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269, 386–389.
- Rasanen, M., Salo, J. S., Jungnert, H., and Romero-Pitman, L.** 1990. Evolution of the western Amazon lowland relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nova* 2, 320-332.
- Räsänen, M. E., Salo, J. S., and Kalliola, R. J.** 1987. Fluvial Perturbation in the Western Amazon Basin: Regulation by Long-Term Sub-Andean Tectonics. *Science* 238, 1398-1401.
- Ravelo, A. C., Dekens, P. S., and McCarthy, M.** 2006. Evidence for el niño– like conditions during the Pliocene. *GSA Today* 16, 4-11.
- Rebata-H., L. A., Gingras, M., Rasanen, M., and Barberi, M.** 2006a. Tidal-channel deposits on a delta plain from the Upper Miocene Nauta Formation, Marañon Foreland Sub-basin, Peru. *Sedimentology* 53, 971-1013.
- Rebata-H., L. A., Räsänen, M. E., Gingras, M. Y. K., Vieira Jr., V., Barberi, M., and Irion, G.** 2006b. Sedimentology and ichnology of tide-influenced Late Miocene successions in western Amazonia: The gradational transition between the Pebas and Nauta formations. *Journal of South American Earth Sciences* 21, 96-119.
- Rincón-Martínez, D., Lamy, F., Contreras, S., Leduc, G., Bard, E., Saukel, C., Blanz, T., Mackensen, A., and Tiedemann, R.** 2010. More humid interglacials in Ecuador during the past 500 kyr linked to latitudinal shifts of the equatorial front and the Intertropical Convergence Zone in the eastern tropical Pacific. *Paleoceanography* 25, PA2210.
- Rivadeneira, M., and Baby, P.** 1999. *La Cuenca Oriente: Estilo Tectónico, Etapas de Deformación y Características Geológicas de los Principales Campos de Petroproducción: Petroproducción*.
- Roddaz, M., Baby, P., Brusset, S., Hermoza, W., and Darrozes, J. M.** 2005. Forebulge dynamics and environmental control in Western Amazonia: The case study of the Arch of Iquitos (Peru). *Tectonophysics* 399, 87-108.
- Roddaz, M., Brusset, S., Baby, P., and Herail, G.** 2006. Miocene tidal-influenced sedimentation to continental Pliocene sedimentation in the forebulge–backbulge depozones of the Beni–Mamore foreland Basin (northern Bolivia). *Journal of South American Earth Science* 20, 351-368.
- Roddaz, M., Hermoza, W., Mora, A., Baby, P., Parra, M., Christophoul, F., Brusset, S., and Espurt, N.** 2010. Cenozoic sedimentary evolution of the Amazonian foreland basin system. in Hoorn, M. C., and Wesselingh, F. P., eds., *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Blackwell, 61-88.
- Rosenzweig, M. L.** 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, 433.
- Royer, D. L.** 2006. CO2-forced climate thresholds during the Phanerozoic. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 70, 5665–5675.
- . 2010. Fossil soils constrain ancient climate sensitivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 517-518.
- Royer, D. L., Pagani, M., and Beerling, D. J.** 2011. Geologic constraints on earth system sensitivity to CO2 during the Cretaceous and early Paleogene. *Earth System Dynamic Discussions* 2, 1-30.
- Sage, R. F., Wedin, D. A., and Li, M.** 1999. The biogeography of C4 photosynthesis: patterns and controlling factors. in Sage, R. F., and R.K., M., eds., *C4 Plant Biology*. Academic Press, 313–373.
- Sanchez-Villagra, M., and Aguilera, O.** 2006. Neogene vertebrates from Urumaco, Falcon State, Venezuela: diversity and significance. *Journal of Systematic Palaeontology* 4, 213-220.
- Sanchez-Villagra, M., Aguilera, O., and Horovitz, I.** 2003. The anatomy of the world's largest extinct rodent. *Science* 301, 1678–1679.
- Sánchez-Villagra, M. R.** 2006. Vertebrate fossils from the Neogene of Falcon State, Venezuela: contributions on Neotropical Palaeontology. *Journal of Systematic Palaeontology* 4, 211.

- Sarmiento, G.** 1992. Palinología de la Formación Guaduas - estratigrafía y sistemática. *Boletín Geológico Ingeominas* 32, 45-126.
