

PEREZ - ARBELAEZIA

Volumen II No. 8 Enero - Diciembre 1989



JARDIN BOTANICO DE BOGOTA
"JOSE CELESTINO MUTIS"

JARDIN BOTANICO DE BOGOTA
"JOSE CELESTINO MUTIS"

JUNTA DIRECTIVA

Sven Zethelius Peñalosa
Germán Botero de los Ríos
Joaquín Caicedo Salazar

Patricio Samper Gnecco
Rafael García Espinosa

ALCALDE MAYOR

Andrés Pastrana Arango

SECRETARIO DE OBRAS, D. E.

Guillermo Villate S.

DIRECCION

Teresa Arango Bueno

Registrado en el Ministerio de Gobierno
el 7-V-1986. Res. No. 001440

Tarifa Postal Reducida
Permiso No. 594 de 1986
Administración Postal Nacional

JARDIN BOTANICO

Carrera 66-A No. 56-84
Teléfonos: 231 39 65 - 240 04 83
A. A. 59887 - Bogotá, Colombia

REVISTA DE INVESTIGACIONES BOTANICAS
DEL JARDIN BOTANICO DE BOGOTA

COMITÉ EDITORIAL

Presidente: Dr. Carlos L. Lloreda
Vicepresidente: Dr. Carlos L. Lloreda

Secretario: Dr. Carlos L. Lloreda
Corresponsales: Dr. Carlos L. Lloreda

COMITÉ ASesorAL

Dr. Carlos L. Lloreda

COMITÉ DE REDACCION

Dr. Carlos L. Lloreda

COMITÉ DE REVISION

Dr. Carlos L. Lloreda

Dr. Carlos L. Lloreda

La reproducción total o parcial de un artículo debe citar la fuente.

Corresponde a los autores la total responsabilidad de las ideas, tesis y conceptos emitidos en sus respectivos artículos.

Los editores se reservan el derecho de aceptar o de rechazar los trabajos.

CARATULA:

Emblema del Jardín Botánico de Bogotá. *Mutisia Clematis* L.

JARDIN BOTANICO DE BOGOTA

"JOSE CELESTINO MUTIS"

PEREZ - ARBELAEZIA

Bogotá, D. E.
Colombia

Vol. II - No. 8; pp. 147-446
Enero-Diciembre 1989

ISSN
0120-7717

DIRECTORA DE LA REVISTA

Teresa Arango Bueno

COMITE EDITORIAL

César Escallón E.

Edgar Linares C.

Roberto Sánchez

Juan F. Jaramillo G.

Publicación del Jardín Botánico de Bogotá dedicada a la memoria de su fundador, el doctor Enrique Pérez-Arbeláez, quien consagró su vida a institucionalizar la tradición científica de Colombia y fomentar la investigación, divulgación y defensa de nuestros recursos naturales.

CONTENIDO

No. 8 - Enero-Diciembre 1989

Pág.

TERESA ARANGO B.

Notas de la Dirección 153

JOSE CUATRECASAS

Aspectos de la vegetación natural en Colombia 155

JOSE CUATRECASAS

Frailejónal, típico cuadro de la vegetación en los páramos andinos 285

Relación de las localidades y fechas correspondientes a las plantas colectadas y anotadas por José Cuatrecasas, al servicio del Instituto de Ciencias Naturales (Herbario Nacional Colombiano - COL) (V-1939 - IX-1942) 293

J. ORLANDO RANGEL CH., ANTOINE M. CLEEF, SONIA SALAMANCA

La vegetación de las regiones de vida subandina y ecuatorial del transecto Parque los Nevados (cordillera central colombiana) 329

✓ RICHARD EVANS SCHULTES, Ph. D., EDWARD CHARLES JEFFREY De plantis toxicariis e mundo novo tropicale commentationes XXXIX. Ethnobotanical and phytochemical notes on plants of the colombian amazonia	383
✓ SANTIAGO DIAZ PIEDRAHITA Aportes a la flora de Colombia. Estudios en compuestas VII ...	413
✓ ANTOINE M. CLEEF & THOMAS VAN DER HAMMEN El elemento de origen sabanero en la flora de los páramos	417
✓ VICTOR MANUEL PATIÑO Notas preliminares sobre el uso de las zamiáceas por los pueblos primitivos y aculturados del intertrópico americano	429

NOTAS DE LA DIRECCION

El profesor José Cuatrecasas vinculado con este Jardín Botánico desde su fundación, por hondos nexos de simpatía y admiración hacia el fundador, cumplió recientemente 86 años. Por eso es muy grato que me haya correspondido el honor de rendirle un homenaje a su larga trayectoria científica en este órgano de divulgación PEREZ-ARBELAEZIA. Más placentero aún que a este homenaje concurren amigos eminentes, conocedores y estudiosos de la obra del Dr. Cuatrecasas, como Richard Evans Schultes, Thomas van der Hammen, Antoine M. Cleef, Orlando Rangel, Víctor Manuel Patiño, Santiago Díaz y Sonia Salamanca; y que haya permitido la reedición de su trabajo "Aspectos de la vegetación natural de Colombia", ya agotado, y de la publicación por primera vez de su lista de localidades y fechas de recolección durante su estadía en Colombia.

