UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Dinámica del clima y vegetación en el Páramo de Berlín (Complejo Santurbán), norte de la Cordillera Oriental de Colombia, durante el período Tardiglacial

Manuela Andrea Rueda Trujillo

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales

Medellín, Colombia

2018

Dinámica del clima y vegetación en el Páramo de Berlín (Complejo Santurbán), norte de la Cordillera Oriental de Colombia, durante el período Tardiglacial

Manuela Andrea Rueda Trujillo

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magíster en Bosques y Conservación Ambiental

Director:

Ph.D. César Augusto Velásquez Ruíz

Línea de Investigación:

Paleoecología de Ecosistemas de Alta Montaña

Grupo de Investigación:

Palinología y Paleoecología

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales

Medellín, Colombia

2018

Este trabajo de investigación fue financiado de forma conjunta por la Universidad Nacional de Colombia y Colciencias en el marco de la Convocatoria 714-2015 para Proyectos de Investigación, Desarrollo Tecnológico e Innovación en Ambiente, Océanos y Biodiversidad.

Agradecimientos

Al profesor César Augusto Velásquez Ruíz, director del presente trabajo de investigación, por brindarme la oportunidad de participar en este proyecto y por su acompañamiento constante a lo largo de todo mi proceso de formación de posgrado. Su dedicación como docente durante las sesiones guiadas de “Paleoecología del Cuaternario” y “Tópicos avanzados en Medio Ambiente” fue un aporte esencial a mi proceso de aprendizaje.

A Ivonne Marcela Castañeda Riascos, miembro del grupo de investigación de Palinología y Paleoecología, por su amistad, compañía y paciencia durante los días de mayor trabajo.

A los demás miembros del grupo de investigación Diana Arboleda Oviedo, Santiago David Valle, Luisa Fernanda Patiño Restrepo y al profesor Norberto Parra Sánchez por su contribución en el procesamiento de las muestras para polen, estratigrafía y pérdidas por ignición.

A la profesora María Isabel Vélez Caicedo por haber facilitado logísticamente todo el proceso de análisis geoquímico desde el envío de las muestras a Canadá hasta la fase de mediciones. A los profesores Carlos Alveiro Monsalve Marín y Raúl Giovanni Bogotá Ángel por su disposición como jurados de tesis y por sus aportes en la mejora del presente trabajo.

A los Laboratorios de Paleoecología y Génesis del Suelo de la Universidad Nacional de Colombia, y al Large Lakes Observatory de la Universidad de Minesotta Duluth por haber puesto a disposición del proyecto sus instalaciones, equipos y materiales en el procesamiento de los diferentes *proxies*.

Finalmente, deseo agradecer a mis padres por haberme apoyado en la realización de mi posgrado y haberme enseñado la importancia de la disciplina desde mis estudios en el Colegio. Su compañía y ánimos durante mis días de estudio en casa fueron muy importantes para llevar a feliz término este proyecto.

Resumen

El Tardiglacial (~ 18000 – 11653 años cal AP) es el período de transición entre las condiciones frías del Último Máximo Glacial (LGM) y el clima cálido del Holoceno. En los trópicos, los patrones de temperatura durante este período fueron relativamente similares a los del hemisferio norte, con estadiales fríos e interestadiales cálidos, pero las condiciones de humedad fueron muy variables. Conocer los patrones de variación de la paleoprecipitación durante este período es de vital importancia debido a la similitud que podría existir entre el calentamiento actual y los cambios abruptos del clima que tuvieron lugar durante el Tardiglacial. Sin embargo, a la fecha son muy pocos los estudios paleoclimáticos de alta resolución en Colombia que tienen registro de este período.

La presente investigación consiste en un estudio paleoecológico de alta resolución (~ 40 años/cm) en el noreste de los Andes colombianos para el período de tiempo entre 18009 y 11662 años cal AP. Los sedimentos estudiados corresponden a los cm 68 – 229 del núcleo PB1, recuperado en un complejo lagunar de origen periglacial perteneciente al Complejo de Páramos Jurisdicciones Santurbán – Berlín (72°49’24.2’’W, 07°06’37.4’’N, 3.570 msnm). Los *proxies* utilizados en la reconstrucción del clima y la vegetación fueron el polen, los contenidos de Titanio y Hierro, la estratigrafía y las Pérdidas por Ignición (LOI) a una resolución de 1 cm. La cronología del núcleo se basa en un total de 16 dataciones con radiocarbono AMS, de las cuales 6 corresponden al período Tardiglacial.