- Schuettpelz, E., and Pryer, K. M.** 2009. Evidence for a Cenozoic radiation of ferns in an angiosperm-dominated canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 11200-11205.
- Schultz, T., and Brady, S.** 2008. Major evolutionary transitions in ant agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 5435.
- Sepulchre, P., Sloan, L. C., and Fluteau, F.** 2010. Modelling the response of Amazonian climate to the uplift of the Andean mountain range. In Hoorn, M. C., and Wesselingh, F. P., eds., *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Blackwell, 211-222.
- Sepulchre, P., Sloan, L. C., Snyder, M., and Fiechter, J.** 2009. Impacts of Andean uplift on the Humboldt Current system: A climate model sensitivity study. *Paleoceanography* 24, PA4215.
- Shackleton, N. J., Backman, J., Zimmerman, H., Kent, D. V., HALL, M. A., Roberts, D. G., Schnitker, D., Baldauf, J. G., Desprairies, A., Homrighausen, R., Huddleston, P., Keene, J. B., Kaltenback, A. J., Krumsiek, K. A. O., Morton, A. C., Murray, J. W., and Westberg-Smith, J.** 1984. Oxygen isotope calibration of the onset of ice rafting and history of glaciation in the North Atlantic region. *Nature* 307, 620-623.
- Shellito, C. J., Sloan, L. C., and Huber, M.** 2003. Climate model sensitivity to atmospheric CO₂ levels in the Early-Middle Paleogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 193 113-123.
- Siegenthaler, U., Stocker, T. F., Monnin, E., Lüthi, D., Schwander, J., Stauffer, B., Raynaud, D., Barnola, J.-M., Fischer, H., Masson-Delmotte, V., and Jouzel, J.** 2005. Stable Carbon Cycle-Climate Relationship During the Late Pleistocene. *Science* 310, 1313-1317.
- Silva, S., Jaramillo, C., and Absy, M. L.** 2010. Neogene Palynology of the Solimoes Basin, Brazilian Amazonia. *Palaeontographica Abteilung B* 283, 1-67.
- Simpson, G. G.** 1983. *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. Yale University Press, 275.
- Sloan, L. C., and Barron, E. J.** 1992. A comparison of Eocene climate model results to quantified paleoclimatic interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 93, 183-202.
- Sloan, L. C., and Morrill, C.** 1998. Orbital forcing and Eocene continental temperatures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 144, 21-35.
- Sloan, L. C., and Rea, D. K.** 1995. Atmospheric carbon dioxide and early Eocene climate: A general circulation modeling sensitive study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 119, 275-292.
- Sloan, L. C., and Thomas, E.** 1998. Global climate of the Late Paleocene Epoch: Modeling the Circumstances Associated with a Climatic "Event". In Berggren, W., Aubry, M. P., and Lucas, S., eds., *Late Paleocene-Early Eocene Biotic and Climatic Events*. Columbia University Press, 138-157.
- Sloan, L. C., Walker, J. C., and Moore, T. C.** 1995. Possible role of oceanic heat transport in early Eocene climate. *Paleoceanography* 10, 347-356.
- Sole de Porta, N.** 1971. Algunos géneros nuevos de polen procedentes de la Formación Guaduas (Maastrichtiense) Paleoceno de Colombia. *Studia Geologica* 2, 133-143.
- Stainforth, R. M.** 1955. Ages of Tertiary Formations in Northwest Peru. *AAPG Bulletin* 39, 2068-2077.
- Stoskopf, N.** 1981. *Understanding crop production: Upper Saddle River*. Reston publishing company, Inc., 433.
- Sucerquia, P., and Jaramillo, C.** 2008. Lower Cretaceous Floras From Central Colombia. *Palynology* 32, 271-272.
- Sun, G., and Dilcher, D.** 2002. Early angiosperms from the Lower Cretaceous of Jixi, eastern Heilongjiang, China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 12, 91-112.
- Sun, G., Dilcher, D., Wang, H., and Chen, Z.** 2011. A eudicot from the Early Cretaceous of China. *Nature* 471, 625-628.