En estos dos años jubilares de la larga carrera de este cultor de la "ciencia amable", ha recibido el Dr. Cuatrecasas toda suerte de distinciones nacionales e internacionales y no podía faltar, de ninguna manera, un número especial de nuestra revista para quien fue el Dr. Pérez-Arbeláez, su insuperable compañero de excursiones, amigo entrañable y admirador del trabajo científico del botánico español y quien seguramente, si viviera, estaría encabezando este jubileo, como reconocimiento a uno de los pioneros de la investigación botánica en Colombia, en el presente siglo.

Los lectores de esta entrega de la revista, echarán de menos que no me refiera a la abrumadora hoja de vida científica y de aportes a la ciencia del Dr. Cuatrecasas, porque ya ha sido aliviada su labor por plumas muy calificadas. Mis palabras están referidas al amigo gallardo que como colombiano de adopción se ha empeñado en dilucidar el misterio de nuestra flora, reconociendo nuestro territorio desde el nivel del mar hasta las más altas cumbres de los Andes, en donde fijó su mayor atención, en nuestros páramos, con vegetación tan fascinante y especial; al extraordinario compañero de viaje que añoro con nostalgia navegando en los caños del Amazonas, o trasegando en la impenetrable selva o disfrutando del poderoso río a bordo del cañonero ARC Riohacha.

Por todos estos recuerdos tan personales me siento hondamente complacida que pueda el Jardín reeditar su trabajo "Aspectos de la vegetación natural de Colombia", que constituye una inicial síntesis

de nuestra flora, lección permanente para nuestros compatriotas, así como la publicación de su diario de lugares de recolección, de utilidad para los colectores de plantas en nuestro país, siendo por lo tanto verdadera joya bibliográfica.

TERESA ARANGO BUENO
Directora



Dr. JOSE CUATRECASAS

EL ELEMENTO DE ORIGEN SABANERO EN LA FLORA DE LOS PARAMOS

ANTOINE M. CLEEF & THOMAS VAN DER HAMMEN
Laboratorio Hugo de Vries, Dpto. Paleo-/Actuo-ecología,
Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam. Países Bajos.

INTRODUCCION

En un estudio anterior (Van der Hammen & Cleef, 1986, p. 165) se presentó por primera vez una recopilación de los géneros vasculares comunes con las sabanas cálidas del norte de Suramérica. Actualmente se han reconocido en la flora vascular del páramo 12 géneros de sabana abierta, 3 propios del rastrojo sabanero y otros 3 adicionales de las sabanas de montaña. En este estudio se intenta explicar cuándo algunos de estos géneros, hoy día propios de la flora paramuna, aparecieron por primera vez en la flora alto-andina de Colombia (según los datos palinológicos actualmente disponibles) y cómo fueron los procesos de adaptación a las condiciones ambientales de las zonas del bosque tropandino hasta el páramo. Finalmente se tratan de esbozar las posibles rutas geográficas que podrían haber seguido representantes de estos géneros para llegar al medio paramuno.

METODOS

Esta contribución sobre la presencia actual en el páramo de géneros en común con las sabanas, se basa en más de 1.000 levantamientos de la vegetación paramuna desde Costa Rica y Venezuela hasta Ecuador, como también en registros de especímenes de los herbarios de Bogotá (COL), Washington D.C. (US), New York (NY) y Utrecht (U). Hasta donde fue posible se incorporaron los resultados de los estudios de especialistas sobre la distribución actual o histórica de los taxa involucrados.

Con base en los estudios palinológicos de sedimentos del Plioceno y Cuaternario, en su mayoría realizados por el Laboratorio de Paleo-/Actuo-ecología de la Universidad de Amsterdam, se diseñó un cuadro que explica el análisis fitogeográfico actual.