Como resultado general se tiene que en el Páramo de Berlín las condiciones más húmedas tuvieron lugar durante las fases de menor temperatura hacia el comienzo del estadial Heinrich 1 – H1 y en el Younger Dryas – YD, a la vez que el bosque alcanzó mayores representaciones en el espectro polínico. El interestadial Bølling – Allerød - BA fue un período igualmente húmedo, pero con tendencia progresiva a hacerse seco, mostrando las condiciones de menor humedad durante el Tardiglacial. La disminución en la humedad se dio en cuatro fases, cada una de mayor intensidad: 17366 – 16700, 16700 – 15531, 15531 – 14327 y 14327 – 13213 años cal AP. La señal del YD se vio reflejada

en dos fases, la primera se dio a partir de 13213 años cal AP y se caracterizó por un aumento en la humedad que condujo a una mayor representación del bosque, la segunda se dio a partir de 12400 años cal AP y se caracterizó por una tendencia a condiciones secas que se extendieron hasta el Holoceno Temprano.

Los resultados obtenidos dan soporte a una asimetría en la paleoprecipitación del norte de los Andes colombianos con respecto a otros sitios ubicados en los Llanos Orientales, la Cordillera de Mérida y en las tierras bajas de Venezuela, que puede ser debida a variaciones en la forma en intensidad de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ), adicionales a su patrón de migración norte – sur a largo plazo. La respuesta del bosque andino a los cambios en la humedad, indica que, en páramos secos, la precipitación podría funcionar como un factor limitante que influencia de manera considerable el desplazamiento de los cinturones de la vegetación de alta montaña.

Palabras clave: Tardiglacial, estadial Heinrich 1, Younger Dryas, paleoprecipitación, ITCZ, norte de los Andes.

Abstract

Climate and vegetation dynamics in the Paramo de Berlin (Santurban complex), north of the Eastern Cordillera of Colombia, during the Lateglacial period

The Lateglacial (~ 18000 – 11653 cal yr BP) was the transition period between Last Glacial Maximum (LGM) cold conditions and Holocene warm climate. Temperature patterns during this period were relatively similar in northern and tropical latitudes, with cold stadials and warm interstadials, but humidity conditions were quite variable. Knowledge about paleoprecipitation patterns during this period is of crucial importance due to the possible existence of similarities between global warming consequences and abrupt climate change effects during Lateglacial. Nevertheless, most cores available in Colombia until now have been studied at low resolutions and discontinuities are usually encountered in the sediments of this period.

In this research a high resolution (~ 40 yr/cm) paleoecological study from the northeastern Colombian Andes is presented, with a time interval from 18009 to 11662 cal yr BP. The studied sediments correspond to the 68 – 229 cm interval of Core PB1, recovered from a lakes complex of periglacial origin at Complejo de Páramos Jurisdicciones Santurbán Berlín (72°49'24.2''W, 07°06'37.4''N, 3.570 m altitude). Climate and vegetation history were reconstructed based on pollen, stratigraphy, Titanium and Iron contents, and Loss On Ignition (LOI) at 1 cm resolution. Core chronology relies in 16 organic sediment samples dated by ^{14}C AMS dating, six of which are part of Lateglacial sediments.

As a general result, the more humid conditions at Páramo de Berlin took place during the coldest phases at the beginning of Heinrich 1 – H1 stadial and during the Younger Dryas - YD. At the same time, forest pollen representation was relatively high during these phases. The Bølling – Allerød – BA interstadial was also humid, but a progressive humidity decrease was registered during this period and the lowest Lateglacial humidity conditions took place previous to its end. Humidity decrease followed a four - step decline: 17366 – 16700, 16700 – 15531, 15531 – 14327 and 14327 - 13213 cal yr BP. Younger Dryas signal was reflected in two phases. The first, from 13213 to 12400 cal yr

BP, was characterized by a humidity increase and a major forest representation, the second, from 12400 cal yr BP onward, was characterized by a tendency to dry conditions which extended until Early Holocene.

