

ANÁLISIS PANBIOGEOGRÁFICO DE LA FLORA DE CHIRIBIQUETE, COLOMBIA

Rocío CORTÉS-B.

Herbario Forestal, Universidad Distrital "Francisco José de Caldas", Apartado 20305, Bogotá, Colombia. CElect: rcortes@udistrital.edu.co

PILAR FRANCO-R.

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia. CElect: pifranco@ciencias.ciencias.unal.edu.co

Resumen

Se analizaron las relaciones históricas de la flora de la Sierra de Chiribiquete utilizando el enfoque panbiogeográfico. El método de compatibilidad de trazos produjo 176 cliques (trazos generalizados). El más largo incluyó los trazos individuales de 15 especies y une Chiribiquete con las regiones Guayana y Amazonia. Cliques de menor longitud (de 14 especies), muestran relaciones adicionales con el Escudo Brasileño, los Andes, el Chocó, los Llanos Orientales colombianos y Centroamérica. Las áreas mejor relacionadas históricamente con la Sierra de Chiribiquete fueron la Mesa de Araracuara, el complejo Circasia-Yambí-Macú en Colombia y la Penillanura del Casiquiare en Venezuela. Los trazos generalizados sugieren que el origen de la flora de la Sierra es muy antiguo y que está íntimamente relacionado con la geología del Escudo Guayanés.

Palabras clave: flora, Guayana colombiana, panbiogeografía, Chiribiquete.

Abstract

The historical relationships of the Sierra de Chiribiquete were studied using the panbiogeographical approach. The compatibility tracks method produced 176 cliques (generalized tracks). The largest included the individual tracks of 15 species and links Chiribiquete to the Guayana region and Amazonia. Cliques of 14 species link additional regions such as Brazilian Shield, Andes, Chocó, Colombian Llanos Orientales and Central America. The Mesa de Araracuara, the Circasia-Yambí-Macú complex in Colombia and the Peneplains of Casiquiare in Venezuela showed a better historical relationship with the Sierra de Chiribiquete. The generalized tracks suggest that the origin of the Chiribiquete flora is very old and is related to the geology of the Guayanese shield.

Key words: Colombian Guayana, flora, panbiogeography, Sierra de Chiribiquete.

Introducción

La biogeografía histórica ha desarrollado los conceptos y métodos para estudiar la historia y la evolución de la biota a partir de la distribución actual de los organismos. En ausencia de barreras geográficas,

los organismos amplían su distribución y al presentarse eventos geológicos que fraccionen el área de distribución se produce divergencia evolutiva, que frecuentemente conduce a especiación (Croizat 1958). Según Croizat (op. cit.) espacio, tiempo y forma están relacionados y evolucionan

juntos. Esta propuesta restó importancia al papel de la dispersión a través de barreras y dio peso a la división de las áreas ancestrales (Espinosa & Llorente 1991, Morrone & Crisci 1990). Para darle un soporte matemático al análisis panbiogeográfico Page (1987) y Craw (1989) propusieron el método de compatibilidad de trazos.

La región fitogeográfica de la Guayana hace parte del Escudo Guayanés y muestra particularidades únicas en cuanto a su geología, flora y fauna. Fue subdividida en cuatro provincias: Oriental, Central, Pantepui y Occidental (Huber 1994, Berry et al. 1995). La Guayana colombiana hace parte de la provincia Occidental y está representada por el conjunto de cerros, sierras, serranías y sabanas que se encuentran entre los ríos Guaviare y Caquetá. Entre los sistemas montañosos sobresalen la Sierra de Chiribiquete, la Serranía de la Macarena, la Mesa de Araracuara, la Serranía de Taraira, el complejo Circasia-Yambí-Macú y la Serranía de Naquén.

La Sierra de Chiribiquete constituye la zona más extensa y de más difícil exploración debido a su localización y geomorfología. De las primeras expediciones a la Sierra (Schultes 1945a) resultaron nuevas especies y nuevos registros que se adicionaron a la flora de la Amazonia colombiana (Schultes 1944 a, b, c, d, 1945b, 1946, 1949 a, b, c, 1950, 1951, 1953, 1955). Recientemente han aparecido otras contribuciones que han incrementado el conocimiento sobre la flora y fauna de la Guayana colombiana (Fuentes 1992, Arbelaez 1993, Cardiel 1993, Estrada & Fuentes 1993, Duivenvoorden & Cleef 1994, Córdoba 1995, Rangel et al. 1995a, 1995b, Sastre 1995, Stiles 1995, 1996, Stiles et al. 1995, Cortés 1996). Con base en la información existente se planteó hacer un análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete para conocer las relaciones históricas de esta región con las demás áreas del Escudo Guayanés y otras regiones de América.

Generalidades del área de estudio

La Sierra de Chiribiquete es un sistema montañoso que hace parte del Parque Nacional Natural Chiribiquete ubicado entre 0° 01' y 1° 35' N y 72° 15' y

73° 21' W; posee un área de 1'280.000 ha (Hernández et al. 1995). La Sierra se divide en tres regiones: el macizo norte, en donde se presentan las mayores elevaciones (820-840 m); el macizo central, con alturas que oscilan entre 350 y 600 m y finalmente las Mesas de Iguaje, cuyas alturas no sobrepasan los 400 m (Estrada & Fuentes 1993). Hace parte de la formación Araracuara (Huguett et al. 1979), que es equivalente a la formación Matauí del grupo Roraima (Galvis 1993). Las unidades litológicas incluyen rocas del Precámbrico tardío, del Paleozoico y del Cenozoico, sobre las cuales se depositaron las areniscas de Chiribiquete que son de cuarzo de grano fino, muy porosas y permeables (Galvis 1993).

El tipo de vegetación dominante corresponde a las sabanas casmófitas de Cuatrecasas (1958). Las comunidades vegetales que se han descrito incluyen los herbazales de *Vellozia phantasmagorica*, los matorrales de *Bonnetia martiana* con *Tepuianthus savannensis* y *Euphonia hirtellioides*, los bosques de *Swartzia* sp. y *Micrandra spruceana* y los bosques pantanosos de *Euterpe catinga* y *Rapatea elongata* (Estrada & Fuentes 1993, Rangel et al. 1995a, b).