TAXA DISTRIBUIDOS EN LA SABANA Y EN EL PARAMO

En la actualidad se cuenta en la flora vascular de los páramos (de Costa Rica, Venezuela, Colombia, Ecuador y el norte de Perú) con 12 géneros, en su mayor parte posiblemente derivados de la flora de las sabanas de tierra caliente, los cuales son: *Ilex*, *Bulbostylis*, *Rhynchospora* p. p., *Paepalanthus*, *Axonopus*, *Paspalum*, *Sporobolus*, *Tibouchina* (?), *Miconia* (?), *Polygala*, *Borreria* y *Xyris* (Tabla 1). Géneros de hábito acuático y de pantano o turbera como *Eriocaulon*, *Eleocharis* y *Scirpus* no se incluyeron en la lista. Estos 12 géneros constituyen aproximadamente el 5% de la flora genérica actual de los páramos de Colombia.

Borreria esporádicamente entra al páramo, especialmente en la Cordillera Oriental de Colombia. El Dr. Cuatrecasas (com. pers.), sin embargo, opina que *Borreria* pertenece a la Cordillera Oriental de Colombia. Otros géneros están representados en la vegetación azonal del páramo e igualmente en la de sabana, por ejemplo en Carajás: *Eleocharis*, *Utricularia*, *Xyris*, *Blechnum* (Ferreira & Cleef, 1989) e *Isoetes* en el último Pleniglacial (Absy & Van der Hammen, 1989). Se trata en general de géneros ampliamente distribuidos (Tabla 1).

En la flora del Avila (Steyermark & Huber, 1978) aparecen aproximadamente 18 géneros vasculares en común con la sabana, o sea un 15% del total de esa flora subparamuna.

En la flora vascular de la Cordillera Oriental de Colombia se registran 20 géneros en común con las sabanas; es decir cerca de 7.5% del total de los 265 géneros (Cleef, 1979). En el páramo aislado de Tatamá, Cordillera Occidental de Colombia, se encuentran 14 géneros (Cleef, en prep.) en común con la sabana; es casi el 10% del total de los 112-114 géneros registrados para este macizo hasta la fecha.

Hacia el norte aparecen por lo menos 12 géneros con afinidad sabana, o sea, casi 9% del total de ca. 135 géneros en los páramos de la Sierra Nevada de Santa Marta (Cleef & Rangel, 1984).

En Costa Rica en los páramos de la Cordillera de Talamanca hay 8 géneros en común con la sabana; 7% del total de 115 géneros (Cleef et al., en prep.). Los valores indican que la cantidad de géneros en común con las sabanas, disminuyen marcadamente hacia ecosistemas paramunos superhúmedos y entre más alejadas se localicen estas regiones con relación a las sabanas Suramericanas (Tabla 2).

Curiosamente en los dos biomas, sabana y páramo de Suramérica, aparecen *Rhynchospora rugosa* y *Paepalanthus polytrichoides*. Las dos especies se han encontrado en páramos de los alrededores de Bogotá entre 3.600 y 3.700 m. *Utricularia* cf. *confusa* se encontró en

TABLA 1

Géneros vasculares comunes entre la flora de sabana de tierra caliente y la flora del páramo tropandino en la Cordillera Oriental de Colombia. El elemento fitogeográfico se ha definido de acuerdo a Cleef (1979) y Van der Hammen & Cleef (1986). El hábitat en el orobioma páramo se refiere a una presencia zonal o azonal de acuerdo con Walter. El origen genético es con base en reportes de literatura.

GENERO	FAMILIA	ELEMENTO FITOGEOGRAFICO	HABITAT PARAMO	ORIGEN
<i>Ilex</i>	(Aquifoliac.)	ampliamente tropical	zonal	sabana-bosque
<i>Bulbostylis</i>	(Cyperac.)	ampliamente tropical	zonal	sabana
<i>Rhynchospora</i>	(Cyperac.)	cosmopolito	azonal	sabana/holártico
<i>Eriocaulon</i>	(Eriocaulac.)	ampliamente templado	azonal	sabana
<i>Paepalanthus</i>	(Eriocaulac.)	ampliamente tropical	a-/zonal	sabana
<i>Axonopus</i>	(Gramineae)	neotropical	zonal	sabana
<i>Paspalum</i>	(Gramineae)	ampliamente tropical	zonal	sabana
<i>Sporobolus</i>	(Gramineae)	ampliamente tropical	zonal	sabana
<i>Sisyrinchium</i>	(Iridac.)	austral-antártico	a-/zonal	austral
<i>Isoetes</i>	(Isoetaceae)	cosmopolito	azonal	?
<i>Utricularia</i>	(Lentibul.)	cosmopolito	azonal	?
<i>Miconia</i>	(Melastom.)	neotropical	zonal	bosque
<i>Tibouchina</i>	(Melastom.)	neotropical	zonal	bosque
<i>Polygala</i>	(Polygalac.)	cosmopolito	zonal	sabana?
<i>Borreria</i>	(Rubiaceae)	neotropical	zonal	sabana Altiplano Brasil
<i>Xyris</i>	(Xyridac.)	ampliamente tropical	a-/zonal	sabana-tepuies
<i>Eleocharis</i>	(Cyperac.)	cosmopolito	azonal	tierra caliente/holártico
<i>Scirpus</i>	(Cyperac.)	cosmopolito	azonal	holártico?
<i>Blechnum</i>	(Blechnac.)	cosmopolito	a-/zonal	austral
<i>Lycopodium</i>	(Lycopod.)	cosmopolito	a-/zonal	?