These results give support to a paleoprecipitation asymmetry in sites located in the northern Colombian Andes with respect to other sites in Llanos Orientales, Cordillera de Mérida and Venezuelan lowlands, caused probably by Intertropical Convergence Zone (ITCZ) variations in form and intensity in addition to its north – south long term migration pattern. Andean forest response to humidity changes indicate that, in dry páramos, precipitation could function as a limiting factor which influences greatly the high mountain vegetation belts displacement

Keywords: Lateglacial, Heinrich 1 stadial, Younger Dryas, Paleoprecipitation, ITCZ, Northern Andes.

Tabla de Contenido

Pág

1. Introducción 1

2. Objetivos 4

3. Marco Conceptual 5
3.1 Período Tardiglacial 5
3.2 Clima 7
3.2.1 Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ) 7
3.2.2 El Niño – Oscilación del Sur (ENSO) 8
3.3 Vegetación 9
3.4 Paleoclimatología y Paleoecología 10
3.5 Palinología 12
3.6 Estratigrafía 13
3.7 Pérdidas por ignición 15
3.8 Geoquímica 15
3.9 Cronología 16

4. Estado del arte 18
4.1 Norte de los trópicos 18
4.2 Sur de los trópicos 20
4.3 Colombia 21
4.3.1 Cordillera Oriental 23
4.3.2 Cordillera Central 24
4.3.3 Cordillera Occidental 24

5. Sitio de estudio 26
5.1 Ubicación 26
5.2 Geología y Geomorfología 27
5.3 Clima actual 29
5.4 Vegetación actual 31
5.4.1 Bosque tropical de tierras bajas 32
5.4.2 Bosque subandino 32
5.4.3 Bosque andino 33
5.4.4 Subpáramo 34
5.4.5 Páramo de gramíneas 34
5.4.6 Superpáramo 35
5.4.7 Vegetación local 35

6. Metodología 37
6.1 Obtención del núcleo 37
6.2 Estratigrafía 37
6.3 Cronología 38
6.4 Pérdidas por ignición (LOI) 38
6.5 Geoquímica 39
6.6 Análisis palinológico 39

7. Resultados 42
7.1 Estratigrafía 42

7.2 Cronología 44
7.3 Pérdidas por ignición 45
7.4 Geoquímica 46
7.5 Análisis palinológico 47
7.5.1 Zona 1 (229 – 216 cm; 14 muestras) 51
7.5.2 Zona 2 (215 – 178 cm; 38 muestras) 52
7.5.3 Zona 3 (177 – 156 cm; 22 muestras) 53
7.5.4 Zona 4 (155 – 110 cm; 46 muestras) 54
7.5.5 Zona 5 (109 – 86 cm; 24 muestras) 55
7.5.6 Zona 6 (85 – 74 cm; 12 muestras) 56
7.5.7 Zona 7 (73 – 68 cm; 6 muestras) 57
7.6 Reconstrucción del Clima y la Vegetación 57
7.6.1 Período 1 (18008 – 17830 años cal AP; duración: 178 años) 59
7.6.2 Período 2 (17830 – 16700 años cal AP; duración: 1.130 años) 59
7.6.3 Período 3 (16700 – 15531 años cal AP, duración: 1.169 años) 60
7.6.4 Período 4 (15531 – 14088 años cal AP; duración: 1.443 años) 61
7.6.5 Período 5 (14088 – 12851 años cal AP; duración: 1.237 años) 62
7.6.6 Período 6 (12851 – 12049 años cal AP; duración: 802 años) 63
7.6.7 Perìodo 7 (12049 – 11662 años cal AP; duración: 387 años) 64

8. Discusión 65
8.1 Respuesta de la vegetación en el Páramo de Berlín 65
8.2 Ambiente sedimentario – Núcleo PB1 en el Páramo de Berlín 68
8.3 Clima durante el Tardiglacial en el Páramo de Berlín 69
8.3.1 Estadial Heinrich 1 (18 – 14,6 ka cal AP) 73
8.3.2 Interestadial Bølling – Allerød (14,6 – 12,9 ka cal AP) 74
8.3.3 Estadial Younger Dryas (12,9 – 11,7 ka cal AP) 75
8.4 Asimetrías en la paleoprecipitación del norte de los Andes durante el Tardiglacial 77

9. Conclusiones y trabajo futuro 80

Referencias bibliográficas 83

Lista de figuras

Pág.