Materiales y Métodos

Para el análisis panbiogeográfico se utilizó el método de compatibilidad de trazos (Craw 1989) que relaciona las especies con su distribución geográfica. Se trabajó con la distribución de 104 especies (Tabla 1) pertenecientes a las familias Araliaceae (1), Asteraaceae (4), Bromeliaceae (11), Cyperaceae (12), Cyrtillaceae (1), Ericaceae (1), Euphorbiaceae (17), Ochnaceae (9), Rapateaceae (1), Rubiaceae (25), Rutaceae (1), Sapotaceae (5), Tepuianthaceae (1), Theaceae (2), Velloziaceae (2), Vochysiaceae (2) y Xyridaceae (9). En estas familias se encuentran las especies dominantes de las comunidades vegetales descritas para la región (Rangel et al. 1995a, b).

Las áreas geográficas se definieron con base en los mapas disponibles para un total de 117, repartidas así: 30 en Colombia; según el mapa de regiones geográficas (IGAC 1989), la región amazónica se

subdividió tomando como base la cartografía del proyecto PRORADAM (IGAC 1979); 27 en Venezuela con base en el Mapa de Vegetación de Venezuela (Huber & Alarcón 1988); 13 en las Guayanas; para la Guayana Francesa se tuvo en cuenta el mapa De Granville (1982) y para Guyana y Surinam se usó la delimitación de Prance (1978); 4 en Perú con base en el mapa de Brako & Zarucchi (1993); 18 en Brasil, 3 en Ecuador y 4 en Bolivia con base en la clasificación de Hueck (1978). Por último, 18 áreas adicionales se denominaron con el nombre de los respectivos países (Tabla 2). Cada área se identificó en el mapa por un punto donde confluían la mayor parte de las especies.

Para obtener los datos sobre la distribución de las especies se revisó la colección del Herbario Nacional Colombiano (COL), así como las floras, catálogos y demás publicaciones en las que se registra información sobre distribución geográfica de las especies.

Se preparó una matriz básica de presencia-ausencia de especies contra áreas (ver Anexo 1). La matriz se analizó utilizando el programa Clique del paquete Phylip (Felsenstein 1986). Se determinó el número total de cliques, se estableció la longitud de cada uno de acuerdo con el número de trazos individuales involucrados. Los cliques de mayor longitud, corresponden a los trazos generalizados. Los trazos se dibujaron uniendo los puntos por la mínima distancia en el mapa utilizado para Flora Neotrópica. Unas 63 áreas aparecieron en cada uno de estos trazos (Fig. 1).

Resultados

Se obtuvieron 175 cliques (trazos generalizados) que incluyeron desde 9 hasta 15 especies. El trazo generalizado de mayor longitud (Fig. 2) incluyó los trazos individuales de 15 especies: *Amanoa cupatensis*, *Apodandra corniculata*, *Archytaea triflora*, *Calea yuruparina*, *Cinchona henleana*, *Conceveiba guianensis*, *Croton chiribiquetensis*, *Croton scutatus*, *Gavarretia terminalis*, *Navia garciabarrigae*, *Navia graminifolia*, *Platycarpum orinocense*, *Rhytidanthera splendida*, *Scleria como-*

sa y *Xyris wurdackii*. Conecta la Sierra de Chiribiquete con las provincias occidental, central y oriental de la región Guayana y con la Amazonia ecuatorial, peruana, colombiana y brasileña; en ésta última se extiende hasta la región de Acre.

Los siguientes 22 cliques incluyeron 14 trazos individuales, en los cuales se mantiene un núcleo básico que reúne 4 áreas de la provincia Guayana occidental: Chiribiquete, la Mesa de Aracuara, el complejo Circasia Yambí-Macú y la Penillanura del Casiquiare. Cuatro de éstos tienen un comportamiento similar y son trazos de menor extensión (Fig. 3a); siete trazos tienen un diseño más complejo y recorren una extensión mayor (Fig. 3b), uniendo la Sierra de Chiribiquete con el escudo brasileño (Campos Cerrados) y con Centroamérica, atravesando la Cordillera de los Andes. En Colombia llegan al Chocó y los Llanos Orientales. En estos trazos aparecen otras regiones de la Guayana colombiana tales como La Macarena, la Mesa de la Lindosa, las sabanas del Yará, la Serranía de Naquén etc. Un trazo pasa directamente de las Guayanas hasta la región de los ríos Xingú y Tapajós en Brasil (Fig. 4a), y otro que une la Sierra de Chiribiquete con áreas de la provincia Guayana occidental y recorre la cuenca del Amazonas hasta llegar al delta (Fig. 4b).

Discusión

Todos los trazos generalizados pasan por la Mesa de Aracuara y la mayoría por el complejo Circasia-Yambí-Macú y la Penillanura del Casiquiare, lo cual sugiere una fuerte relación de éstas áreas con Chiribiquete. Aracuara y Chiribiquete pertenecen a la formación Aracuara y constituyen un continuo biogeográfico que se refleja en las afinidades de sus respectivas floras (Cleef & Duivenvoorden 1994). Las relaciones de Chiribiquete con otras regiones de la Guayana aparecen en muchos de los trazos generalizados de menor longitud (Figs. 4 y 5) demostrando las afinidades entre ellas.

El trazo generalizado de mayor longitud atraviesa la región Guayana de oriente a occidente reflejando una fuerte conexión histórica entre las diferentes