TABLA 2

Elementos en común con la sabana	Avila	Cord. Or.	Tatamá	S. Marta	C. Rica
<i>Ilex</i>	X	X		X	
<i>Bulbostylis</i>		X		X	
<i>Cyperus</i>		X		X	
<i>Eleocharis</i>		X	X	X	X
<i>Rhynchospora</i>	X	X	X	X	X
<i>Scirpus</i>		X	X		
<i>Eriocaulon</i>		X			
<i>Paepalanthus</i>		X		X	X
<i>Axonopus</i>	X	X			
<i>Danthonia</i>	X	X		X	
<i>Panicum</i>	X				
<i>Paspalum</i>	X	X		X	
<i>Sporobolus</i>		X			
<i>Trachypogon</i>	X				
<i>Sisyrinchium</i>		X	X	X	X
<i>Miconia</i>	X	X	X		
<i>Tibouchina</i>	X	X	X		
<i>Epidendrum</i>	X	X	X	X	
<i>Peperomia</i>	X	X	X		
<i>Polygala</i>		X			
<i>Borreria</i>	X	X			
<i>Xyris</i>		X	X		X
<i>Blechnum</i>	X	X	X	X	X
<i>Lycopodium</i>	X	X	X	X	
En total 24 géneros vasculares	14	22	12	11	6

una lagunita a 3.950 m. en el fondo del Valle de Lagunillas, Sierra Nevada del Cocuy (véase Cleef, 1981, p. 103) y en una laguna a 700 m. aproximadamente, rodeada por la sabana amazónica en la Serra do Carajás, Pará, Brasil (Ferreira & Cleef, 1989). Otros géneros vasculares de las sabanas amazónicas de Carajás en común con los páramos son: *Blechnum*, *Peperomia*, *Borreria*, *Polygala*, *Tibouchina*, *Eriocaulon*, *Epidendrum*, *Xyris*, *Eleocharis*, *Rhynchospora*, *Cyperus* y *Paspalum*, entre otras. Igualmente hay géneros de sabana que actualmente se encuentran muy cerca al límite inferior del páramo tropandino, como: *Nymphaea*, *Echinodorus*, *Sagittaria*, *Psychotria*, *Begonia*, *Piper*, *Cuphea*, *Passiflora*, *Vernonia*, *Clusia*, *Clidemia*, *Anthurium*, *Ludwigia*, *Scleria*, *Panicum*, *Axonopus* y *Sporobolus*.

EVIDENCIAS PALEO-ECOLOGICAS

En su mayor parte están basadas en la interpretación de algunos diagramas de polen, los cuales en orden cronológico son: Tequendama, Guasca 1, Chocontá 4, Funza II y Chocontá 1. Hay que tener en cuenta al interpretar los diagramas de polen que estos registran y representan sucesivas etapas de ascenso de la Cordillera Oriental Colombiana. La flora de montaña es relativamente pobre y parece que los elementos florísticos se están adaptando y diferenciando de acuerdo con los hábitats nuevos que aparecen en el curso de la orogénesis tropandina (Van der Hammen & Cleef, 1986).

El diagrama de la sección de Tequendama (Fig. 20 en Van der Hammen et al., 1973) refleja principalmente la selva húmeda de tierra caliente antes del ascenso principal de la cordillera. Aparentemente el medio cálido de la selva ecuatorial de piedemonte con abundancia de palmas (*Mauritia* o *Iriarte*) alterna ocasionalmente (y localmente) con vegetación más abierta de gramíneas y con *Byrsosnima*, indicativas de la presencia de sabanas de tamaño limitado. *Xyris* y (probablemente) *Clusia* son importantes en la transición del bosque a la sabana. Bosques montanos de escasa elevación (presencia de *Weinmannia*) debían estar cerca. Se estima que este diagrama es de una edad Pliocénica (Fig. 21 en Van der Hammen et al., 1973).