Figura 5-1: Ubicación del sitio de estudio 27
Figura 5-2: Sitio de la perforación. 28
Figura 5-3: Precipitación promedia mensual multianual (1967 - 2016) en las estaciones climáticas del IDEAM cercanas al sitio de estudio. 30
Figura 5-4: Temperatura promedia mensual multianual en la estación Berlín (1969 - 2016). 31
Figura 7-1. Columna estratigráfica del núcleo PB1 para los sedimentos depositados durante el período Tardiglacial (68 - 229 cm) y batimetría de la turbera. 43
Figura 7-2: Gráfica de edad vs profundidad para el núcleo PB1 con base en el modelo smooth-spline 45
Figura 7-3: LOI y Geoquímica del núcleo PB1 para el período Tardiglacial. 46
Figura 7-4. Diagrama de polen de la vegetación regional para el período Tardiglacial del núcleo PB1, Páramo de Berlín, Cordillera Oriental de Colombia 49
Figura 7-5. Diagrama de polen de la vegetación local para el período Tardiglacial del núcleo PB1, Páramo de Berlín, Cordillera Oriental de Colombia 50
Figura 7-6. Tendencias de los diferentes *proxies* a lo largo del período Tardiglacial para el núcleo PB1, Páramo de Berlín, Cordillera Oriental de Colombia 58
Figura 8-1. Comportamiento del bosque andino en función de la humedad en el Páramo de Berlín, Cordillera Oriental de Colombia..... 66
Figura 8-2. Tendencias de humedad, temperatura y vegetación en diferentes sitios al norte de los trópicos, organizados en sentido oeste - este. 71

Lista de tablas

Pág.

Tabla 7-1: Dataciones con radiocarbono AMS del núcleo PB1 correspondientes al período Tardiglacial. 44
Tabla 7-2. Granos de polen y esporas identificados para el período Tardiglacial, organizados por grupos de vegetación local y regional 48
Tabla 8-1. Referencias bibliográficas correspondientes a los sitios utilizados para realizar comparaciones..... 71

Lista de Abreviaturas

Abreviatura en inglés	Término
AMOC	Circulación Termohalina Meridional del Atlántico
AMS	Espectrometría de Masas con Aceleradores
b2k	Años antes del presente con base en el año 2.000 después de Cristo
BA	Bølling – Allerød
BP	Años antes del presente con base en el año 1.950 después de Cristo. Abreviatura en español: AP.
cal	Edad calibrada (radiocarbono)
DO	Ciclo Dansgaard–Oeschger
ENSO	El Niño - Oscilación del Sur
GI	Interestadial de Groenlandia
GS	Estadial de Groenlandia
H1	Heinrich 1
ITCZ	Zona de Convergencia Intertropical
kyr	Miles de años. Abreviatura en español: ka
LGM	Último Máximo Glacial
LOI	Pérdidas por Ignición
NGRIP	North Greenland Ice Core Project
PNN	Parque Nacional Natural
UFL	Línea Superior del Bosque
YD	Younger Dryas
yr	Años

