

ANÁLISIS FLORÍSTICO Y FITOGEOGRÁFICO DE UN BOSQUE SECUNDARIO PLUVIAL ANDINO, CORDILLERA CENTRAL (ANTIOQUIA, COLOMBIA)¹

DIEGO GIRALDO-CAÑAS

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, A. A. 7495, Santafé de Bogotá, D.C., Colombia. E-mail: giraldoc@ciencias.unal.edu.co

ABSTRACT: Giraldo-Cañas, D. 2001. Floristic and phytogeographical analysis of the Andean secondary wet forest, Central Cordillera (Antioquia, Colombia). *Darwiniana* 39(3-4): 187-199.

A detailed floristic inventory as well as a preliminary phytogeographical analysis was conducted in an Andean secondary wet forest of NW of Colombia, in order to know the vascular species richness and the phytogeographical relationships. The floristic inventory revealed the presence of 712 vascular species distributed among 129 families, of which 17 belong to ferns and allies, with 69 species and 30 genera; 18 monocotyledon families, with 153 species and 87 genera, and 94 dicotyledon families, with 490 species and 290 genera. The best-represented plant families are Melastomataceae (36 species), Rubiaceae (36), Orchidaceae (30), Asteraceae (28), Poaceae (28), Piperaceae (24), Araceae (23), Fabaceae (20), Clusiaceae (18), Moraceae (18), Gesneriaceae (17), Mimosaceae (16), Solanaceae (15), Acanthaceae (14), and Polypodiaceae (13). The richest genera are *Piper* (17 species), *Ficus* (11), *Psychotria* (11), *Inga* (10), *Anthurium* (9), *Miconia* (9), *Peperomia* (7), *Asplenium* (6), *Blechnum* (6), *Clidemia* (6), *Costus* (6), *Mikania* (6), *Selaginella* (6), and *Solanum* (6). Regarding life forms, herbs are the best represented with 344 species (48,2%), followed by shrubs and trees (291 species, 41%), lianas (62 species, 8,7%), palms (12 species, 1,7%) and by arborescent herbs (3 species, 0,4%). There are 101 epiphytic or hemiepiphytic species belonging to 23 families. The richest families in epiphytes are Orchidaceae (23 species), Araceae (10), Bromeliaceae (8), Piperaceae (7) and Gesneriaceae (6), while the most common epiphytic genera are *Peperomia* (7 species), *Anthurium* (6), *Elaphoglossum* (5), *Huperzia* (4) and *Trichomanes* (4). There are 9 endemic species (1,3%). Some of the species collected are new to science or are new records for the flora of NW of South America. Nine species and 3 genera exhibit a disjunct distribution. The analyzed forest is floristically similar to lowland Neotropical forests. The phytogeographic analysis shows that 62,4% of the genera are neotropical, 25,8% are pantropical, 10% are cosmopolitan, 1,8% are holarctic, and that 15 genera have a tropical amphipacific distribution. Nine genera are confined to South America. Although the area studied was strongly modified, only 8 species are introduced or naturalized. The frequency of disturbances, such as fire, grazing, cutting, selective cutting, abandoned cultivat fields, maintains the area at early successional stages.

Key words: Andean forests, Central Cordillera, Colombia, Montane forests.

RESUMEN: Giraldo-Cañas, D. 2001. Análisis florístico y fitogeográfico de un bosque secundario pluvial andino, cordillera Central (Antioquia, Colombia). *Darwiniana* 39(3-4): 187-199.

Se realizó un inventario florístico detallado con el fin de documentar la riqueza de especies vasculares y un análisis fitogeográfico preliminar con el fin de estimar las relaciones fitogeográficas de un bosque secundario pluvial andino del NO de Colombia. El inventario florístico muestra la existencia de 712 especies de plantas vasculares pertenecientes a 129 familias, de las cuales 17 son pteridófitos con 69 especies y 30 géneros; 18 familias de monocotiledóneas con 153 especies y 87 géneros; y 94 familias de dicotiledóneas con 490 especies y 290 géneros. Las familias más diversas son Melastomataceae (36 sp.), Rubiaceae (36), Orchidaceae (30), Asteraceae (28), Poaceae (28), Piperaceae (24), Araceae (23), Fabaceae (20), Clusiaceae (18), Moraceae (18), Gesneriaceae (17), Mimosaceae (16), Solanaceae (15), Acanthaceae (14) y Polypodiaceae (13). Los géneros más ricos son *Piper* (17 sp.), *Ficus* (11), *Psychotria* (11), *Inga*

¹ Esta contribución forma parte, al igual que dos trabajos anteriores (Giraldo-Cañas, 1995; 2000), de la tesis de pregrado en Biología de la Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia).

(10), *Anthurium* (9), *Miconia* (9), *Peperomia* (7), *Asplenium* (6), *Blechnum* (6), *Clidemia* (6), *Costus* (6), *Mikania* (6), *Selaginella* (6) y *Solanum* (6). De las formas de vida, las hierbas son las más numerosas (344 especies, 48,2%), seguidas por los arbustos y árboles (291 especies, 41%), lianas (62 especies, 8,7%), palmeras (12 especies, 1,7%) y por las hierbas arborescentes (3 especies, 0,4%). Un número considerable de especies son epífitas o hemiepífitas (101 especies representantes de 23 familias). Las familias de epífitas más ricas son Orchidaceae (23 especies), Araceae (10), Bromeliaceae (8), Piperaceae (7) y Gesneriaceae (6), mientras que los géneros epífitos más diversos son *Peperomia* (7 especies), *Anthurium* (6), *Elaphoglossum* (5), *Huperzia* (4) y *Trichomanes* (4). Hay 9 especies endémicas (1,3% de endemismo). Algunas de las especies coleccionadas constituyen nuevas especies para la ciencia y/o son nuevos registros para la flora del NO de Sudamérica. Nueve especies y 3 géneros presentan una distribución disyunta. El bosque analizado es florísticamente similar a los bosques neotropicales de tierras bajas, principalmente. El análisis fitogeográfico muestra que el 62,4% de los géneros es neotropical, el 25,8% es pantropical, el 10% es cosmopolita, el 1,8% es de origen holártico y que 15 de los géneros analizados presentan una distribución anfipacífica tropical. Nueve géneros son sudamericanos. A pesar de que este bosque está fuertemente modificado, sólo presenta 8 especies introducidas o naturalizadas. La frecuencia de las alteraciones (fuego, pastoreo, tala, tala selectiva, campos de cultivos abandonados) mantiene el área en estados sucesionales tempranos.

Palabras clave: Bosques andinos, Bosques montanos, Cordillera Central, Colombia.

INTRODUCCIÓN

En los Andes tropicales se ha postulado que las altas tasas de especiación, producidas por las sucesivas contracciones y expansiones de las áreas de las especies andinas a través de los cambios climáticos del Pleistoceno, parecen haber producido altos niveles de riqueza y endemismos (Van der Hammen, 1974, 2000; Simpson, 1975, 1983; Simpson & Todzia, 1990; Taylor, 1991; Wijninga, 1996; Ferreyra et al., 1998). Así, se considera a los Andes septentrionales como una de las regiones más diversas del planeta (véase Gentry, 1982a; Henderson et al., 1991; Churchill et al., 1995; Van der Hammen, 2000). Sin embargo, en la actualidad se cuenta con escasas investigaciones sobre los niveles de riqueza y endemismo florísticos en los Andes septentrionales y además, la fitogeografía de esta importante región ha sido poco abordada (Van der Hammen & Cleef, 1983; Dillon et al., 1995; Jørgensen et al., 1995). Este desconocimiento es preocupante dado el nivel acelerado de destrucción de los bosques andinos (Cortés et al., 1999). Al respecto, Henderson et al. (1991), Forero & Mori (1995) y Linares (1999) estimaron una pérdida del 90-95% de los bosques del norte de los Andes.