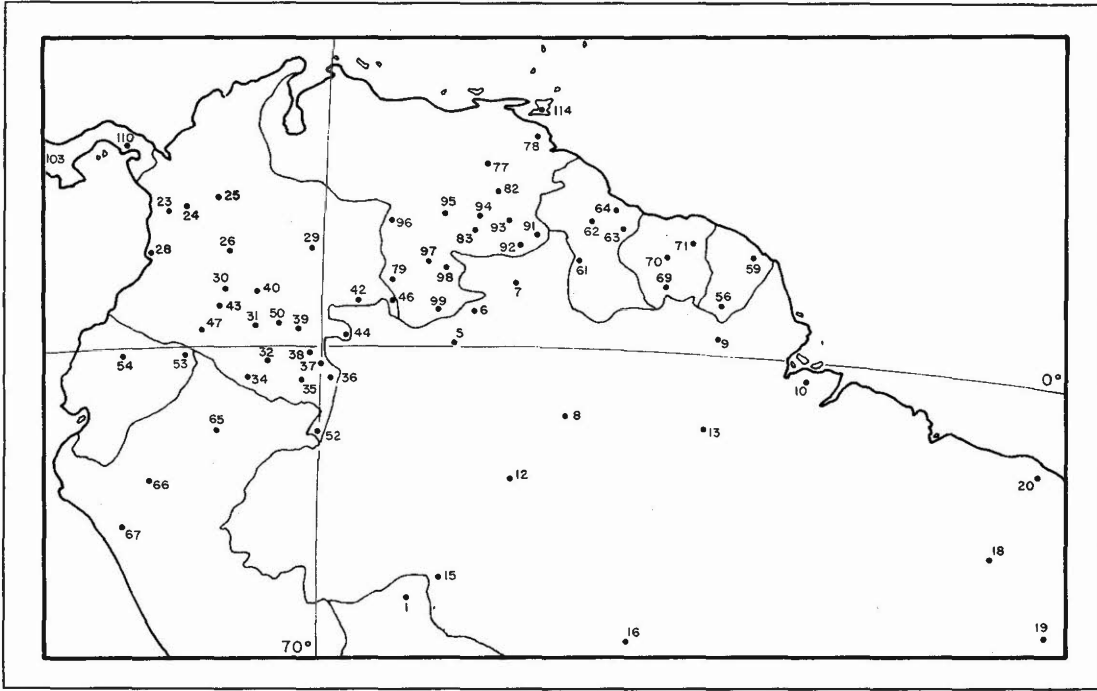


Figura 1. Areas que hacen parte de los trazos generalizados.

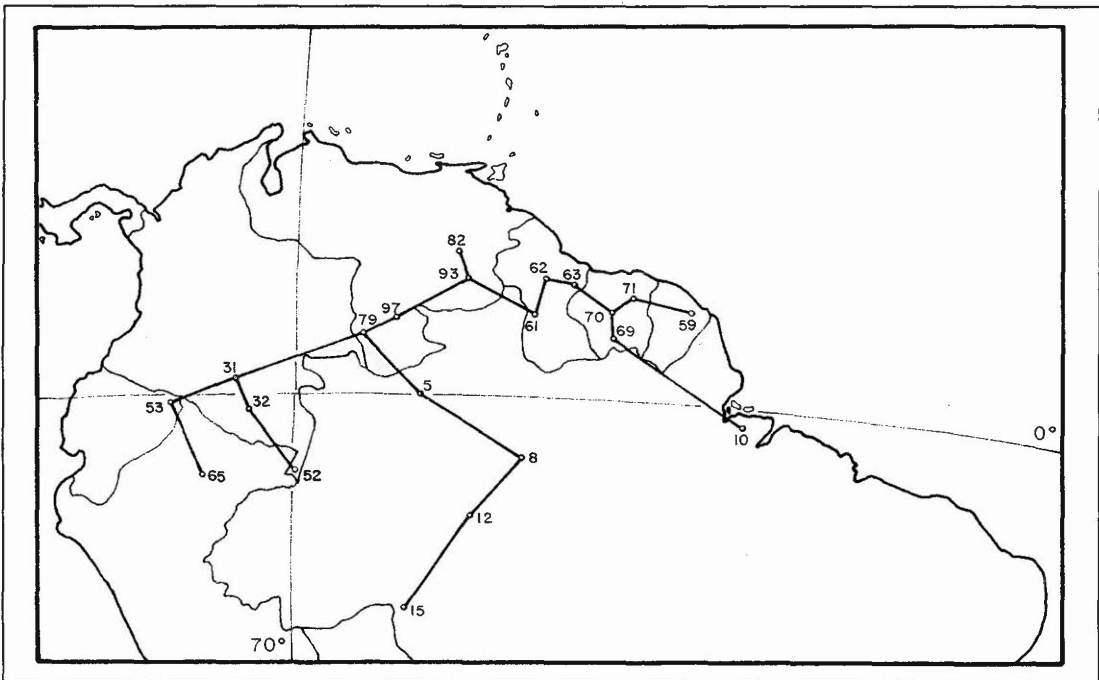


Figura 2. Trazo generalizado de mayor longitud que incluye los trazos individuales de 15 especies.