1. Introducción

La historia de la tierra se ha caracterizado por una serie de eventos climáticos que han moldeado la distribución geográfica de los ecosistemas y han determinado la supervivencia de las especies a lo largo del tiempo. Algunos de estos eventos se presentan de forma periódica, con efectos que pueden variar en intensidad y magnitud de acuerdo con el área estudiada. En los ecosistemas de alta montaña tropicales, uno de los efectos más importantes de los cambios en el clima a largo plazo, ha sido la migración altitudinal de los cinturones de vegetación, influenciada principalmente por la temperatura y la precipitación (Buytaert, Cuesta-Camacho, y Tobón 2011; Gosling *et al*. 2008; Van der Hammen 1981; Wille *et al.* 2001). Las mediciones actuales de estas variables sólo registran una mínima parte de su complejidad, por lo que se hace necesario analizar eventos climáticos pasados a través de *proxies* para comprender los cambios cíclicos en ellas y sus causas. Esto constituye un conocimiento base para predecir la respuesta de los ecosistemas al cambio climático global de las últimas décadas (Lenoir *et al*. 2008; Rehm y Feeley 2015; Rull, Vegas-Vilarrúbia, y Montoya 2015; Vegas-Vilarrúbia *et al*. 2011)

Uno de los resultados más sobresalientes de las investigaciones realizadas hasta la fecha, relacionadas con los estudios paleoclimáticos, es el registro del patrón de migración de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ) a largo plazo (McGee *et al*. 2014, 2018; Schneider, Bischoff, y Haug 2014). En general, en los períodos fríos como la pequeña edad de hielo, el último máximo glacial (LGM) o los eventos estadiales, la posición media de la ITCZ se ubicó más hacia el sur, lo cual dio lugar a períodos secos registrados en el norte de Suramérica. Lo contrario ocurrió durante los períodos cálidos como el máximo térmico del Holoceno o los eventos interestadiales, con la posición media de la ITCZ más hacia el norte y condiciones húmedas inferidas a partir de los registros paleoclimáticos (Haug *et al*. 2001; Peterson y Haug 2006). Bajo este patrón, los períodos fríos deberían reflejarse en una disminución de la precipitación al norte de Suramérica, y los períodos cálidos en un aumento de la misma. Sin embargo, en estudios

paleoecológicos recientes en las cordilleras Occidental y Central de Colombia, se han obtenido resultados que contrastan con el patrón esperado y que evidencian una posible asimetría en la precipitación, con mayor humedad registrada en el oeste vs. el este del norte de Suramérica, no explicada completamente por el patrón propuesto de migración norte – sur de la ITCZ a largo plazo (Gonzalez-Carranza, Hooghiemstra, y Velez 2012; Velásquez-R. y Hooghiemstra 2013; Velásquez 2013).

Esta investigación se centra en el análisis del período Tardiglacial, definido entre ~ 18000 y 11653 años cal AP (Rasmussen *et al.* 2014), en el cual se registra la transición entre el LGM y el comienzo de las condiciones cálidas del Holoceno. La importancia de este período radica en los cambios abruptos de temperatura y humedad que tuvieron lugar durante sus estadiales (Younger Dryas: YD, Evento Heinrich 1: H1) e interestadiales (Bølling – Allerød: BA), y que podrían ser análogos los cambios rápidos propios del calentamiento actual (Rull *et al.* 2015; Vegas-Vilarrúbia *et al.* 2011). El sitio escogido para este estudio es una turbera localizada en el Páramo de Berlín (norte de la Cordillera Oriental). Su ubicación al noreste de los Andes lo convierte en un sitio ideal para el estudio de las posibles asimetrías climáticas oeste vs este del norte de Suramérica deducidas en investigaciones previas, así como sus efectos sobre la vegetación de alta montaña. Adicionalmente, los resultados de esta investigación servirán de referencia para análisis comparativos de alta resolución durante el período Tardiglacial, que actualmente cuenta con muy pocos estudios a escalas temporales detalladas.

Para el análisis paleoecológico del núcleo se utilizaron en conjunto varios *proxies:* el polen, la estratigrafía, la geoquímica y las pérdidas por ignición (LOI), además de una cronología basada en dataciones con la técnica de radiocarbono AMS (Espectrometría de Masas con Aceleradores). Los diferentes *proxies* se estudiaron para cada centímetro del núcleo. Las condiciones de humedad fueron inferidas a partir de la abundancia relativa de los diferentes taxones pertenecientes a la vegetación local: *Isoetes* en aguas profundas (~ 2,5 m – 30 cm), Cyperaceae en aguas someras (< 30 cm) y *Plantago* en suelos firmes higrófilos y pantanos. Lo anterior fue complementado con el cálculo del LOI, la geoquímica y una descripción estratigráfica detallada, que dan una idea del ambiente sedimentario y de los diferentes períodos de sequía, humedad, así como posibles dinámicas fluviales del cuerpo de agua. La metodología empleada estuvo orientada a responder la siguiente pregunta de investigación: ¿Cómo han variado el clima

y la vegetación de alta montaña durante el período Tardiglacial en el Páramo de Berlín (norte de la Cordillera Oriental)?