Otro diagrama de polen, Guasca I (Wijninga & Kuhry, en litt.) refleja un medio subandino muy húmedo por la presencia de *Gunnera* spp., *Alchornea*, *Hedyosmum* y otros elementos de bosques húmedos de altura. La abundancia de morfoespecies polínicas de *Gunnera* sugiere un medio de orilla de quebrada o zonas de farallones húmedas. La curva de *Borreria* parece indicar una época con áreas más secas, quizás en claros de bosque con sabanas edáficas de *Borreria* y posiblemente Gramineae y Compositae. *Podocarpus* y un helecho (de espora grande monoleta-psilada) igualmente predominan cuando se alcanza el espectro óptimo de *Borreria*. Hubo un cambio marcado en la composición de los bosques antes y después de la época con presencia de *Borreria* en la vegetación. Entre los elementos de transición hacia la época relativamente seca aparecen primero *Cecropia* y Melastomataceae; luego *Myrica*, *Ilex*, *Rapanea* y *Viburnum*, junto con el óptimo de *Gunnera*, indicando un ambiente húmedo gradualmente más abierto con elementos pioneros en su mayor parte.

Valores altos en las curvas de Gramineae y Compositae coinciden con los de *Ilex* en el diagrama de la sección Chocontá 4, definido como subandino-templado (Fig. 18 en Van der Hammen et al., 1973) en donde *Borreria* está ausente.

Entre los géneros de sabana presentes en la zona del actual altiplano de Bogotá durante las últimas etapas del levantamiento de la Cordillera Oriental figuraban *Borreria*, *Ilex*, *Eugenia* y *Miconia*, según recientes análisis de la sección Funza II entre 520 y 540 m. de

profundidad (H. Hooghiemstra, com. pers.). Aparentemente se presentaba en este medio, con orogénesis pronunciada, una alternancia (en tiempo y espacio) de bosques bajos (de carácter pionero?) de *Ilex* (distribución actual desde el nivel del mar hasta 3.400 m.) y *Vallea stipularis* (distribución actual entre 2.200-3.700 m.) y con bosques bajos de *Miconia* y *Eugenia*. Quizás las diferencias en cuanto a dominancia reflejan únicamente fluctuaciones en la composición causadas por condiciones edáficas locales (de drenaje). En su composición florística estos bosques se parecen mucho al bosque actual de *Xylosma-Duranta-Vallea* (con dominancia de *Ilex* y *Vallea*) de la Sabana de Bogotá (Cleef & Hooghiemstra, 1984). Además parece que en esta época los dos tipos de bosques alternaban con vegetación semiabierta con *Borreria*, indicativa en este caso de una sabana de altura. Según el registro polínico había probablemente a cierta distancia, una selva (sub-) andina con *Podocarpus* y *Hedyosmum*, todavía con muy pocas especies acompañantes. En este intervalo no se registró a *Weinmannia*.

En el análisis palinológico de la sección Chocontá 1, se encontraron a *Borreria*, *Ilex*, *Ludwigia*, *Miconia*, Compositae, Cyperaceae y otros géneros y familias que indicaban un medio tropandino frío y abierto de "proto-páramo" (Van der Hammen & Cleef, 1986). En la actualidad es el diagrama más antiguo del medio paramuno y quizás podría corresponder a la parte inferior de Funza II. Se estima que la altitud original del sitio Chocontá 1 era más o menos 2.200-2.300 m. cuando se depositó la lignita analizada palinológicamente.

Polen de Eriocaulaceae (*Paepalanthus/Eriocaulon*) se halló de manera continua a partir de la zona 30 de la sección Funza I, antes y esporádicamente se había encontrado a partir de la zona 52 de esta sección (Hooghiemstra, 1984).

RUTAS, ADAPTACION Y ESPECIACION

Como se anotó anteriormente hay una disminución de la proporción de elementos genéricos de sabana abierta entre más distantes de la cordillera de los Andes venezolanos se encuentran algunos sitios, particularmente en los páramos bajos de la Cordillera de la Costa (picos Avila y Naiguatá). La proporción disminuye considerablemente (en número y porcentaje) en las otras cordilleras de la zona norandina. Fuera de Venezuela los páramos de la Cordillera Oriental colombiana aparentemente son los más ricos en taxa en común con la sabana abierta (Tabla 2).