Los estudios sobre la riqueza florística y su asociación con las variaciones del medio externo en los gradientes montañosos de Colombia se remontan a las observaciones realizadas por el naturalista Caldas en el siglo XIX (Rangel, 1995), las cuales fueron luego enriquecidas con las clásicas contribuciones de Cuatrecasas (1934, 1958), cuyas listas de espe-

cies y cuadros ecológicos constituyen en cierto modo la piedra angular de la fitogeografía andina de Colombia (Rangel, 1995). En Colombia, la mayoría de los escasos estudios florísticos se han realizado en los bosques basales o en los bosques altoandinos y páramos. Mientras, los bosques localizados en la franja andina colombiana de los 700-2000 m s.m. han sido poco estudiados. Su riqueza florística y sus relaciones fitogeográficas son desconocidas, salvo algunos casos de colecciones esporádicas realizadas por diversos botánicos, las que se encuentran principalmente depositadas en los herbarios COL, HUA, JAUM, MO, NY y US. El presente estudio se hizo con el fin de documentar la riqueza florística de un pequeño sector de bosque secundario ubicado en el cañón del río Santo Domingo y, realizar un análisis fitogeográfico preliminar de su flórmula. La zona de estudio, como se detallará más adelante, presenta varios estados sucesionales (con excepción de bosque primario) y diferentes formas de alteración antrópica.

MATERIALES Y MÉTODOS

El inventario florístico se llevó a cabo entre enero de 1991 y mayo de 1993, tiempo en el cual se realizaron expediciones mensuales de 4-6 días cada una. Los ejemplares botánicos herborizados se hallan depositados en el herbario de la Universidad de Antioquia HUA (Medellín, Colombia), bajo la serie de colección del autor, con colecciones de duplicados en los herbarios AAU, COL, JAUM, MO y NY. La clasificación de familias se basó en Cronquist

(1981) para las Angiospermas y en Moran (citado por Haber, 1990) para las Pteridófitas. La categorización de especies primarias y secundarias está basada en los conceptos de Gómez-Pompa (1971). La determinación de los elementos fitogeográficos a nivel de géneros está basada en Cleef (1979), Van der Hammen & Cleef (1983), Wu (1983), Van der Hammen (1992, 2000), Ulloa & Jørgensen (1993), Graham (1995), Hooghiemstra & Cleef (1995), Silverstone-Sopkin & Ramos-Pérez (1995), Webster (1995), Lozano et al. (1996), Wijninga (1996), Hinojosa & Villagrán (1997), Villagrán & Hinojosa (1997), Cortés et al. (1998) y Reyes-Agüero & Aguirre-Rivera (1999) y a nivel de familias, en Prance (1978). Para la descripción del área de estudio véanse las contribuciones de Giraldo-Cañas (1995, 2000).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Riqueza y composición florísticas

El inventario florístico registra la existencia de 712 especies vasculares representantes de 129 familias y 407 géneros, de las cuales 17 son pteridófitos con 30 géneros y 69 especies; 18 familias de monocotiledóneas con 87 géneros y 153 especies, y 94 familias de dicotiledóneas con 290 géneros y 490 especies. Así, la riqueza de especies de la zona de estudio representa el 6-7% de la flora del departamento de Antioquia (63000 km²), calculada en unas 11000-12000 especies vasculares (R. Callejas, comunicación personal; base de datos del herbario HUA), un porcentaje considerable dada la pequeña área de la zona de estudio (4 ha). Las familias más diversas son las Melastomataceae (36 especies), las Rubiaceae (36), las Orchidaceae (30), las Asteraceae (28), las Poaceae (28), las Piperaceae (24), las Araceae (23), las Fabaceae (20), las Clusiaceae (18), las Moraceae (18), las Gesneriaceae (17), las Mimosaceae (16), las Solanaceae (15), las Acanthaceae (14) y las Polypodiaceae (13) (Tabla 1). Los géneros más ricos son *Piper* (17 especies), *Ficus* (11), *Psychotria* (11), *Inga* (10), *Anthurium* (9), *Miconia* (9), *Peperomia* (7), *Asplenium* (6), *Blechnum* (6), *Clidemia* (6), *Costus* (6), *Mikania* (6), *Selaginella* (6), *Solanum* (6), *Calathea* (5), *Clusia* (5), *Cordia* (5), *Heliconia* (5), *Justicia* (5), *Polypodium* (5) y *Thelypteris* (5) (Tabla 2). Estos géneros presentan una plasticidad ecológica muy amplia tal como lo documentan Gómez-Pompa

Tabla 1.- Riqueza genérica y específica de las 30 familias vasculares más diversas en el cañón del río Santo Domingo, cordillera Central andina (Antioquia, Colombia).

Familia	Número de géneros	Número de especies
Melastomataceae	15	36
Rubiaceae	18	36
Orchidaceae	22	30
Asteraceae	17	28
Poaceae	19	28
Piperaceae	2	24
Araceae	7	23
Fabaceae	11	20
Moraceae	6	18
Clusiaceae	8	18
Gesneriaceae	10	17
Mimosaceae	5	16
Solanaceae	7	15
Acanthaceae	9	14
Polypodiaceae	7	13
Arecaceae	7	12
Bromeliaceae	8	12
Euphorbiaceae	9	11
Lauraceae	7	10
Malvaceae	7	10
Caesalpiniaceae	6	9
Menispermaceae	3	9
Tiliaceae	7	8
Apocynaceae	5	8
Flacourtiaceae	5	8
Blechnaceae	2	7
Costaceae	2	7
Marantaceae	3	7
Aspleniaceae	1	6
Selaginellaceae	1	6
Total familias:	Total géneros:	Total especies:
129	407	712

(1971) y Rangel (1995), lo que les favorece en la colonización de un espectro ambiental más grande. Algunos de estos géneros han sido registrados como los de mayor riqueza específica en la región biogeográfica del Chocó (Gentry, 1986; Gentry & Dodson, 1987; Silverstone-Sopkin & Ramos-Pérez, 1995; Franco-Rosselli et al., 1997; Galeano et al., 1998).

Tabla 2.- Riqueza específica de los 30 géneros vasculares más diversos en el cañón del río Santo Domingo, cordillera Central andina (Antioquia, Colombia).