Como punto de partida se tuvo la siguiente hipótesis: el Tardiglacial (18000 – 11653 años cal AP) se registró como un período húmedo en el Páramo de Berlín (norte de la Cordillera Oriental), con eventos interestadiales cálidos en los cuales dominaron el bosque (vegetación regional) y la vegetación de aguas profundas (vegetación local), y eventos estadiales fríos en los cuales dominó el páramo (vegetación regional), e igualmente, la vegetación de aguas profundas (vegetación local). Se esperan encontrar altos contenidos de Titanio y Hierro, porcentajes bajos de pérdidas por ignición y una columna estratigráfica dominada por sedimentos inorgánicos y partículas de textura gruesa. Lo anterior demostrará que debe reevaluarse el patrón generalizado de humedad propuesto para el norte de Suramérica durante el período Tardiglacial.

2. Objetivos

Objetivo general: Determinar los cambios en el clima, vegetación y ambiente sedimentario en el páramo de Berlín (complejo de Santurbán), norte de la Cordillera Oriental de Colombia, durante el período Tardiglacial.

Objetivos Específicos

- Determinar las variaciones en la paleotemperatura durante los diferentes eventos estadiales e interestadiales dentro del período Tardiglacial en el norte de la Cordillera Oriental.

- Establecer las condiciones de humedad predominantes a través de las variaciones en la paleoprecipitación y en los niveles del agua del lago a lo largo del período Tardiglacial en el norte de la Cordillera Oriental.

- Identificar el tipo de vegetación dominante (páramo, bosque andino) con relación a los cambios de temperatura y humedad durante el período Tardiglacial en el norte de la Cordillera Oriental.

- Establecer las variaciones en el ambiente sedimentario del páramo de Berlín durante el periodo estudiado.

- Comparar lo encontrado en el Páramo de Berlín con los resultados de otros estudios paleoecológicos al norte de los trópicos de Suramérica.

3. Marco Conceptual

A continuación, se presentan los conceptos y supuestos más importantes que se tuvieron en cuenta durante el desarrollo de la investigación y en la interpretación de resultados, organizados por temas: Período Tardiglacial, Vegetación, Paleoclimatología y Paleoecología, Clima, Palinología, Estratigrafía, Geoquímica, Pérdidas por ignición y Cronología.

3.1 Período Tardiglacial

En la jerarquía de la escala de tiempo geológico, el Tardiglacial se ubica dentro de los siguientes agrupamientos organizados de mayor a menor jerarquía: eón Fanerozoico - era Cenozoica - período Cuaternario - época del Pleistoceno - edad tardía. La principal característica climática del período Cuaternario son las glaciaciones, con oscilaciones en el clima determinadas por los ciclos solares. La parte inicial del Cuaternario (2,58 – 1,4 millones de años AP) presenta glaciaciones determinadas por el ciclo solar de oblicuidad (ciclos de 41.000 años), que posteriormente, durante la transición entre el Pleistoceno temprano y el Pleistoceno medio (1,4 – 0,4 millones de años AP), aumentan su amplitud de forma progresiva hasta quasi – ciclos de 100.000 años (ciclo solar de eccentricidad) (Head y Gibbard 2015). Adicionalmente, durante la última glaciación se han identificado cambios climáticos abruptos en la región noratlántica (Dansgaard *et al*. 1993), que consisten en una transición rápida de un clima frío a una fase cálida (evento Dansgaard – Oeschger: DO). Esta transición se da en un período de tiempo del orden de 20 – 50 años, luego de los cuales el clima cálido (interestadial) persiste durante cientos a miles de años. Una disminución lenta de la temperatura ocurre durante el ciclo DO, hasta que finalmente el clima vuelve de nuevo a las condiciones glaciales frías (estadiales). Al mismo tiempo que ocurren los ciclos DO, pueden presentarse los eventos Heinrich, que consisten en grandes descargas de icebergs hacia el océano, produciendo capas de debris características en los sedimentos marinos (Ice Rafted Debris: IRD). Se considera que los eventos IRD implican entradas de agua dulce hacia el océano Noratlántico con un consecuente enfriamiento en esta región, luego del cual el clima se calienta rápidamente (Mogensen 2009).