En cuanto al fenómeno de la presencia en los páramos norandinos (incluyendo los de Centroamérica) de taxa en común con la sabana de tierra caliente es conveniente considerar la posibilidad de adaptaciones sucesivas desde condiciones premontanas hasta paramunas, tanto de especies leñosas propias de bosques como también especies de la sabana, que al final fueron capaces de traspasar la

línea superior de escarcha cerca al límite actual de las regiones de vida subandina y andina. Algunas alcanzaron a entrar al bioma paramuno donde taxa como *Xyris*, *Rhynchospora*, *Paspalum* y *Paepalanthus* han llegado hasta niveles de 4.000 m. en donde la mayor parte del año hay heladas. Géneros leñosos o semileñosos de afinidad sabana como *Borreria*, *Ilex* y *Tibouchina* apenas alcanzaron el subpáramo; son principalmente géneros leñosos de origen templado o de origen directo de bosque andino, los cuales sin embargo, pueden presentarse a niveles de 4.000 m. en zonas protegidas.

Es muy probable entonces, que una selección de la flora de la sabana abierta se adaptó al medio cordillerano durante el levantamiento de la cordillera, entre el Mioceno tardío, el Plioceno y el Pleistoceno temprano. Aunque las sabanas tienen una historia probablemente más corta que la de las selvas, parece factible que las primeras sabanas aparecieron antes del Mioceno. Se supone que el mecanismo de escalonamiento se efectuaba en primer lugar en zonas bajas de la cordillera, especialmente en terrenos escarpados, secos y pedregosos, sobre todo en los filos donde el suelo es poco profundo. Las monocotiledóneas (mencionadas arriba para niveles de 4.000 m.) han superado, de manera aparentemente más fácil los extremos del clima diario en la zona del páramo. Es interesante anotar que la mayor parte de los taxa de "origen sabanero" se encuentran en el costado climáticamente seco de la cordillera. Los taxa más avanzados altitudinalmente resisten también un clima paramuno superhúmedo. En nuestra opinión es muy probable que por ejemplo especies de *Xyris* y de *Paepalanthus* subieron desde hábitats azonales (turbera o suelo turberoso) al mismo tipo de hábitat azonal a mayor altitud. Lo más interesante es que algunas de las especies de estos dos géneros se adaptaron también, en cuanto a su forma de crecimiento, al medio paramuno. *Xyris subulata* (var. *subulata*) forma cojines en las turberas paramunas (p. ej. en el Parque Nacional Tatamá, Cordillera Occidental), al igual que *Plantago rigida*. Los cojines blancos de *Paepalanthus lodiculoides* var. *floccosus* sobre suelo seco de morrenas en la transición páramo alto al superpáramo constituyen otro ejemplo de adaptación al medio de páramo alto; en la Sierra Nevada del Cocuy suben hasta casi 4.000 m. De acuerdo con Kral (1988) *Xyris andina*, *X. columbiana*, *X. confusa* y *X. subulata* son las únicas especies tropandinas de *Xyris*. *Xyris columbiana* ha sido colectada raras veces en altitudes bajas (ca. 2.600-3.000 m.) en Venezuela y Colombia; aparentemente es una especie de pantano y de turbera en claros de bosque andino. *X. subulata*, especie muy afín está ampliamente distribuida con cinco variedades distintas en las zonas húmedas de páramo y puna entre Costa Rica y el norte de Chile. *X. thysanolepis* crece en turberas de altitud mediana y baja (1.200-1.800 m.) de los tepuies venezolanos (Edo. Bolívar: Gran Sabana, Cerro Sipapo, Cerro Jaua; T. F. Amazonas, Cerro Yavi), se asemeja morfológicamente bastante a *X. confusa* (Perú: 1.700-3.200 m.; R. Kral, com. pers.) y probablemente también a *X. andina*, hasta el hábitat de turbera es similar (Kral 1988). *X. lacerata*, una especie de las sabanas amazónicas y

del piedemonte, ampliamente distribuida desde Venezuela y Colombia hasta Brasil y Argentina, se registró también en la Mesa de los Santos (1.500 m.) en el Dpto. de Santander, Cordillera Oriental, Colombia. La cantidad y la proporción elevada de taxa de origen sabanero, especialmente en la cordillera venezolana, hace pensar que la mayor parte de estos taxa entró a la cordillera por ese lugar; quizás en alguna parte del extremo de la Cordillera de la Costa (Steyermark, 1986; Steyermark & Huber, 1978; Vareschi, 1955) donde la proporción es más alta. Puede ser que algunas de las especies ya se habían adaptado al medio tepuyano guyanés, o que la sequía en zonas protegidas de los vientos alisios favoreció el asentamiento de especies sabaneras en la cordillera.