Género (Familia)	Número de especies
Piper (Piperaceae)	17
Ficus (Moraceae)	11
Psychotria (Rubiaceae)	11
Inga (Mimosaceae)	10
Miconia (Melastomataceae)	9
Anthurium (Araceae)	9
Peperomia (Piperaceae)	7
Asplenium (Aspleniaceae)	6
Blechnum (Blechnaceae)	6
Selaginella (Selaginellaceae)	6
Costus (Costaceae)	6
Mikania (Asteraceae)	6
Clidemia (Melastomataceae)	6
Solanum (Solanaceae)	6
Polypodium (Polypodiaceae)	5
Thelypteris (Thelypteridaceae)	5
Heliconia (Heliconiaceae)	5
Calathea (Marantaceae)	5
Justicia (Acanthaceae)	5
Cordia (Boraginaceae)	5
Clusia (Clusiaceae)	5
Renealmia (Zingiberaceae)	5
Huperzia (Lycopodiaceae)	4
Trichomanes (Hymenophyllaceae)	4
Panicum (Poaceae)	4
Paspalum (Poaceae)	4
Senna (Caesalpiniaceae)	4
Casearia (Flacourtiaceae)	4
Conostegia (Melastomataceae)	4
Sabicea (Rubiaceae)	4

En todos los grupos principales, es notoria la dominancia de unas pocas familias en términos de especies. Entre los pteridófitos, el 55% de las especies se agrupa en 5 familias (Polypodiaceae, Blechnaceae, Aspleniaceae, Lomariopsidaceae y Selaginellaceae). Entre las dicotiledóneas, sólo 12 familias constituyen el 52%, mientras que el 69% de las monocotiledóneas está representado por apenas 5 familias (Orchidaceae, Poaceae, Araceae, Arecaceae y Bromeliaceae). En conjunto, 17 del to-

tal de familias vasculares constituyen el 50% de la flórmula del cañón del río Santo Domingo. Situaciones similares se presentan en los bosques neotropicales de tierras bajas (Takeuchi, 1960, 1973; Rubiano et al., 1994; Cárdenas & Giraldo-Cañas, 1997; Londoño-Vega & Álvarez-Dávila, 1997; Galeano et al., 1998; Rudas & Prieto, 1998; Giraldo-Cañas, 1999; Stevenson et al., 1999), como se comentará más adelante.

Muchas de las especies del cañón del río Santo Domingo poseen una amplia distribución en el neotrópico, tales como varias especies de *Asplenium* (Aspleniaceae), *Mikania*, *Vernonia* (Asteraceae), *Senna* (Caesalpiniaceae), *Vismia* (Clusiaceae), *Cyperus* (Cyperaceae), *Acalypha* (Euphorbiaceae), *Crotalaria*, *Desmodium*, *Erythrina* (Fabaceae), *Casearia* (Flacourtiaceae), *Hyptis* (Lamiaceae), *Pavonia* (Malvaceae), *Clidemia*, *Miconia* (Melastomataceae), *Inga* (Mimosaceae), *Ficus* (Moraceae), *Piper* (Piperaceae), *Axonopus*, *Digitaria*, *Panicum*, *Paspalum* (Poaceae), *Psychotria*, *Sabicea* (Rubiaceae), *Thelypteris* (Thelypteridaceae), *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link (Adiantaceae), *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae), *Ochroma pyramidale* (Cav.) Urban (Bombacaceae), *Bauhinia guianensis* Aubl. (Caesalpiniaceae), *Pourouma bicolor* Mart. (Cecropiaceae), *Tetrathylacium macrophyllum* Poepp. & Endl. (Flacourtiaceae), *Gustavia speciosa* (Kunth) A. DC. (Lecythidaceae), *Albizia carbonaria* Britton (Mimosaceae), *Passiflora vitifolia* Kunth (Passifloraceae), *Palicourea guianensis* Aubl., *Warszewiczia coccinea* (Vahl) Klotzsch (Rubiaceae), *Pouteria torta* (Mart.) Radlk. (Sapotaceae), *Apeiba membranacea* Spruce ex Benth., *Heliocarpus americanus* L., *Luehea seemannii* Triana & Planch. (Tiliaceae), *Lantana camara* L., *Aegiphila integrifolia* (Jacq.) B. D. Jacks. (Verbenaceae), entre otras.

Por otra parte, por tratarse de un bosque secundario, un gran número de sus especies son características de estados sucesionales tempranos, las cuales presentan un rango geográfico amplio, tanto a nivel latitudinal como altitudinal. De las primeras ya se dieron numerosos ejemplos en el párrafo anterior. Entre las segundas podemos destacar a varias especies de *Saurauia* (Actinidiaceae), *Centropogon* (Campanulaceae), *Hedyosmum* (Chlo-

ranthaceae), *Nectandra* (Lauraceae), *Blakea* (Melastomataceae), *Rubus* (Rosaceae), *Selaginella* (Selaginellaceae), *Clethra fagifolia* Kunth (Clethraceae), *Tovomita weddelliana* Triana & Planch. (Clusiaceae), *Tonina fluviatilis* Aubl. (Eriocaulaceae), *Huperzia reflexa* (Lam.) Trevis., *Lycopodiella cernua* (L.) Pichi-Serm. (Lycopodiaceae), *Stigmaphyllon columbicum* Nied. (Malpighiaceae), *Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell, *Souroubea bicolor* (Benth.) de Roon (Marcgraviaceae), *Bellucia grossularioides* (L.) Triana, *Miconia theaezans* (Bonpl.) Cogn. (Melastomataceae), *Marathrum oxycarpum* Tul. (Podostemaceae), *Relbunium hypocarpium* (L.) Hensl. (Rubiaceae), *Meliosma occidentalis* Cuatrec. (Sabiaceae), *Witheringia solanacea* L'Her. (Solanaceae), principalmente.

Formas de vida

Las hierbas son las más numerosas, con 344 especies, constituyendo el 48,2% del total de la flórula, seguidas por los arbustos y árboles con 291 especies (41%), las lianas con un total de 62 especies, lo que equivale al 8,7% de la flórula de la zona estudiada, las palmeras con 12 especies (1,7%) y por último por las hierbas arborescentes con 3 especies, representando sólo el 0,4% de las especies inventariadas (*Trichipteris* sp., *Heliconia longa* Abalo & G. Morales y *Guadua angustifolia* Kunth). En tanto que en los bosques amazónicos, el mayor porcentaje de especies está representado por el componente arbóreo y arbustivo, el cual se sitúa entre el 60 y el 66% del total de especies, mientras que las hierbas representan menos del 30% del número total de especies (véase Londoño-Vega & Álvarez-Dávila, 1997; Rudas & Prieto, 1998).

El componente arbóreo está caracterizado por especies típicamente secundarias y unas pocas especies primarias, las que quizás no fueron taladas del bosque original. Así, las especies del dosel más características son *Tapirira guianensis*, *Ochoterena samo* (Tul.) J. D. Mitch. (Anacardiaceae), *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planch. (Araliaceae), *Aiphanes caryotifolia* (Kunth) H. Wendl., *Bactris gasipaes* Kunth, *Euterpe kalbreyeri* Burret, *Oenocarpus bataua* Mart., *Wettinia* sp. (Arecaceae), *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae), *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae), *Protium aracouchini* (Aubl.) Marchand

(Burseraceae), *Hymenaea courbaril* L., *Peltogyne* sp. (Caesalpiniaceae), *Caryocar glabrum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae), *Pourouma bicolor* Mart. (Cecropiaceae), *Sloanea* cf. *tuerckheimii* Donn. Sm. (Elaeocarpaceae), *Hieronyma oblonga* Müll. Arg. (Euphorbiaceae), *Gustavia speciosa* (Lecythidaceae), *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae), *Calliandra pittierii* Standl., *Albizia carbonaria* (Mimosaceae), *Pseudolmedia laevigata* Trée (Moraceae), *Compsonura mutisii* A. C. Sm., *Otoba novogranatensis* Moldenke, *Virola* cf. *peruviana* (A. DC.) Warb., *Virola sebifera* Aubl. (Myristicaceae), *Cespedesia macrophylla* Seem. (Ochnaceae), *Genipa americana* L., *Isertia laevis* (Triana) Boom, *Posoqueria latifolia* (Rudge) Roem. & Schult. (Rubiaceae), *Meliosma occidentalis* (Sabiaceae), *Cupania* sp. (Sapindaceae), *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae), *Apeiba membranacea*, *Luehea seemannii*, *Vasivaea* sp. (Tiliaceae) y *Vochysia ferruginea* Mart. (Vochysiaceae), varias especies de Annonaceae, *Clusia* y *Vismia* (Clusiaceae), *Aiouea*, *Aniba*, *Beilschmedia*, *Nectandra* (Lauraceae), *Miconia* (Melastomataceae), *Inga* (Mimosaceae) y *Ficus* (Moraceae).