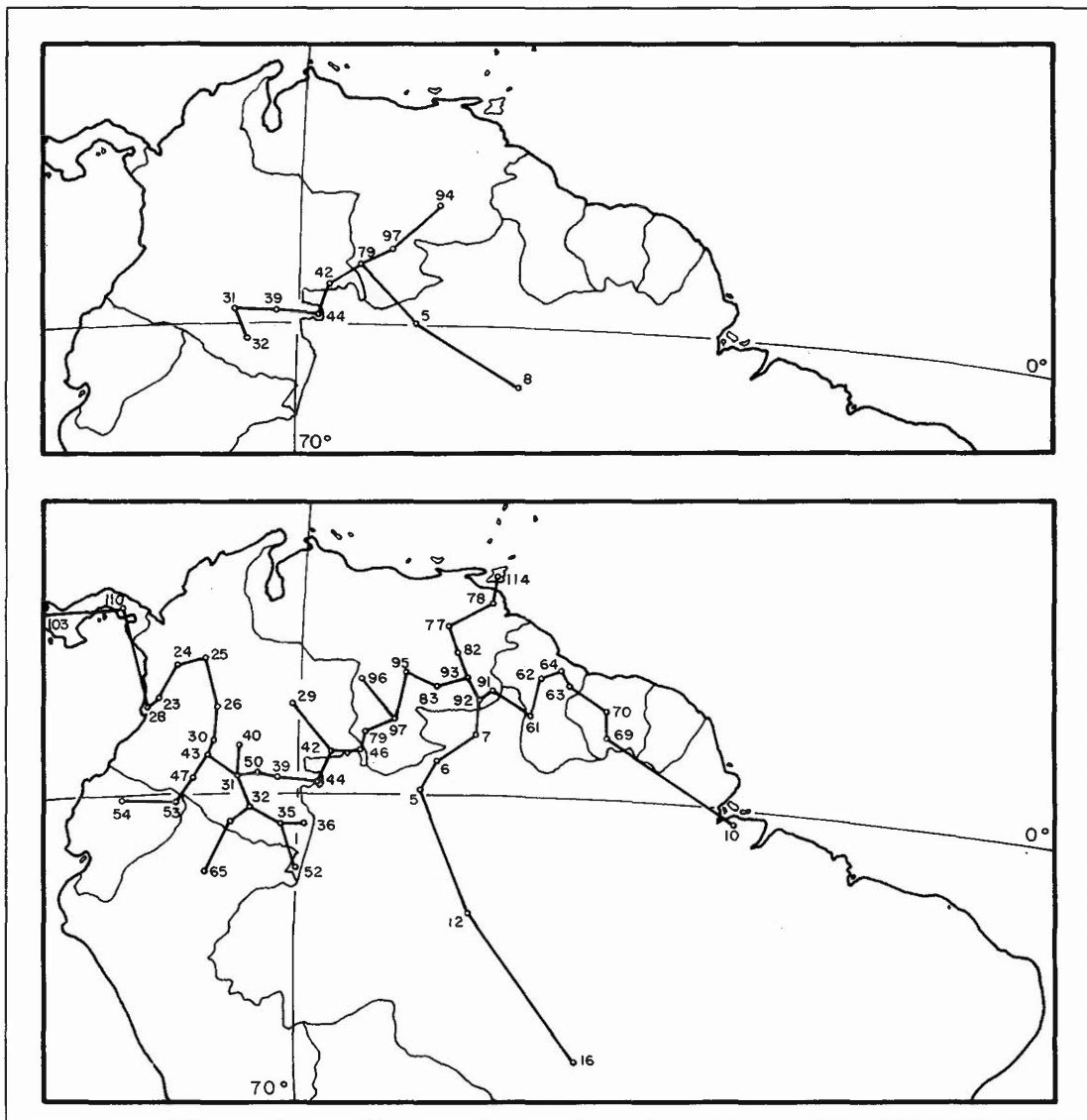


Figura 3. a. Trazo generalizado de menor extensión que incluye los trazos individuales de 14 especies. **b.** Trazo generalizado que incluye los trazos individuales de 14 especies, que muestra las conexiones de Chiribiquete con los Andes, el Chocó, Centroamérica y el Escudo Brasileño.

provincias en que se ha subdividido ésta (Huber 1994, Berry et al. 1995). La historia geológica del Escudo Guayanés parece ser la principal causa de las relaciones que se presentan al interior del mismo. Entre los eventos que condujeron la región a su conformación actual y que fragmentaron las áreas de distribución de las poblaciones ancestra-

les, podemos mencionar los dos levantamientos que se presentaron al principio y al final del Terciario y la erosión que se produjo posteriormente (Simpson 1979).

La relación que existió entre la región Guayana y la Amazonía ayudaría a explicar los trazos genera-

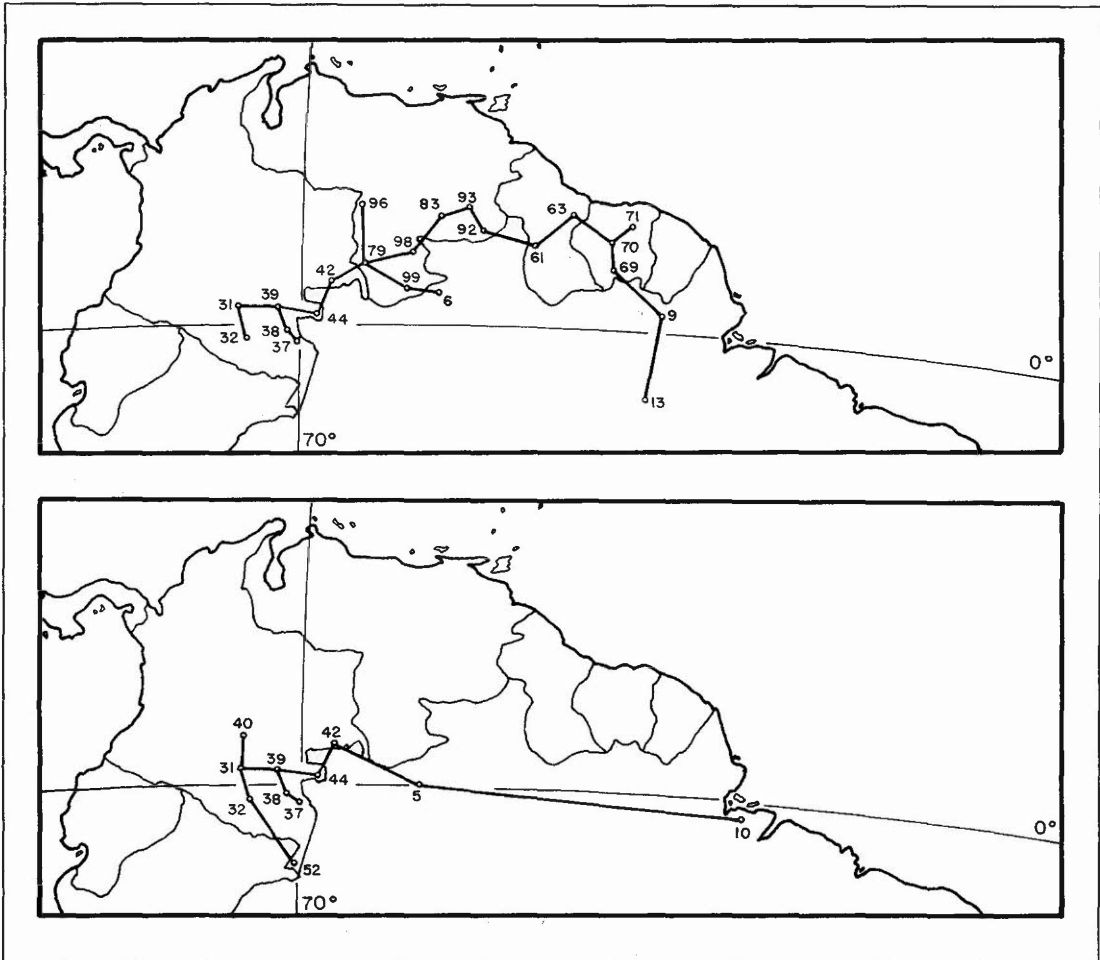


Figura 4. a. Trazo generalizado que incluye los trazos individuales de 14 especies que alcanza las regiones de los ríos Xingú y Tapajos en Brasil. b. Trazo generalizado que incluye los trazos individuales de 14 especies que recorre la cuenca del Amazonas.

lizados que de manera recurrente unen estas dos grandes regiones. Hasta el Mioceno temprano el río Amazonas corría en dirección este-oeste y su principal fuente de sedimentos era el Escudo Guayanés (Hoorn 1994). Se ha postulado además que la flora amazónica se origina a partir de los Escudos Guayanés y Brasileño (Prance 1978).