DISCUSION

Para la discusión es importante también el parentesco limitado (ca. 50 géneros vasculares o sea 11%) a nivel de género de la flora tropandina con la flora de tepuies (Steyermark, 1986), especialmente en la zona de conexión de la Cordillera Oriental colombiana con la Sierra Nevada de Mérida, en donde hay mayor representación de elementos "primitivos" de páramo (Cuatrecasas, 1986). Entre el Orinoco y el Amazonas la flora de sabana también ha alcanzado los tepuies llegando a conformar unas sabanas de altura (a 2.500 m.) de aspecto paramoide con formaciones de caulirrósulas de *Chimantaea* (Compositae, Mutisieae). En realidad se trata de formaciones edáficas donde el efecto del clima diario es más fuerte que en los bosques de los alrededores. Estudios detallados al respecto han sido publicados por Huber (1988), especialmente de Chimantá. En este macizo hay mayor representación de taxa de origen sabanero que en las sabanas de altura o "páramos guyaneses", de acuerdo con Huber (1988). Aparentemente es el sitio del mundo donde hay mayor representación de taxa originados en la sabana de tierra caliente, en una zona abierta de alta montaña tropical. Sin embargo hay que tener en cuenta que en el caso de tepuies la historia de la adaptación y de la especiación de taxa puede haber sido mucho más larga, y que las montañas del escudo guyanés están más aisladas y con frecuencia en contacto o rodeadas por sabanas amazónicas y/o sabanas de gramíneas como en las de los Llanos. Especialmente las sabanas amazónicas se caracterizan por la dominancia de monocotiledóneas (excepto las gramíneas). Este tipo de sabana edáfica de clima de selva pluvial es el más adaptado a la altura elevada de los tepuies.

Steyermark (1986) reseñó también un lazo especial de la vegetación abierta de tepuies guyaneses con el Planalto de Brasil (p. ej. *Xyris*, *Vellozia*, *Thesium*, *Marcetia*, *Microlicia*, *Tibouchina*, *Borreria* y *Declieuxia*). *Xyris*, *Tibouchina*, *Borreria* y *Declieuxia* están presentes también en los Andes de Colombia y tienen su centro de concentración de especies, aparentemente, en Brasil. Interesante también es el caso de *Castratella*, género de Melastomataceae con dos especies:

Castratella piloselloides y *C. rosea*. Anteriormente se publicó un mapa de distribución del género endémico en Van der Hammen & Cleef (1986). Se desconoce todavía el origen de este elemento en la Cordillera Oriental y en la Cordillera Occidental de Colombia (localmente en los Farallones de Cali). Según el Dr. L. Uribe U. (com. pers.) *Castratella* tiene mayor afinidad con *Eriocnema* del Planalto de Brasil al sur de Amazonas. Estas especies afines a las actuales de *Castratella* probablemente llegaron por el medio de sabana (llanos) aprovechando las zonas de lajas, o quizás y con menor probabilidad, migrando por la cordillera hacia el norte, desde el Perú.

En Africa Ecuatorial hay una representación muy limitada del elemento de sabana en la zona Afro-alpina de Mount Kenya (Prof. Dr. O. Hedberg, com. pers.), aunque esta montaña está rodeada por sabanas legítimas de altura media. La edad de estos volcanes es más o menos igual a la de las cordilleras norandinas, pero la superficie de la zona arriba del límite del bosque es mucho menor.

No cabe duda sobre el origen sabanero de *Borreria* y *Xyris*, y en el caso de *Rhynchospora* es evidente que la especie *R. macrochaeta* tiene afinidad con especies modernas de sabana (Dr. J. C. Lindeman, com. pers.). *Rhynchospora rugosa* se establece en ambos biomas y tiene probablemente distribución pantropical. En contraste *Rhynchospora paramorum*, encontrada hace poco en los páramos de Costa Rica (Gómez-Laurito, 1985; Cleef et al., en prep.), pertenece a una sección endémica de los páramos de Costa Rica hasta Colombia, pero parece de origen holártico (Dr. L. E. Mora-Osejo, com. pers.). Es posible que un origen templado sea válido también para algunos géneros acuáticos, p. ej. *Scirpus*, *Eleocharis* e *Isoetes*. Con base en la Tabla 2 se puede concluir, que la Cordillera de la Costa (y la Sierra Nevada de Mérida) en Venezuela y la Cordillera Oriental colombiana tienen mayor proporción y abundancia de géneros en común con las sabanas. Valores más bajos se registran hoy día en la flora genérica de los páramos de la Sierra Nevada de Santa Marta (Cleef & Rangel, 1984), y en el Macizo alto del Tatamá en la Cordillera Occidental de Colombia (Cleef, en prep.). Muy pocos géneros se presentan en los páramos del Macizo Buena Vista-Chirripó-Barú en Centroamérica, aparentemente por ser más retirado de la zona de sabanas del norte de Suramérica.