Por su parte, los estratos inferiores del bosque y el sotobosque están caracterizados por el helecho arborescente *Trichipteris* sp. (Cyatheaceae), por varias especies herbáceas robustas [*Anthurium* (Araceae), *Heliconia* (Heliconiaceae), *Calathea* (Marantaceae) y *Renealmia* (Zingiberaceae)], por diversas especies de arbolitos y arbustos de los géneros *Hedyosmum* (Chloranthaceae), *Myrcia* (Myrtaceae), *Piper* (Piperaceae), *Palicourea*, *Psychotria* (Rubiaceae), *Ayenia stipularis* Triana & Planch. (Sterculiaceae), *Schoenobiblus peruvianus* Standl. (Thymelaeaceae), *Gloeospermum sphaerocarpum* Triana & Planch. y *Leonia triandra* Cuatrec. (Violaceae).

Epifitismo

Un número considerable de las especies son epífitas o hemiepífitas, incluyendo 101 especies y 23 familias (Tabla 3). Las familias de epífitas más ricas son las Orchidaceae (23 especies), Araceae (10), Bromeliaceae (8), Piperaceae (7), Gesneriaceae (6) y Loranthaceae con 4 especies (Tabla 4); mientras que los géneros más diversos son *Peperomia* (7 especies), *Anthurium* (6), *Elaphoglossum* (5), *Huperzia* (4) y *Trichomanes* (4). Cabe destacar que

Tabla 3.- Diversidad de epífitas en 6 bosques neotropicales. 1: el presente estudio, 2 y 3: Sugden & Robins (1979), 4: Steege & Cornelissen (1989), 5: Catling & Lefkovitch (1989), 6: Freiberg (1996).

Bosque	Río Santo Domingo (1)	Sierra Nev. de Santa Marta (2)	Serranía Macuira (3)	Guyana (4)	Sierra de las Minas (5)	Guayana Francesa (6)
Altitud (m s.m.)	700-1100	1400	650	< 100	2225	200
Localización	6°02'N-75°08'O	10°53'N-73°52'O	12°10'N-71°30'O	5°20'N-58°10'O	15°07'N-89°40'O	3°38'N-52°12'O
Precipitación (mm/año)	4912	-	-	3860	-	2500
Temperatura media anual, °C	21,5	23	23	28	17	27
Humedad relativa (%)	87	74	94	60	-	-
Nro. Pteridófitos	30	22	10	13	20	9
Nro. Monocotiledóneas	41	29	17	59	38	55
Nro. Dicotiledóneas	30	19	1	14	10	13
Nro. total familias	23	18	8	14	12	17
Nro. total especies	101	70	28	86	68	77

los Pteridófitos constituyen uno de los grupos más diversos en cuanto a epífitas se refiere en la flórula del cañón del río Santo Domingo, con 30 especies registradas. Así pues, las epífitas representan el 14,2% del total de especies vasculares de la zona estudiada, mientras que en los bosques del sur de la Amazonia colombiana, el porcentaje de epífitas es del 7-9% (véase Rudas & Prieto, 1998).

Algunas especies presentaron preferencias hacia determinados sitios y/o estratos. Por ejemplo, *Antrophyum cajenense* Spreng. (Vittariaceae), *Disocactus amazonicus* (K. Schum.) D. R. Hunt (Cactaceae), *Guzmania lingulata* (L.) Mez, *Vriesea rubra* (Ruiz & Pav.) Beer (Bromeliaceae), *Peperomia jamesoniana* C. DC. (Piperaceae), *Ornithocephalus bicornis* Lindl., *Vanilla* sp. (Orchidaceae) y varias especies de *Columnea* (Gesneriaceae) sólo fueron observadas creciendo en sitios muy protegidos de la luz solar y en estratos medios; mientras que *Aechmea tillandsioides* (Mart. ex Schult. & Schult. f.) Baker, *Catopsis sessiliflora* (Ruiz & Pav.) Mez (Bromeliaceae), *Anthurium lancifolium* Schott (Araceae), *Catasetum* sp., varias especies de *Epidendrum* y de *Pleurothallis*, *Psychomorphis glossomystax* (Rchb. f.) Dodson & Dressler, *Rodriguezia lanceolata* Ruiz & Pav. (Orchidaceae), *Oryctanthus occidentalis* (L.) Eichler, *Phthirusa pyrifolia* (Kunth) Eichler (Loranthaceae) y *Huperzia dichotoma* (Jacq.) Trevis. (Lycopodiaceae) presentaron el mayor número de individuos en la copa de los árboles. Por su parte, otras especies eran más frecuentes en los estratos inferiores, tales como varias especies de

Anthurium (Araceae), *Peperomia emarginella* (Sw.) C. DC. (Piperaceae), *Phragmipedium longifolium* (Rchb. f. & War) Rolfe (Orchidaceae), *Streptocalyx poeppigii* Beer (Bromeliaceae), varias especies de *Elaphoglossum* (Lomariopsidaceae) y de *Trichomanes* (Hymenophyllaceae), entre otras. Sobre la base de las observaciones, se puede concluir que la diversidad y abundancia de epífitas son mínimas en el estrato inferior de los forófitos, mientras que en los estratos medios de éstos son máximas y, en el dosel la diversidad y abundancia son medias.

Nivel de endemismo y especies disjuntas

Hay 9 especies endémicas (1,3% de endemismo), correspondientes a nuevas especies para la Ciencia. Las especies aún no descritas pertenecen a los géneros *Selysia* (Cucurbitaceae), *Psammisia* (Ericaceae), *Nissolia* (Fabaceae), *Hiraea* (Malpighiaceae), *Mollinedia* (Monimiaceae), *Piper* (Piperaceae), *Cestrum* (Solanaceae), *Vasivaea* (Tiliaceae) y *Renealmia* (Zingiberaceae). Este bajo porcentaje de endemismo puede ser debido a que en la zona ya no queda bosque primario y que los diferentes niveles de alteración antrópica influyeron en la desaparición de muchas especies que ni siquiera fueron descritas y/o coleccionadas. A su vez, dos de los 58 géneros endémicos de Colombia citados por Lozano (1996), se encuentran en la zona de estudio, a saber *Ochoterena* (Anacardiaceae) y *Schizocalyx* (Rubiaceae).