Los trazos generalizados que unen la Sierra de Chiribiquete y la región de los Campos Cerrados brasileños podría explicarse por la conexión que existió entre los Escudos Guayanés y Brasileño, la

cual fue interrumpida por la fractura que sufrió la corteza oceánica en la cuenca del río Amazonas (Gibbs & Barron 1983, Schubert 1995). Croizat (1976) señaló numerosos ejemplos de plantas y animales que en la actualidad presentan una distribución disyunta entre los Escudos Guayanés y Brasileño, los cuales corroboran esta hipótesis.

La conexión entre la Sierra de Chiribiquete, el Chocó y Centroamérica puede estar relacionada con la existencia de una flora común entre el Escudo Guayanés y las islas que hoy comprenden la

Tabla 1. Lista de las especies utilizadas en el análisis panbiogeográfico.

ARALIACEAE	
1. <i>Schefflera yapurenensis</i> (Mart. Zucc. ex March.) Harms	
ASTERACEAE	
2. <i>Calea abelioides</i> Blake	
3. <i>Calea yuruparina</i> Cuatrec.	
4. <i>Chromolaena tyleri</i> (B.L.Rob.) R.M.King & H. Rob.	
5. <i>Gongylolepis martiana</i> (Baker) Steyerm. & Cuatrec.	
BROMELIACEAE	
6. <i>Aechmea chantinii</i> (Carrière) Baker	
7. <i>Navia acaulis</i> Mart. ex Schult. f.	
8. <i>Navia caulescens</i> Mart. ex Schult. f. var. <i>caulescens</i>	
9. <i>Navia garcia-barrigae</i> L. B. Sm.	
10. <i>Navia graminifolia</i> L.B. Sm.	
11. <i>Navia heliophila</i> L.B. Sm.	
12. <i>Pepinia patentiflora</i> (L.B. Sm.) G.S. Varad. & Gilmartin	
13. <i>Puya floccosa</i> (Linden) E. Morren ex Mez var. <i>floccosa</i>	
14. <i>Tillandsia flexuosa</i> Sw.	
15. <i>Vriesea chontalensis</i> (Baker) L.B.Sm.	
16. <i>Vriesea chrysostachys</i> E. Morren var. <i>stenophylla</i> L.B. Sm.	
CYPERACEAE	
17. <i>Cephalocarpus rigidus</i> Gilly	
18. <i>Diplacrum longifolium</i> (Griseb.) C.B. Clarke	
19. <i>Diplasia karataefolia</i> L.C. Rich	
20. <i>Eleocharis minima</i> Kunth	
21. <i>Everardia montana</i> Ridl. ssp. <i>glaucifolia</i> (Gilly) T. Koyama & Maguire	
22. <i>Lagenocarpus pendulus</i> T. Koyama	
23. <i>Lagenocarpus rigidus</i> Nees	
24. <i>Lagenocarpus verticillatus</i> (Sprengel) T. Koyama & Maguire	
25. <i>Rhynchospora barbata</i> (Vahl) Kunth	
26. <i>Scleria comosa</i> (Nees) Standl.	
27. <i>Scleria grandis</i> Core	
28. <i>Scleria stipularis</i> Nees	
CYRILLACEAE	
29. <i>Cyrilla racemiflora</i> L.	
ERICACEAE	
30. <i>Vaccinium euryanthum</i> A.C.Sm.	
EUPHORBIACEAE	
31. <i>Adenophaedra grandifolia</i> (Klotzsch) Müll.Arg.	
32. <i>Alchorneopsis floribunda</i> (Benth.) Müll. Arg.	
33. <i>Amanoa cupatensis</i> Huber	
34. <i>Amanoa oblongifolia</i> Müll.Arg.	
35. <i>Apodandra corniculata</i> Cardiel	
36. <i>Conceveiba guianensis</i> Aubl.	
37. <i>Croton chiribiquetensis</i> Cardiel	
38. <i>Croton scutatus</i> P. E. Berry	
39. <i>Gavarretia terminalis</i> Baill.	
40. <i>Hevea nitida</i> Mart. ex Müll.Arg.	
41. <i>Hyeronima oblonga</i> (Tul.) Müll.Arg.	
42. <i>Mabea speciosa</i> Müll.Arg.	
43. <i>Mabea subsessilis</i> Pax & K. Hoffm.	
44. <i>Micrandra spruceana</i> (Baill.) R.E. Schult.	
45. <i>Phyllanthus adenophyllus</i> Müll.Arg.	
46. <i>Plukenetia penninervia</i> Müll.Arg.	
47. <i>Senefelderopsis chiribiquetensis</i> (R.E. Schult. & Croizat) Steyerm.	
OCHNACEAE	
48. <i>Cespedesia spathulata</i> (Ruiz & Pav.) Planch.	
49. <i>Ouratea chiribiquetensis</i> Sastre	
50. <i>Ouratea gonzalezii</i> Sastre	
51. <i>Ouratea pintoii</i> Sastre	
52. <i>Rhytidanthera splendida</i> (Planch). Van Tacghem	
53. <i>Sauvagesia erioclada</i> Maguire & Phelps	
54. <i>Sauvagesia fruticosus</i> Mart. & Zucc.	
55. <i>Sauvagesia guianensis</i> (Eichler) Sastre subsp. <i>araracuarensis</i> Sastre	
56. <i>Wallacea insignis</i> Spruce ex Benth.	
RAPATEACEAE	
57. <i>Cephalostemon squarrosus</i> Link	
RUBIACEAE	
58. <i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	
59. <i>Cinchona amazonica</i> Standl.	
60. <i>Cinchona henleana</i> Karst.	
61. <i>Duroia hirsuta</i> (Poepp.) Schum.	
62. <i>Faramea capillipes</i> Müll. Arg.	
63. <i>Ferdinandusa sprucei</i> K. Schum.	
64. <i>Ixora intensa</i> Krause	
65. <i>Ladenbergia lambertiana</i> (Mart.) Klotzsch	
66. <i>Malanea sarmentosa</i> Aubl.	
67. <i>Pagamea coriacea</i> Spruce ex Benth.	
68. <i>Pagamea montana</i> Gleason & Standl.	
69. <i>Palicourea guianensis</i> Aubl.	
70. <i>Palicourea triphylla</i> DC.	
71. <i>Palicourea virens</i> (Poepp.) Standl.	
72. <i>Perama galioides</i> (H.B.K.) Poir.	
73. <i>Platycarpum orinocense</i> Humb. & Bonpl.	
74. <i>Psychotria astrellantha</i> Wernham	
75. <i>Psychotria cordifolia</i> H.B.K.	
76. <i>Psychotria deflexa</i> DC.	