- Sun, G., Q. Ji, Q., Dilcher, D. L., Zheng, S., Nixon, K. C., and Wang, X.** 2002. Archaefractaceae, a New Basal Angiosperm Family. *Science* 296, 899-904.
- Tewksbury, J. J., Huey, R. B., and Deutsch, C. A.** 2008. Putting the Heat on Tropical Animals. *Science* 320.
- Thomas, E., and Shackleton, N. J.** 1996. The Paleocene-Eocene benthic foraminiferal extinction and stable isotope anomalies. In Knox, R., Corfield, R. M., and Dunay, R. E., eds., *Correlations of the early Paleogene in Northwest Europe*. Geological Society of London Special Publication, 401-411.
- Thomas, W. W.** 1999. Conservation and monographic research on the flora of Tropical America. *Biodiversity and Conservation* 8, 1007-1015.
- Toivonen, T., Maki, S., and Kalliola, R.** 2007. The riverscape of Western Amazonia – a quantitative approach to the fluvial biogeography of the region. *Journal of Biogeography* 34, 1374-1387.
- Tripati, A., Roberts, C., and Eagle, R.** 2009. Coupling of CO₂ and ice sheet stability over major climate transitions of the last 20 million years. *Science* 326, 1394.
- Tschopp, H. J.** 1953. Oil Explorations in the Oriente of Ecuador. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists* 37, 2303-2347.
- Uba, C. E., Hasler, C. A., Buatois, L. A., Schmitt, A. K., and Plesken, B.** 2009. Isotopic, paleontologic and ichnologic evidence for late Miocene pulses of marine incursions in the central Andes. *Geology* 37, 827-830.
- Uba, C. E., Heubeck, C., and Hulka, C.** 2005. Facies analysis and basin architecture of the Neogene Subandean synorogenic wedge, southern Bolivia. *Sedimentary Geology* 180, 91-123.
- Ufnar, D.** 2002. The mid-Cretaceous water bearer: isotope mass balance quantification of the Albian hydrologic cycle. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 188, 51-71.
- Ufnar, D., Gonzalez, L., Ludvigson, G., Brenner, R., and Witzke, B.** 2004. Evidence for increased latent heat transport during the Cretaceous (Albian) greenhouse warming. *Geology* 32, 1049-1052.
- Ufnar, D. F., Ludvigson, G. A., González, L., and Gröcke, D. R.** 2008. Precipitation rates and atmospheric heat transport during the Cenomanian greenhouse warming in North America: Estimates from a stable isotope mass-balance model. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 266, 28-38.
- Uno, K. T., Cerling, T. E., Harris, J. M., Kunimatsu, Y., Leakey, M. G., Nakatsukaka, M., and Nakaya, H.** 2011. Late Miocene to Pliocene carbon isotope record of differential diet change among East African herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 10.1073/pnas.1018435108.
- Van der Hammen, T.** 1958. Estratigrafía del Terciario y Maestrichtiano continentales y Tectonogénesis de los Andes Colombianos. *Boletín Geológico (Bogotá)* 6, 67-128.

- . 1989. History of the montane forests of the northern Andes. *Plant Systematics and Evolution* 162, 109-114.
- Van der Hammen, T.** 1995. Plioceno y Cuaternario del Altiplano de Bogota y Alrededores. *Análisis Geográficos* 24, 1-142.
- . 2003. Plioceno y Cuaternario del Altiplano de Bogota y Alrededores. *Análisis Geográficos* 26, 101-120.
- Van der Hammen, T., and Hooghiemstra, H.** 1997. Chronostratigraphy and correlation of the Pliocene and Quaternary of Colombia. *Quaternary International* 40, 81-91.
- . 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews* 19, 725-742.
- Van der Hammen, T., Werner, J., and Dommelen, H.** 1973. Palynologic 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 of Palaeobotany and Palynology* 16, 1-122.
- Vermeij, G., and Wesselingh, F.** 2002. Neogastropod Molluscs from the Miocene of Western Amazonia, with Comments on Marine to Freshwater Transitions in Molluscs. *Journal of Paleontology* 76, 265-270.
- Vonhof, H. B., Wesselingh, F. P., Kaandorp, R. J. G., Davies, G. R., van Hinte, J. E., Guerrero, J., Rasanen, M., Romero-Pittman, L., and Ranzi, A.** 2003. Paleogeography of Miocene Western Amazonia: Isotopic composition of molluscan shells constrains the influence of marine incursions. *Geological Society of America Bulletin* 115, 983-993.