Por otra parte, 9 especies presentan una distribución disjunta: *Streptocalyx poeppigii* (Brome-

Tabla 4.- Familias de epífitas vasculares más diversas en 6 bosques neotropicales. 1: el presente estudio, 2 y 3: Sugden & Robins (1979), 4: Steege & Cornelissen (1989), 5: Catling & Lefkovitch (1989), 6: Freiberg (1996). * Para fines comparativos, los pteridófitos son tomados como una familia.

	Río Santo Domingo (1)	Sierra Nevada Santa Marta (2)	Serranía Macuira (3)	Guyana (4)	Sierra de las Minas (5)	Guayana Francesa (6)
Orchidaceae	23	16	6	46	29	46
Pteridófitos*	30	22	10	13	20	9
Araceae	10	1	2	5	2	4
Bromeliaceae	8	8	9	7	4	5
Piperaceae	7	5	-	4	4	4

liaceae), *Heliconia psittacorum* L. f., (Heliconiaceae), *Barbiera pinnata* (Pers.) Baillon (Fabaceae), *Ayenia stipularis* (Sterculiaceae), las cuales sólo eran conocidas de la Amazonia y/o Orinoquia. Así, estas 4 especies coleccionadas se constituyen en nuevos registros para la flora del NO de Sudamérica. Las 5 especies restantes sólo eran conocidas en el Chocó Biogeográfico y Centroamérica: *Anthurium lancifolium* (Araceae), *Conostegia attenuata* Triana (Melastomataceae), *Piper dolichotrichum* Yunck., *P. lineativillosum* Trel. & Yunck. y *P. trigonum* C. DC. (Piperaceae). En consecuencia, estas especies exhiben una distribución discontinua con poblaciones aisladas por las cordilleras colombianas (disyunción trans-andina) y por los bosques relictuales (fragmentación de la selva húmeda) que se originaron en las épocas secas del Pleistoceno, los cuales quedaron separados por vegetación de sabana y/o bosques secos deciduos (Van der Hammen, 1989, 1992, 2000). Así pues, estos fenómenos climáticos y orogénicos aislaron el noroeste de Sudamérica (Van der Hammen, 1989, 1992, 2000), presentándose una disminución progresiva en la representación de muchas especies y géneros amazónicos desde la Amazonia al valle del río Magdalena, El Chocó Biogeográfico y Centroamérica y viceversa. Estos hechos están ampliados en Gentry (1982a, 1982b), Taylor (1991) y Van der Hammen (1989, 1992, 2000). Las disyunciones presentadas en la zona de estudio no sólo son a nivel de especies, también se dan a nivel genérico. Entre los géneros disyuntos tenemos a *Streptocalyx* (Bromeliaceae), *Barbiera* (Fabaceae) y *Vasivaea* (Tiliaceae), los que sólo eran conocidos para la Amazonia, representando las citas más septentrionales para estos géneros.

Comparación con otros bosques neotropicales

Al comparar la diversidad florística de la zona de estudio con otros bosques del NO de Sudamérica y Costa Rica (Tabla 5), vemos que a pesar de ser un bosque secundario constantemente modificado por el hombre y con un área de estudio mucho menor, presenta una gran diversidad de especies y ésta no depende del número de especies leñosas como ocurre con la mayoría de bosques comparados, sino de la gran cantidad de hierbas y formas arbustivas (terrestres, epífitas y rupícolas) como se detalló antes, las cuales prosperan en este tipo de bosque, debido a su condición de bosque pluvial, aunado a los diversos estados sucesionales presentes en él, derivados de la constante actividad antrópica y a su historia agrícola. Estos datos de riqueza florística en un bosque secundario como lo es el del cañón del río Santo Domingo, están de acuerdo con la idea de Gómez-Pompa (1971) de que la riqueza de especies en los trópicos está fuertemente vinculada a la vegetación secundaria. Sobre la base de los datos registrados en esas áreas neotropicales (Tabla 5), podemos aceptar que los bosques más diversos son los de los cañones de los ríos Claro y Santo Domingo (áreas próximas entre sí, distantes unos 50 km), siendo más diverso en Pteridófitos y Monocotiledóneas el bosque objeto del presente estudio. Los datos dados para el Trapecio Amazónico (Tabla 5), muestran una gran diversidad florística, pero ésta es derivada de la gran superficie considerada por los autores (Rudas & Prieto, 1998), la cual asciende a 2930 km².

De los 58 géneros que considera Gentry (1995) como los más característicos en los Andes tropicales, en el cañón del río Santo Domingo se encuentran 42. Por su parte, la zona de estudio comparte alrededor de 290 géneros con la región del Trapecio Amazónico en el sur de la Amazonia colombiana (véase Prieto et al., 1995; Cárdenas & Giraldo-

Tabla 5.- Familias de plantas vasculares más diversas en 9 bosques neotropicales. 1: Kappelle & Zamora (1995), 2: el presente estudio, 3: Hoyos et al. (1983), 4: Cogollo (1986), 5: Callejas (1978), 6: Soejarto (1975), 7: Fonnegra (1986), 8: Cortés et al. (1998), 9: Rudas & Prieto (1998). *: Las Leguminosae (Fabaceae, Caesalpiniaceae, Mimosaceae), los Pteridófitos y las Zingiberales se toman como una familia para efectos de comparación.

	Costa Rica (1)	Santo Domingo (2)	San Luis (3)	Río Claro (4)	Cáceres (5)	Anorí (6)	Mutató (7)	Chiribiquete (8)	Trapezio Amazónico (9)
Leguminosae*	4	45	31	57	18	22	8	24	124
Pteridófitos*	9	69	9	43	26	46	13	57	51
Melastomataceae	31	36	34	21	12	23	20	31	57
Rubiaceae	36	36	50	38	14	16	36	32	89
Orchidaceae	-	30	4	23	2	2	12	25	7
Asteraceae	26	28	7	4	8	11	3	4	5
Zingiberales*	-	25	13	18	9	11	14	12	22
Piperaceae	9	24	10	22	12	2	6	11	18
Araceae	-	23	17	23	9	9	15	12	46
Moraceae	6	18	9	18	5	19	7	16	50
Gesneriaceae	1	17	13	15	8	14	10	3	14
Clusiaceae	15	18	23	16	7	13	8	10	31
Acanthaceae	1	14	7	10	5	8	5	5	12
Solanaceae	16	15	9	13	5	5	3	-	14
Bromeliaceae	-	12	9	16	5	4	7	24	13
Arecaceae	4	12	12	14	4	-	9	10	31
Poaceae	16	28	3	7	3	1	1	13	21
Euphorbiaceae	9	11	8	14	9	18	4	17	34
Lauraceae	28	10	7	20	4	4	1	8	33
Malvaceae	3	10	2	4	1	3	-	1	3
Tiliaceae	1	8	3	5	5	6	2	1	4
Apocynaceae	-	8	3	15	3	12	3	13	15
Nro. total de familias	87	129	79	108	85	89	63	91	111
Nro. total de especies	477	712	427	762	450	433	348	587	1330

Cañas, 1997; Rudas & Prieto, 1998; Giraldo-Cañas, 1999), y comparte 119 géneros con la flora de la serranía de Chiribiquete, ubicada en el noroeste de la Amazonia colombiana (véase Cortés et al., 1998). Esto concuerda con lo postulado por Gentry (1995), quien dijo que los bosques andinos hasta los 1500 m de altitud son florísticamente similares a los bosques amazónicos y que además, éstos son tan diversos como los bosques tropicales de tierras bajas.