El Tardiglacial corresponde al intervalo de tiempo durante el cual se dio la fase de deglaciación luego del LGM y comprende tres oscilaciones climáticas principales: el estadial H1, el interestadial BA y el estadial YD (Paillard 2009), además de algunas oscilaciones menores dentro de estos eventos: el Oldest Dryas y el Older Dryas (Ledru y Mourguiart 2001). Originalmente estos términos, a excepción de “Heinrich 1”, fueron utilizados por Iversen (1954) para referirse a cambios bioestratigráficos detectados en núcleos terrestres de Dinamarca, sin embargo, actualmente son utilizados en estudios paleoclimáticos a nivel global. En el uso de estos términos es necesario tener en cuenta que, en sentido estricto, no pueden considerarse sinónimos de los estadiales e interestadiales de Groenlandia numerados con las letras GS y GI, ya que los criterios para la definición de los estadiales e interestadiales de Groenlandia fueron definidos específicamente para los *proxies* utilizados en los núcleos de hielo y sus límites temporales pueden diferir en función del sitio de estudio (Rasmussen *et al*. 2014). Al respecto, Rasmussen *et al.* (2014) recomiendan utilizar las letras DO en vez de GS y GI, ya que los GS y GI no son más que la expresión de los ciclos DO para el caso específico de Groenlandia, y presentan las siguientes recomendaciones para su uso:

- El BA se refiere al período cálido entre 14642 y 12846 años cal AP, es sinónimo del ciclo DO – 1.

- El YD puede ser usado como un sinónimo para el evento estadial que tuvo lugar entre el BA y el Holoceno, de 12846 a 11653 años cal AP.

- El Oldest Dryas fue un evento relativamente frío antes del comienzo del BA, pero no debe usarse debido a que se encuentra pobremente definido.

- El Older Dryas fue un evento frío dentro del BA, pero no debe usarse debido a que puede ser confundido con otros eventos fríos de corta duración dentro del BA.

- En cuanto al uso del término Heinrich 1 (H1), debe especificarse si se hará referencia a él como el evento de depositación de detritos provenientes de los icebergs o como el evento estadial completo. En el caso de este estudio, el

evento H1 se referirá al evento estadial completo, que inicia a los ~ 18000 años cal AP y termina con el comienzo del BA.

3.2 Clima

En las latitudes tropicales, las variaciones a largo plazo en la humedad registradas en los estudios paleoclimáticos, han sido atribuidas principalmente al comportamiento de dos fenómenos: la ITCZ y El Niño - Oscilación del Sur (ENSO), influenciados por el Atlántico norte y el Océano Pacífico, respectivamente, y con interacciones entre ellos que actualmente no son bien comprendidas (Martínez 2009). La dinámica general de cada uno se describe a continuación.

3.2.1 Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ)

La ITCZ es la franja ecuatorial en la cual convergen los vientos alisios. Se caracteriza por ser una zona de bajas presiones, en donde masas cálidas de aire ascienden y dan lugar a un cinturón de precipitación intensa en las latitudes ecuatoriales. Al sur y al norte de la zona de influencia de la ITCZ se encuentran las fajas de altas presiones, caracterizadas por movimientos descendentes del aire en la atmósfera, cielos despejados, aire seco y vientos ligeros (Llambí *et al*. 2012). Según estudios de McGee *et al.* (2014) y Schneider *et al.* (2014), la ITCZ está estrechamente relacionada con la distribución de energía desde el Ecuador hacia latitudes mayores a través de las células de Hadley, con una posición media que varía en función de los ciclos de insolación y de los ciclos a escala milenial registrados durante la última glaciación.