En conclusión se puede decir que una proporción limitada (2-3%) de los géneros en común, entre páramo y sabana, tienen a primera vista su origen en las sabanas suramericanas. El proceso de escalonamiento se efectuaba en la medida en que la cordillera se levantaba, según los datos disponibles en la zona de la Cordillera de la Costa, Venezuela y en la Cordillera Oriental de Colombia. *Borreria*, aparentemente originada en el Planalto de Brasil (Steyermark, 1986) es uno de los elementos que mejor se adapta al medio de sabana de altura, puesto que aparece en sabanas de piedemonte (sección Tequendama) hasta vegetación del proto-páramo (sección Chocontá 1). A

nivel palinológico es muy difícil distinguir los diferentes géneros de Compositae, Cyperaceae y Gramineae, y así obtener información más detallada respecto de los diferentes géneros de estas familias, que son indicadoras apropiadas para comprender la evolución del medio natural de sabana de altura hacia un proto-páramo, en el sentido de Van der Hammen & Cleef (1986).

AGRADECIMIENTO

Los autores expresan su agradecimiento al Dr. Orlando Rangel Ch. (Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia) y al Biólogo Edgar Linares C. (Jardín Botánico de Bogotá "José Celestino Mutis") quienes amablemente revisaron este artículo.

REFERENCIAS

- CLEEF, A. M. 1979. The phytogeographical position on the neotropical vascular páramo flora with special reference to the Colombian Cordillera Oriental. En: Tropical Botany (K. Larsen & L. B. Holm-Nielsen, eds.): 174-184. Academic Press. London-New York-San Francisco (también publicado en: Colombia Geogr. 7 (2): 68-86, 1980).
- CLEEF, A. M. & O. RANGEL, 1984. La vegetación del páramo del noroeste de la Sierra Nevada de Santa Marta. En: Estudios Ecosist. Tropand. 2 (T. van der Hammen et al., eds.): 203-266. J. Cramer, Berlín-Stuttgart.
- , A. CHAVERRI & A. S. WESTON, en prep. On the Andean relationship of Talamanca vascular páramo species. Ann. Missouri Bot. Gard.
- CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev. Ac. Col. Cienc. Ex. Fis. Nat. 10 (40): 221-264.
- . 1986. Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. En: High Altitude Tropical Biogeography (F. Vuilleumier & M. Monasterio, eds.): 267-303. Oxford University Press. New York-Oxford.
- FERREIRA FERNANDEZ DA SILVA, M. & A. M. CLEEF. 1989. Plant communities of the Serra do Carajás (Pará, Brasil). Int. Symp. Global Changes South America Quaternary: 269-274. Sao Paulo.
- HOOGHIEMSTRA, H. 1984. Vegetational and climatic history of the High Plain of Bogotá, Colombia: a continuous record of the last 3.5 millions years. Diss. Bot. 79. 368 pp. Vaduz.
- HUBER, O. 1989. Paisajes y vida natural. En: La Gran Sabana. Panorámica de una región (C. Schubert & O. Huber, eds.): 58-79.
- KRAL, R. 1988. The genus *Xyris* (Xyridaceae) in Venezuela and contiguous South America. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 522-722.
- STEYERMARK, J. A. & O. HUBER. 1978. Flora del Avila. 971 pp. Caracas.

- . 1986. Speciation and endemism in the flora of the Venezuelan tepuies. En: *High Altitude Tropical Biogeography* (F. Vuilleumier & M. Monasterio, eds.): 317-373. Oxford University Press. New York-Oxford.
- VAN DER HAMMEN, T., J. H. WERNER & H. VAN DOMMELEN. 1973. Palynological record of the upheaval of the northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its high Andean biota. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 16: 1-22. (También en: *El Cuaternario de Colombia* 2).
- & A. M. CLEEF. 1986. Development of the high Andean páramo flora and vegetation. En: *High Altitude Tropical Biogeography* (F. Vuilleumier & M. Monasterio, eds.): 153-201. Oxford University Press. New York-Oxford.
- VAN DONSELAAR, J. 1965. An ecological and phytogeographic study of northern Surinam Savannas. *Wentia* 14: 1-163.
- VARESCHI, V. 1955. Monografías geobotánicas de Venezuela I. Rasgos geobotánicos sobre el Pico de Naiguatá. *Act. Cienct. Ven.* 6: 2-23.