A nivel de familia, la similitud es todavía mayor. Por ejemplo, de las 170 familias de angiospermas que hay registradas en la Amazonia (Prance,

1978), en el cañón del río Santo Domingo se encuentran representantes de 108 familias. Entre estas familias se destacan las Leguminosae (Fabaceae, Caesalpiniaceae y Mimosaceae), Rubiaceae, Orchidaceae, Araceae, Clusiaceae, Melastomataceae, Moraceae, Arecaceae y Euphorbiaceae, que corresponden a las familias predominantes en los bosques de zonas bajas neotropicales (Tabla 5). Con los bosques montanos de Costa Rica (Kappelle & Zamora, 1995), el cañón del río Santo Domingo comparte 54 familias y 64 géneros. Este número menor de familias y géneros compartidos con Costa Rica puede ser debido a que los

inventarios costarricenses se ubican entre los 2000 y 3300 m s.m., donde prosperan muchos elementos propiamente montanos y en donde hay una mayor representatividad de elementos holárticos. Además, en esos inventarios costarricenses sólo se consideró el componente leñoso, lo que puede influir en un menor número de géneros compartidos entre estas dos regiones. Con los demás bosques considerados (San Luis, Río Claro, Cáceres, Anorí y Mutatá, Tabla 5), la similitud en cuanto a familias se refiere es del 85-93% y del 70-87% para géneros. Estos altos valores de afinidad pueden ser debidos a que estos 5 bosques están más cercanos al área de estudio.

Los géneros *Piper* (Piperaceae), *Ficus* (Moraceae), *Psychotria* (Rubiaceae), *Inga* (Mimosaceae), *Anthurium* (Araceae) y *Miconia* (Melastomataceae), se encuentran entre los géneros más ricos en especies en gran parte de estos bosques neotropicales de tierras bajas. Sin embargo, los géneros *Peperomia* (Piperaceae), *Solanum* (Solanaceae), *Clusia* (Clusiaceae) y *Heliconia* (Heliconiaceae), están mejor representados en la flórida de la zona de estudio que en los demás bosques considerados, lo que concuerda con su centro de dispersión andina. Cabe destacar la gran diversidad que presentan las familias Asteraceae y Poaceae en el cañón del río Santo Domingo, a diferencia de su mínima representatividad en los bosques de tierras bajas comparados, debida quizás a que varias de sus especies son características de etapas sucesionales tempranas que prosperan en hábitats abiertos y alterados, mientras que en los otros sitios comparados, sus inventarios fueron realizados en bosques muy maduros. También puede presentarse algún sesgo en los datos considerados, puesto que puede haber diferencias en las intensidades de muestreo o a la preferencia taxonómica de algunos investigadores en los respectivos bosques.

Así pues, el bosque analizado es, en mayor medida, florísticamente similar a los bosques amazónicos y neotropicales de tierras bajas, y en segundo lugar a los bosques montanos andinos y centroamericanos, debido quizás a su posición geográfica intermedia entre Sudamérica y Centroamérica y a su altura sobre el nivel del mar (700-1100 m s.m.), lo que le imprime una característica de puente biogeográfico entre las dos regiones continentales, como se detallará en el apartado siguiente.

Aspectos fitogeográficos

El análisis fitogeográfico muestra que el 62,4% de los géneros es neotropical, el 25,8% es pantropical, el 10% es cosmopolita, el 1,8% es de origen holártico y que 15 de los géneros analizados presentan una distribución anfipacífica tropical: *Saurauia* (Actinidiaceae), *Hedyosmum* (Chloranthaceae), *Clethra* (Clethraceae), *Phoebe* (Lauraceae), *Miconia* (Melastomataceae), *Guarea*, *Trichilia* (Meliaceae), *Passiflora* (Passifloraceae), *Guettarda* (Rubiaceae), *Meliosma* (Sabiaceae), *Pouteria* (Sapotaceae), *Lycianthes* (Solanaceae), *Celtis*, *Trema* (Ulmaceae) y *Lantana* (Verbenaceae). Dentro de los géneros pantropicales se destacan, por su número de especies en la zona de estudio, *Piper*, *Peperomia* (Piperaceae), *Ficus* (Moraceae), *Psychotria* (Rubiaceae), *Mikania* (Asteraceae), *Cordia* (Boraginaceae) y *Clusia* (Clusiaceae). Los géneros cosmopolitas más importantes son *Eryngium* (Apiaceae), *Asplenium* (Aspleniaceae), *Blechnum* (Blechnaceae), *Eleocharis*, *Rhynchospora* (Cyperaceae), *Huperzia*, *Lycopodiella* (Lycopodiaceae), *Ludwigia* (Onagraceae), *Oxalis* (Oxalidaceae), *Plantago* (Plantaginaceae), *Agrostis* (Poaceae), *Polygala* (Polygalaceae), *Polypodium* (Polypodiaceae), *Selaginella* (Selaginellaceae) y *Solanum* (Solanaceae). Entre los géneros holárticos tenemos a *Diplazium* (Athyriaceae), *Trichomanes* (Hymenophyllaceae), *Scutellaria* (Lamiaceae), *Rubus* (Rosaceae) y *Boehmeria* (Urticaceae). Esta mínima cantidad de elementos holárticos puede ser debida a la altitud media de la zona del presente estudio, la que es de 700-1100 m s.m.; es así como Van der Hammen & Cleef (1983), Van der Hammen (1992, 2000) y Hooghiemstra & Cleef (1995) mencionan que la representatividad de estos elementos aumenta con la altitud en los bosques altoandinos y en los páramos. A su vez, los géneros neotropicales más característicos dada su diversidad en la zona de estudio son *Inga* (Mimosaceae), *Anthurium* (Araceae), *Clidemia* (Melastomataceae), *Heliconia* (Heliconiaceae) y *Calathea* (Marantaceae).

Por otra parte, nueve de los géneros inventariados son sudamericanos: *Oenocarpus*, *Wettinia* (Arecaceae), *Streptocalyx* (Bromeliaceae), *Ochoterena* (Anacardiaceae), *Barbiera* (Fabaceae), *Irlbachia* (Gentianaceae), *Schyzocalyx* (Rubiaceae), *Vasivaea* (Tiliaceae) y *Tropaeolum* (Tropaeolaceae). A pesar de que este bosque está fuer-

temente modificado, sólo presenta 8 especies introducidas o naturalizadas, lo que equivale a tan sólo el 1,1% de la flórmula estudiada; entre éstas tenemos a 4 Gramíneas, una Zingiberaceae (*Hedychium coronarium* D. Koenig), una Acanthaceae (*Thunbergia alata* Bojer), una Asteraceae (*Tithonia diversifolia* A. Gray) y una Balsaminaceae (*Impatiens balsamina* L.).

En la región de estudio se encuentran representantes de los 9 elementos fitogeográficos establecidos por Cleef (1979), Van der Hammen & Cleef (1983), Van der Hammen (1992, 2000), Ulloa & Jørgensen (1993), Graham (1995), Hooghiemstra & Cleef (1995), Webster (1995), Lozano et al. (1996) y Wijninga (1996), con excepción del elemento austral-antártico. Van der Hammen & Cleef (1983) habían detallado la pobre contribución austral-antártica a los bosques subandinos y andinos neotropicales. Como puede verse, la zona de estudio presenta una mezcla muy alta de diferentes elementos fitogeográficos. Al respecto, Simpson (1983) mencionó que los Andes septentrionales (región a la que pertenece el cañón del río Santo Domingo) recibieron una gama más diversa de colonizadores que cualquiera de las otras regiones altas, y al mismo tiempo proporcionaron hábitats más adecuados para el establecimiento y sobrevivencia de éstos y que consecuentemente, durante el período de su formación, llegaron a ser mucho más diversos en comparación con las regiones montañosas más meridionales. Esto, unido a la reciente explotación agrícola y a las diferentes formas de alteración antrópica que mantienen a la zona en diferentes estados sucesionales, han hecho que la diversidad florística actual de la zona estudiada sea muy alta.