Continuación Tabla 1.

77. <i>Psychotria egensis</i> Müll.Arg.	VELLOZIACEAE
78. <i>Psychotria poeppigiana</i> Müll.Arg.	92. <i>Vellozia litophila</i> R.E. Schult.
79. <i>Psychotria variegata</i> Steyererm.	93. <i>Vellozia phantasmagorica</i> R.F. Schult.
80. <i>Remijia macronembia</i> (Mart.) Wedd.	VOCHYSIACEAE
81. <i>Rudgea krukovii</i> Standl.	94. <i>Euphronia hirtelloides</i> Mart. ex Mart.
82. <i>Schizocalyx bracteosa</i> Wedd.	95. <i>Vochysia obscura</i> Warm.
RUTACEAE	XYRIDACEAE
83. <i>Decagonocarpus cornutus</i> Cowan	96. <i>Abolboda grandis</i> Griseb. var. <i>grandis</i> .
SAPOTACEAE	97. <i>Abolboda macrostachya</i> Spruce ex Malme var. <i>macrostachya</i> .
84. <i>Chrysophyllum pomiferum</i> (Eyma) W. Penn.	98. <i>Abolboda pulchella</i> H. & B.
85. <i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre subsp. <i>guyanensis</i>	99. <i>Xyris esmeraldae</i> Steyererm.
86. <i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre subsp. <i>duckeana</i> (Baehni) W. Penn.	100. <i>Xyris lacerata</i> Pohl ex Seub.
87. <i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	101. <i>Xyris lomatophylla</i> Mart.
88. <i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	102. <i>Xyris paraensis</i> Poepp. ex Kunth var. <i>longiceps</i> (Malme) L.B.Sm. & Downs
TEPUIANTHACEAE	103. <i>Xyris savannensis</i> Miq.
89. <i>Tepuianthus savannensis</i> Maguire & Steyererm.	104. <i>Xyris wurdackii</i> Maguire & L.B.Sm. subsp. <i>caquetensis</i> Maguire & L.B.Sm.
THEACEAE	
90. <i>Archytaea triflora</i> Mart.	
91. <i>Bonnetia martiana</i> Maguire	

región ístmica, durante el Mioceno y el Plioceno temprano, que se fragmentó por el levantamiento de la Cordillera de los Andes. Esta hipótesis fue sugerida por varios autores (Balslev & Mori 1981, Gentry 1982) quienes encontraron afinidades florísticas entre el oriente panameño, el Chocó colombiano y las tierras altas de la Guayana.

Los trazos que unen la Sierra con la región del río Magdalena, sector que es anterior al levantamiento de la Cordillera Oriental muestran la importancia de esa región como uno de los principales nudos biogeográficos de Sur América (Croizat 1976). En el Mioceno medio el valle del río Magdalena actual hizo parte de un sistema fluvial que corría de la Cordillera Central al escudo Guayanés (Hoorn 1994). En la avifauna de Chiribiquete, Stiles (1996) identificó patrones de distribución similares en especies de *Chlorostilbon* (Aves, Trachilidae).

En resumen, el origen de la flora de Chiribiquete es sin duda muy antiguo y está relacionado con la geología del Escudo Guayanés. Los trazos genera-

lizados indican que la Sierra de Chiribiquete estuvo en contacto con los escudos Guayanés y Brasileño, que son las áreas más antiguas de Sur América. También parece que estuvo en contacto con partes muy antiguas de la región preandina del norte de Colombia (Chocó y región del Magdalena). Los cambios climáticos del Pleistoceno tuvieron importancia en la medida en que pusieron en contacto una flora fragmentada, al favorecer la expansión de varios tipos de vegetación como las sabanas, catingas y cerrados dominantes en las áreas remanentes del Escudo Guayanés (Absy & Van der Hammen 1976, Bigarella & De Andrade-Lima 1982, Salgado-Labouriau 1982, Van der Hammen 1982, Schubert 1988, Cleef & Duivenvoorden 1994), pero no se puede pensar que éste sea el único factor ni el más importante en la biogeografía histórica de la Sierra de Chiribiquete.

Agradecimientos

El trabajo de campo se realizó con el apoyo económico de la Agencia Española de Cooperación In-

Tabla 2. Lista de áreas utilizadas en el análisis panbiogeográfico, en negrita las que hacen parte de los trazos generalizados.

<p>BOLIVIA: 1: Zona de Acre y Reg. de Beni y Mamoré 2: Zona de Piedemonte 3: Vertiente Andina 4: Región Andina BRASIL: 5: Alto Río Negro 6: Complejo Imerí-Neblina 7: Complejo Parima-Paracaima 8: Reg. de los Ríos Branco y Trombetas 9: Reg. de los Ríos Parú y Jarí 10: Delta del Amazonas 11: Hilea occidental 12: Reg. de los Ríos Madeira y Purus 13: Reg. de los Ríos Xingú y Tapajos 14: Reg. de los R. Tocantins y Gurupí 15: Acre y Beni, Manoré y Guaporé 16: Reg. de los Campos Cerrados 17: Reg. de los Palmares 18: Catinga Amazónica 19: Reg. Costera 20: Reg. Litoral 21: Bosques Subtropicales 22: Bosques de Araucaria COLOMBIA: 23: Cordillera Occidental 24: Cordillera Central 25: Región del Magdalena 26: Cordillera Oriental 27: Región Caribe 28: Chocó 29: Llanos Orientales 30: Serranía de La Macarena 31: Sierra de Chiribiquete 32: Mesa de Araracuara 33: Bajo Río Mesay 34: La Chorrera 35: Santa Isabel 36: Cerro Yupatí 37: Serranía de Taraira 38: Cerro Las Golondrinas 39: Complejo Circasia-Yambí-Macú 40: Mesa La Lindosa 41: Serranía de Caranacoa 42: Serranía de Naquén 43: Sabanas del Yari</p>	<p>44: Sabanas Boscosas del Vaupés 45: Sabanas Arbustivas del Guainía 46: Sabanas Boscosas del Río Negro 47: Bosque alto W Amazónico 48: Bosque bajo N Amazónico 49: Bosque alto N-E Amazónico 50: Bosque alto S-E Amazónico 51: Bosque alto E del Igará-Paraná 52: Bosque alto S Amazónico ECUADOR: 53: Selva Amazónica 54: Vertiente Andina 55: Bosque pluvial del pacífico GUIANA FRANCESA: 56: Reg. de los Ríos Oyapock y Marouini 57: Reg. del Río Approuague 58: Reg. de los Ríos Sinnamary y Mana 59: Reg. Costera GUYANA: 60: Complejo Kamoá-Amukú 61: Complejo Kanuku-Pakaraima 62: Reg. de los Ríos Cuyuní-Essequibo 63: Norte de los Ríos Demerara y Berbice 64: Región Costera PERU: 65: Selva Amazónica 66: Región Andina I 67: Región Andina II 68: Región Costera SURINAM: 69: Complejo Tafelberg-Wilhelmina G. 70: Región de Brownsberg 71: Savanas de Zanderij 72: Región Costera VENEZUELA: 73: Depresión de Maracaibo 74: Llanos Centrales Altos 75: Llanos de Apure 76: Llanos Occidentales 77: Llanos de Monagas 78: Planicie Deltaica y Cenagosa 79: Penillanura del Casiquiare 80: Sistema de colinas Lara-Falcón 81: Piedemonte Nor-Occidental 82: Piedemonte Nor-Oriental 83: Penillanura del Alto Paragua</p>
--	--