- Wang, H., Moore, M. J., Soltis, P. S., Bell, C. D., Brockington, S. F., Alexandre, R., Davis, C. C., Latvis, M., Manchester, S., and Soltis, D. E.** 2009. Rosid radiation and the rapid rise of angiosperm-dominated forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 3853-3858.
- Waveren, I. M., Konijnenburg, J. H. A., Burgh, J., and Dilcher, D.** 2002. Macrofloral remains from the Lower Cretaceous of the Leiva region (Colombia). *Scripta Geologica* 123, 1-39.
- Webb, S. D.** 1976. Mammalian Faunal Dynamics of the Great American Interchange. *Paleobiology* 2, 220-234.
- . 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the great interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9, 393-426.
- . 1994. Successful in Spite of Themselves. *Natural History* 4, 50-53.
- Webb, S. D.** 1996. Biological Implications of the Middle Miocene Amazon Seaway. *Science* 269, 361-362.
- Webb, S. D.** 2006. The great American biotic interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93, 245-257.
- Wesselingh, F., and Salo, J. A.** 2006. A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica* 133, 439-458.
- Wesselingh, F. P.** 2006a. Miocene long-lived lake Pebas as a stage of mollusk radiations, with implications for landscape evolution in western Amazonia. *Scripta Geologica* 133, 1-17.
- . 2006b. Molluscs from the Miocene Pebas Formation of Peruvian and Colombian Amazonia. *Scripta Geologica* 133, 19-290.
- Westaway, R.** 2006. Late Cenozoic fluvial sequences in western Amazonia: fluvial or tidal? deductions from the June 2003 IGCP 449 field trip. *Journal of South American Earth Sciences* 21, 120-134.
- Westerhold, T., Röhl, U., McCarren, H. K., and Zachos, J. C.** 2009. Latest on the absolute age of the Paleocene-Eocene Thermal Maximum (PETM): New insights from exact stratigraphic position of key ash layers +19 and -17. *Earth and Planetary Science Letters* 287, 412-419.
- Wijmstra, T. A., and Van der Hammen, T.** 1966. Palynological data on the history of tropical savannas in northern South America. *Leidse Geologische Mededelingen* 38, 71-90.
- Wijninga, V. M.** 1996. Paleobotany and Palynology of Neogene sediments from the High Plain of Bogota (Colombia), Evolution of the Andean flora from a paleoecological perspective. Ponsen and Looijen BV, Wageningen, 370.
- Wijkström, N., Savolainen, V., and Chase, M. W.** 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268, 2211-2220.
- Williams, J. H.** 2008. Novelities of the flowering plant pollen tube underlie diversification of a key life history stage. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 11259-11263.
- Wing, S., and Boucher, L.** 1998. Ecological aspects of the Cretaceous flowering plant radiation. *Annu Rev Earth Pl Sc* 26, 379-421.
- Wing, S. L., Harrington, G. J., Smith, F., Bloch, J. I., and Boyer, D. M.** 2005. Transient floral change and rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary. *Science* 310, 993-996.
- Wing, S. L., Herrera, F., Jaramillo, C., Gomez, C., Wilf, P., and Labandeira, C. C.** 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical Rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 18627-18632.
- Wing, S. L., Hickey, L. J., and Swisher-III, C. C.** 1993. Implications of an exceptional fossil flora for Late Cretaceous Vegetation. *Nature* 363, 342-344.
- Woodburne, M. O.** 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17, 245-264.
- Wright, S., Keeling, J., and Gillman, L.** 2006. The road from Santa Rosalia: A faster tempo of evolution in tropical climates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 7718-7722.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., and Billups, K.** 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292, 686-693.
- Zachos, J. C., Wara, M. W., Bohaty, S., Delaney, M. L., Petrizzo, M. R., Brill, A., Bralower, T. J., and Premoli-Silva, I.** 2003. A transient rise in tropical sea surface temperature during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Science* 302, 1551-1554.

Recibido: Agosto 23 de 2011.

Aceptado para su publicación: Febrero 24 de 2012.