En cuanto a las familias se refiere, tenemos que 79 (70,5%) de las 112 familias de fanerógamas del cañón del río Santo Domingo presentan una distribución pantropical, 21 (18,8%) poseen una distribución cosmopolita y sólo 12 familias son neotropicales, lo que corresponde a un 10,7% del total de familias de fanerógamas (Bromeliaceae, Cactaceae, Caryocaraceae, Cecropiaceae, Cyclanthaceae, Heliconiaceae, Lacistemataceae, Marcgraviaceae, Pontederiaceae, Tropaeolaceae, Viscaeeae y Vochysiaceae).

CONCLUSIONES

Los resultados aquí expuestos coinciden con las ideas de Rangel (1995), en cuanto a que en un

gradiente montañoso en Colombia las franjas superior e inferior andinas corresponden a los lugares donde se manifiesta con mayor intensidad los efectos de los factores del medio externo y por ende, la diversidad florística debe ser relativamente baja, mientras que en las zonas intermedias (a las que pertenece la zona del presente estudio) sujetas a menores rigores de estos efectos, se presenta una mayor concentración de familias, géneros y especies.

La alta diversidad florística de la zona de estudio está dada principalmente por la gran cantidad de hierbas, contrariamente a lo que sucede en los bosques amazónicos y de las tierras bajas, donde el componente arbóreo es el más diverso.

La frecuencia de las alteraciones (fuego, pastoreo, tala, tala selectiva, campos de cultivos abandonados) mantiene el área en estados sucesionales tempranos. Estas alteraciones propiciarían la formación de una gran variedad de condiciones edáficas y microclimáticas y por ende, diferentes nichos que favorecerían la presencia de muy distintos tipos de especies secundarias. Así, la historia del área estudiada contribuye a mantener una alta diversidad florística.

El haber encontrado varias especies nuevas para la ciencia y varios primeros registros para la flora del NO de Sudamérica, evidencia lo poco que conocemos de los bosques andinos colombianos y en especial, de los bosques secundarios.

El bajo porcentaje de endemismo (1,3%) podría ser explicado por la naturaleza de la zona de estudio, en la que no hay bosque primario. Sin embargo, se podría pensar que en los bosques originales el porcentaje de endemismo era mucho mayor. Así, los eventos de extinción de especies, derivados principalmente de la dinámica intervención antrópica, fueron numerosos.

A pesar de que la zona estudiada corresponde a estados sucesionales tempranos e intermedios y que además se encuentra en continuos procesos de intervención antrópica, sólo posee un 1,1% de especies introducidas o naturalizadas. Este bajo porcentaje podría ser explicado por la geografía de la zona, la cual corresponde a un profundo cañón intraandino.

La disyunción transandina presentada por algunas especies y géneros y la considerable similitud florística tanto con bosques amazónicos como andinos y centroamericanos, son una evidencia de

la importancia de Antioquia como puente biogeográfico entre Sur y Centroamérica, dada su posición geográfica (Noroeste de Sudamérica).

La afinidad florística entre la zona de estudio, Centroamérica, Amazonia y la misma región andina a nivel de familias y géneros sugiere conexiones temporales prolongadas entre estas regiones.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mis agradecimientos a todo el personal científico y administrativo de los herbarios AAU, HUA, JAUM, COL, NY, MO y SI. Agradezco muy especialmente a mi familia por su apoyo y estímulo constantes y por financiar los estudios florísticos del cañón del río Santo Domingo. A los diferentes botánicos especialistas por corroborar y/o corregir las determinaciones taxonómicas. A los campesinos de la región de estudio por toda la colaboración brindada. A R. Guaglianone, F. Zuloaga, O. Morrone, L. Giussani, P. Picca, M. Ribero, A. Cialdella, A. Vega y M. Múlgura por su cálida y permanente colaboración. A dos evaluadores anónimos por sus acertados comentarios al manuscrito inicial.

BIBLIOGRAFÍA

- Angel, R. 1975. Notas sobre algunos aspectos físicos de Antioquia. *Planeación Regional* 4: 7-27.
- Callejas, R. 1978. *Flora del municipio de Cáceres, departamento de Antioquia*. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Univ. de Antioquia, Medellín. 198 páginas.
- Catling, P. & Lefkovitch, L. 1989. Associations of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest. *Biotropica* 21: 35-40.
- Cárdenas, D. & Giraldo-Cañas, D. 1997. Vegetación, pp. 183-228, en Instituto Geográfico Agustín Codazzi (ed.), *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasilero (eje Apaporis-Tabatinga)*. Ed. Linotipia Bolívar & Cia., Santafé de Bogotá, D. C.
- Churchill, S., Balslev, H., Forero, E. & Luteyn, J. 1995. Introduction, pp. xi-xiv, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Cleef, A. 1979. The phytogeographical position of the Neotropical vascular Páramo flora with special reference to the Colombian Cordillera Oriental, pp. 175-184, en K. Larsen & L. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*. Academic Press, Londres.
- Cogollo, A. 1986. *Estudio florístico y ecológico en el cañón del río Claro, San Luis, Antioquia*. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Univ. de Antioquia, Medellín. 246 páginas.
- Cortés, R., Franco, P. & Rangel, O. 1998. La flora vascular de la sierra de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia* 20: 103-141.
- Cortés, S., Van der Hammen, T. & Rangel, O. 1999. Comunidades vegetales y patrones de degradación y sucesión en la vegetación de los cerros occidentales de Chía-Cundinamarca-Colombia. *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 23: 529-554.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, Nueva York.
- Cuatrecasas, J. 1934. Observaciones geobotánicas en Colombia. *Trab. Mus. Ci. Nat., Ser. Bot.* 27: 1-144.
- . 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 10: 221-268.
- Dillon, M., Sagástegui, A., Sánchez, I., Llatas, S. & Hensold, N. 1995. Floristic inventory and biogeographic analysis of montane forests in Northwestern Peru, pp. 251-269, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Espinal, L. 1985. Geografía ecológica del departamento de Antioquia. *Revista Fac. Nac. Agron., Universidad Nacional de Colombia (Seccional Medellín)* 38 (1): 5-106.
- Ferreira, M., Clayton, S. & Ezcurra, C. 1998. La flora altoandina de los sectores este y oeste del parque nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Darwiniana* 36: 65-79.
- Fonnegra, R. 1986. Contribución al conocimiento florístico de los bosques del noroeste de Antioquia (Mutatá), Colombia. *Actual. Biol.* 15: 2-9.
- Forero, E. & Mori, S. 1995. The organization for Flora Neotropica. *Brittonia* 47: 379-393.
- Franco-Rosselli, P., Betancur, J. & Fernández-Alonso, J. 1997. Diversidad florística en dos bosques subandinos del sur de Colombia. *Caldasia* 19: 205-234.
- Freiberg, M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica* 28: 345-355.
- Galeano, G., Suárez, S. & Balslev, H. 1998. Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the Pacific coast of Colombia. *Biodiversity and Conservation* 7: 1563-1575.
- Gentry, A. 1982a. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 557-593.
- . 1982b. Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge, pp. 112-136, en G. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*. Columbia Univ. Press, Nueva York.
- . 1986. Species richness and floristic composition of Chocó Region plant communities. *Caldasia* 15: 71-79.