Continuación Tabla 2.

84: Sierra de Perijá	101: Bahamas
85: Cordillera de los Andes	102: Belize
86: Sierra San Luis y Cerro Santa Ana	103: Costa Rica
87: Serranía del Litoral	104: Guatemala
88: Serranía del Interior	105: India
89: Macizo de Turimiquire	106: Jamaica
90: Península de Paria	107: Leeward Island
91: Tepuyes Orientales (Roraima-Ilu)	108: México
92: Gran Sabana	109: Nicaragua
93: Caroní (Ptari-Auyán-Chimantá)	110: Panamá
94: Guaiquinima	111: Paraguay
95: Jaua-Maigualida	112: Puerto Rico
96: Tepuyes Nor-Occidentales (Yaví-Sipapo)	113: República Dominicana
97: Tepuyes Centro-Merid. (Parú-Duida)	114: Trinidad
98: Sierra Parima	115: Tobago
99: Tepuyes Meridionales (Vinilla-Neblina)	116: U.S.A.
100: Argentina	117: Windward Islands

ternacional, el INDERENA y la Universidad Nacional de Colombia. Agradecemos a J. J. Morrone y R. Miranda por su asesoría. O. Rangel, R. Bernal, J. Betancur y P. Berry hicieron valiosos comentarios al manuscrito y J.C. Pinzón dibujó los mapas. También agradecemos a los botánicos que participaron en la colección del material vegetal: C. Barbosa, J. Betancur, S. Castroviejo, J.M. Cardiel, M. Córdoba, J. Estrada, J. Fuertes, G. Galeano, F. González, P. Palacios, J. Pedrol, O. Rangel, J. Rodríguez, M. T. Tellería y M. Velayos, y a los especialistas que identificaron las especies: J. Betancur, S. Díaz, O. Huber, J. Luteyn, L. E. Mora, J. C. Murillo, C. Sastre y Ch. Taylor.

Literatura citada

- ABSY, M. L. & T. VAN DER HAMMEN. 1976. Some paleoecological data from Rondonia, southern part of the Amazon basin. *Acta Amazónica* 6:293-299.
- Arbeláez, M.V. 1993. Flórlula y ecología de una sabana sobre un afloramiento rocoso en la formación de Araracuara-Caquetá. Tesis. Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín.
- BASLEV, H. & S. MORI. 1981. *Qualea amapaensis* (Vochysiaceae), a new and phytogeographically interesting species from Brazil. *Brittonia* 33:5-8.
- BERRY, P., O. HUBER & B. K. HOLST. 1995. Floristic Analysis and Phytogeography. Págs 161-191 en: P. Berry et. al. (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana*, Vol. 1. Missouri Botanical Garden. San Luis.
- BIGARRELLA, J. J. & D. DE ANDRADE-LIMA. 1982. Paleoenvironmental changes in Brazil. Pages 27-40 en: G. T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the tropics*. Columbia University Press, Nueva York.
- BRAKO, L. & J. ZARUCCHI. 1993. *Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú*. Monographs in Systematic Botany. 45:1-1286.
- CARDIEL, J. M. 1993. Estudios botánicos en la Guayana colombiana, III. Dos nuevas Euphorbiaceae de la Sierra de Chiribiquete. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 18: 469-474.
- CLEEF, A. M. & J. F. DUIVENVOORDEN. 1994. Phytogeographic analysis of a vascular species sample from the Araracuara sandstone plateau, Colombian Amazonia. *Mém. Soc. Biogeogr. (3eme serie)* IV:65-81.