- . 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests, pp. 103-126, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- . & Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- Giraldo-Cañas, D. 1995. Estructura y composición de un bosque secundario fragmentado en la cordillera Central, Colombia, pp. 159-167, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- . 1999. Riqueza, composición y distribución florísticas de los paisajes fisiográficos del eje de los ríos Apaporis y Amazonas, Amazonia colombiana. *Darwiniana* 37: 25-35.
- . 2000. Variación de la diversidad vegetal en un mosaico sucesional en la cordillera Central andina (Antioquia, Colombia). *Darwiniana* 38: 33-42.
- Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica* 3: 125-135.
- Graham, A. 1995. Development of affinities between Mexican/Central American and Northern South American lowland and lower montane vegetation during the Tertiary, pp. 11-22, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Haber, W. 1990. Lista provisional de las plantas de Monte Verde, Costa Rica. *Brenesia* 34: 63-120.
- Henderson, A., Churchill, S. & Luteyn, J. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature* 351: 21-22.
- Hinojosa, L. & Villagrán, C. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I.: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena Hist. Nat.* 70: 225-239.
- Hooghiemstra, H. & Cleef, A. 1995. Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the North Andean montane forest and páramo, pp. 35-49, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Hoyos, S., Hernández, J. & Albert, L. 1983. Estudio florístico de un bosque en el municipio de San Luis (Antioquia). *Actual. Biol.* 12: 47-58.
- Jørgensen, P., Ulloa, C., Madsen, J. & Valencia, R. 1995. A floristic analysis of the high Andes of Ecuador, pp. 221-237, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Kappelle, M. & Zamora, N. 1995. Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamancan montane *Quercus* forests, Costa Rica, pp. 135-148, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Linares, E. 1999. Diversidad y distribución de las epífitas vasculares en un gradiente altitudinal en San Francisco (Cundinamarca). *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 23 (suplemento especial): 133-139.
- Londoño-Vega, A. & Álvarez-Dávila, E. 1997. Composición florística de dos bosques (tierra firme y várzea) en la región de Araracuara, Amazonia colombiana. *Caldasia* 19: 431-463.
- Lozano, G. 1996. Géneros de cormofitos endémicos de Colombia, pp. 65-71, en P. Pinto (ed.), *Notas sobre biodiversidad*. Instituto de Ciencias Naturales, Univ. Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá, D. C.
- , Ruiz, N., González, F. & Murillo, M. 1996. Diversidad vegetal del parque nacional natural Munchique, Cauca (Colombia), pp. 9-64, en P. Pinto (ed.), *Notas sobre biodiversidad*. Instituto de Ciencias Naturales, Univ. Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá, D. C.
- Prance, G. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia* (Caracas) 3: 207-222.
- Prieto, A., Rangel, O., Rudas, A. & Palacios, P. 1995. Aspectos estructurales y tipos de vegetación de la isla Mocagua, río Amazonas. *Caldasia* 17: 463-480.
- Rangel, O. 1995. La diversidad florística en el espacio andino de Colombia, pp. 187-205, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Reyes-Agüero, J. & Aguirre-Rivera, J. 1999. Fitogeografía de la sierra Monte Grande, Charcas, San Luis Potosí, México. *Caldasia* 21: 50-69.
- Rubiano, L., Ortiz, R. & Dueñas, H. 1994. Caracterización fisionómica, estructural y florística de un área selvática en la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista Biol. Trop.* 42: 89-105.
- Rudas, A. & Prieto, A. 1998. Análisis florístico del parque nacional natural Amacayacu e isla Mocagua, Amazonas (Colombia). *Caldasia* 20: 142-172.
- Silverstone-Sopkin, P. & Ramos-Pérez, J. 1995. Floristic exploration and phytogeography of the Cerro del Torrá, Chocó, Colombia, pp. 169-186, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Simpson, B. 1975. Pleistocene changes in the flora of high tropical Andes. *Paleobiology* 1: 273-294.

- . 1983. An historical phytogeography of the high Andean flora. *Revista Chilena Hist. Nat.* 56: 109-122.
- & Todzia, C. 1990. Patterns and processes in the development of the high Andean flora. *Amer. J. Bot.* 77: 1419-1432.
- Soejarto, D. 1975. Estudios botánicos de un bosque antioqueño (Providencia, Anorí, Antioquia). *Actual. Biol.* 4: 82-96.
- Steege, H. & Cornelissen, J. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.
- Stevenson, P., Castellanos, M. & Medina, A. 1999. Elementos arbóreos de los bosques de un plano inundable en el parque nacional Tinigua, Colombia. *Caldasia* 21: 38-49.
- Sugden, A. & Robins, R. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests, I. The distribution of epiphytic flora. *Biotropica* 11: 173-188.
- Takeuchi, M. 1960. A estrutura da vegetação na Amazônia. I. A mata pluvial tropical. *Bol. Mus. Paraense Emilio Goeldi, Bot.* 6: 1-37.
- . 1973. The structure of the Amazonian vegetation. VII. Tropical rain forest near Leticia in Colombia. *Rep. Inst. Breed. Res. Tokyo Univ. Agric.* 4: 11-18.
- Taylor, D. 1991. Paleobiogeographic relationships of Andean angiosperms of Cretaceous to Pliocene age. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 88: 69-84.
- Ulloa, C. & Jørgensen, P. 1993. *Árboles y arbustos de los Andes del Ecuador*. AAU Reports 30. Aarhus Univ. Press, Aarhus.
- Van der Hammen, T. 1974. The pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeography* 1: 3-26.
- . 1989. Visión paleo-ecológica de la Amazonia en relación al estudio y manejo de sus ecosistemas, pp. 105-113, en Instituto Nacional de Recursos NaturalesINDERENA (ed.), *Investigación y manejo de la Amazonia*. Ed. Gente Nueva, Bogotá, D. C.
- . 1992. *Historia, ecología y vegetación*. Corporación Colombiana para la Amazonia "Araracuara". Santafé de Bogotá, D. C.
- . 2000. Aspectos de historia y ecología de la biodiversidad norandina y amazónica. *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 24: 231-245.
- & Cleef, A. 1983. Datos para la historia de la flora andina. *Revista Chilena Hist. Nat.* 56: 97-107.
- Villagrán, C. & Hinojosa, L. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: análisis fitogeográfico. *Revista Chilena Hist. Nat.* 70: 241-267.
- Webster, G. 1995. The panorama of Neotropical cloud forests, pp. 53-77, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York.
- Wijninga, V. 1996. *Paleobotany and palynological of Neogene sediments from the high plain of Bogotá (Colombia): Evolution of the Andean flora from a paleoecological perspective*. Ponsen & Looijen BV, Wageningen.
- Wu, Z. 1983. On the significance of Pacific intercontinental discontinuity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70: 577-590.

Original recibido el 20 de agosto de 2000; aceptado el 23 de junio de 2001.