- CÓRDOBA, M. Caracterización florístico-estructural y biotipológica de la vegetación en dos tipos de bosque en la parte central de la Serranía de Naquén (Departamento del Guanía). Tesis de grado. Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
- CORTÉS, R. 1996. Estudio florístico y análisis panbiogeográfico de la Sierra de Chiribiquete. Tesis de Magister. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- CRAW, R. C. 1989. Quantitative panbiogeography; introduction to methods. *New Zealand Journal of Zoology* 16: 485-494.
- CROIZAT, L. 1958. *Panbiogeography*. Editada por el autor, Caracas.
- CROIZAT, L. 1976. *Biogeografía analítica y sintética (Panbiogeografía) de las Américas*. Vol I-II. Biblioteca Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, vol. 16. Caracas.
- CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 10:221-268.
- DE GRANVILLE, J. J. 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. Págs. 159-181 en: G. T. Prance (ed.). *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.
- DUIVENVOORDEN, J. F. & A. M. CLEEF. 1994. Amazonian savanna vegetation on the sandstone plateau near Araracuara, Colombia. *Phytocoenologia* 24:197-232
- ESPINOSA, D. & J. LLORENTE. 1991. Biogeografía de la Vicarianza: Historia e introducción a los fundamentos y métodos. Págs. 39-95 en: J. Llorente (ed.). *Historia de la biogeografía: Centros de origen y vicarianza*. Universidad Autónoma de México. México.
- ESTRADA, J. & J. FUERTES. 1993. Estudios Botánicos en la Guayana Colombiana, IV. Notas sobre la Vegetación y la Flora de la Sierra de Chiribiquete. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 18(71): 483-497.
- FELSENSTEIN, J. 1986. Clique Compatibility Program, PHYLIP. University of Washington, Seattle.
- FUERTES, J. 1992. Estudios botánicos en la Guayana colombiana I. Una nueva especie de *Hibiscus* sección *Furcaria* (Malvaceae). *Anales Jardín Botánico de Madrid* 50: 65-72.
- GALVIS, J. 1993. Estudio Geológico de la Sierra de Chiribiquete y zonas aledañas (Parque Nacional Natural Chiribiquete). Agencia Española de Cooperación Internacional. Bogotá, 16 p.
- GENTRY, A. 1982. Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. Págs. 112-136 en: G. T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.
- GIBBS, A. K. & C. N. BARRON. 1983. The Guiana Shield reviewed. *Episodes* 2:7-14.
- HERNÁNDEZ, J., H. SÁNCHEZ, C. CASTAÑO & V. RODRÍGUEZ. 1995. Parque Nacional Natural Chiribiquete. *Revista del Sistema de Parques Nacionales de Colombia* 1: 2-6.
- HOORN, M. C. 1994. Miocene palynostratigraphy and paleoenvironments of northwestern Amazonia: evidence for marine incursions and the influence of Andean tectonics. Ph.D. Thesis. Universidad de Amsterdam, Holanda.
- HUBER, O. 1994. Recent Advances in the Phytogeography of the Guayana Region, South America. *Mém. Soc. Biogéogr. (3ème série) IV*: 53-63.
- HUBER, O. & C. ALARCÓN. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. 1:2000.000. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, The Nature Conservancy, Caracas.
- HUECK, K. 1978. *Los bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica*. GTZ. República Federal de Alemania.
- HUGUETT, A., J. GALVIS & P. RUGE. 1979. Geología. Págs. 29-92 En: *Proyecto Radargramétrico del Amazonas PRORADAM*. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi". Bogotá.
- IGAC. 1979. *Proyecto Radargramétrico del Amazonas PRORADAM*. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi". Bogotá.
- IGAC. 1989. *Atlas básico de Colombia*. Subdirección de Geografía. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi". Bogotá.

- MORRONE, J. J. & J. V. CRISCI. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evolución Biológica (Bogotá)* 4:119-140.
- PAGE, R. D. M. 1987. Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology* 36:1-17.
- PRANCE, G. T. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia* 3(4): 207-221.
- RANGEL, J. O., M. AGUILAR, H. SÁNCHEZ, P. LOWY, A. GARZÓN & L. A. SÁNCHEZ. 1995. Región de la Amazonía. Págs. 83-103 en: J. O. Rangel (ed.). *Colombia Diversidad Biótica I*. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- RANGEL, J. O., P. FRANCO, J. BETANCUR, 1995. La Serranía de Chiribiquete: un mosaico botánico para la ciencia. *Revista del Sistema de Parques Nacionales de Colombia* 1: 7-10.
- SALGADO-LABORIAU, M. L. 1982. Climatic change at the Pleistocene-Holocene boundary. Págs. 74-77 en: G. T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.
- SASTRE, C. 1995. Ocnáceas de las sierras de Chiribiquete y de la Macarena (Colombia). Consideraciones taxonómicas y fitogeográficas. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 19 (74): 499-508.
- SCHUBERT, C. 1988. Climatic changes during the last glacial maximum in northern south America and the Caribbean: a review. *Interciencia* 13:128-137.
- SCHUBERT, C. 1995. Origin of the Gran Sabana in southeastern Venezuela: no longer a "lost world". *Scientia Guianae* 5: 147-174.
- SCHULTES, R. E. 1944 a. *Plantae Austro-Americanae* II. *Caldasia* 2:325-336.
- SCHULTES, R. E. 1944 b. *Plantae Colombianae* VII. *Caldasia* 2:419-423.
- SCHULTES, R. E. 1944 c. *Plantae Colombianae* VIII. *Caldasia* 3:23-32.
- SCHULTES, R. E. 1944 d. *Plantae Colombianae* IX. *Caldasia* 3:121-130.
- SCHULTES, R. E. 1945a. Glimpses of the little known Apaporis River in Colombia. *Chronica Botanica* 9: 123-127.
- SCHULTES, R. E. 1945b. *Plantae Colombianae* X. *Caldasia* 3:247-254.
- SCHULTES, R. E. 1946. *Plantae Austro-Americanae* III. *Botanical Museum Leaflets* 12:117-148.
- SCHULTES, R. E. 1949 a. *Plantae Austro-Americanae* V. *Botanical Museum Leaflets* 13:261-292.
- SCHULTES, R. E. 1949 b. *Plantae Colombianae* XI. *Botanical Museum Leaflets* 13:293-323.
- SCHULTES, R. E. 1949 c. *Plantae Colombianae* XII. *Botanical Museum Leaflets* 14:21-47.
- SCHULTES, R. E. 1950. *Plantae Austro-Americanae* VI. *Botanical Museum Leaflets* 14:109-135.
- SCHULTES, R. E. 1951. *Plantae Austro-Americanae* VII. *Botanical Museum Leaflets* 15:29-78.
- SCHULTES, R. E. 1953. *Plantae Austro-Americanae* VIII. *Botanical Museum Leaflets* 16:57-96.
- SCHULTES, R. E. 1955. *Plantae Colombianae* XIII. *Botanical Museum Leaflets* 17:65-100.
- SIMPSON, B. B. 1979. Quaternary biogeography of the high Montane regions of South America. Págs. 157-188 en: W. E. Duellmann (ed.), *The South American Herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal*. Museum of Natural History, The University of Kansas, Monograph No. 7. Kansas.
- STILES, F.G. 1995. Dos nuevas subespecies de aves de la Serranía del Chiribiquete, departamento del Caquetá, Colombia. *Lozania* 66: 1-16.
- STILES, F.G. 1996. A new species of Emerald Hummingbird (Trochilidae, *Chlorostilbon*) from the Sierra de Chiribiquete, southeastern Colombia, with a review of the *C. mellisugus* complex. *Wilson Bulletin* 108:1-27.
- STILES, F. G. J. L. TELLERIA & M. DIAZ. 1995. Observaciones sobre la composición, ecología y zoogeografía de la avifauna de la Sierra de Chiribiquete, Caquetá, Colombia. *Caldasia* 17:481-500.
- VAN DER HAMMEN, T. 1982. Paleocology of tropical South America. Págs. 60-66 en: G. T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York. Apéndice 1: Lista de las especies utilizadas en el análisis panbiogeográfico.