En el largo plazo se han registrado migraciones de la ITCZ, relacionadas con el gradiente de temperatura en los trópicos y con la distribución de calor, con una circulación que va desde el hemisferio más cálido hacia el hemisferio más frío. En este sentido, se explica que en los períodos más fríos como los eventos Heinrich, el YD, la pequeña edad de hielo y el LGM, el hemisferio norte se enfría, la Circulación Termohalina Meridional en el Atlántico (AMOC) se debilita, la ITCZ migra hacia el hemisferio de mayor temperatura (hemisferio Sur) y redistribuye calor hacia el hemisferio norte (McGee *et al*. 2014). Así mismo, durante el máximo térmico del Holoceno (~8 ka AP), debido al aumento de la insolación en el hemisferio norte en función del ciclo solar de precesión, la ITCZ migró hacia el norte, y la transferencia de calor y energía se dio de norte a sur (Schneider *et al.*

2014). Esta dinámica ha dado lugar a una serie de asimetrías norte – sur en los registros de precipitación en los trópicos.

3.2.2 El Niño – Oscilación del Sur (ENSO)

Bajo condiciones normales o La Niña, los vientos alisios se juntan a lo largo de la ITCZ y transportan aguas cálidas hacia el Océano Pacífico occidental, lo que da origen a la llamada “Piscina caliente”, con una temperatura superficial que supera los 28ºC y una termoclina a 200 m de profundidad. Por otro lado, en el Océano Pacífico oriental la temperatura permanece fría (18°C) y la termoclina está a menos de 50 m de profundidad. Este patrón se ve interrumpido a medida que los vientos alisios se debilitan y dejan de llevar aguas cálidas hacia el Pacífico occidental, lo que da origen a la fase El Niño del ENSO. Bajo esta condición, se interrumpe la surgencia de la corriente fría de Humboldt en el Pacífico oriental, la temperatura superficial excede los 20ºC y la termoclina alcanza más de 50 m de profundidad (Martínez 2009), lo cual se expresa con mayor precipitación en las costas de Ecuador y el norte de Perú.

En la costa Pacífica colombiana y en sitios al interior del norte de los Andes, el fenómeno del ENSO se hace sentir a través de la dinámica del Chorro del Chocó, que se debilita en la fase El Niño debido al menor gradiente meridional de temperatura superficial del mar en el Océano Pacífico ecuatorial (Poveda 2004). El Chorro del Chocó se origina por los vientos alisios del sureste que se desvían hacía el este al atravesar el Ecuador a los 5°N y entran al continente. Mientras mayor es el gradiente meridional de temperatura superficial del mar entre la costa pacífica colombiana y la región El Niño 1 – 2, más fuerza adquieren los vientos, y mayor humedad llega a la vertiente occidental de la Cordillera Occidental y al interior de los Andes a través del paso de Mistrató (Poveda y Mesa 2000).

Aunque existen evidencias de que el ENSO con sus frecuencias actuales comenzó a actuar sólo a partir de ~ 5 ka AP (Moy *et al*. 2002; Rodbell *et al.* 1999), se ha intentado reconstruir su dinámica hasta períodos incluso anteriores al Cuaternario por medio de los gradientes de temperatura superficial del mar zonales (oeste vs. este del Pacífico) y meridionales (sur vs. norte del Pacífico). Además, se ha inferido una relación entre el ENSO y la ITCZ, en la cual la ITCZ se desplaza más hacia el sur durante condiciones tipo Niño. Sin embargo, en la revisión que hace Martínez (2009), resalta la incertidumbre en este tipo de estudios debida a las condiciones climáticas tan diferentes a las actuales

durante períodos de temperaturas extremas como el LGM, y a que muy probablemente las teleconexiones actuales del ENSO no fueron las mismas en el pasado.

3.3 Vegetación

La vegetación de alta montaña neotropical presenta un patrón de distribución en función de la altitud que consiste en cinturones de vegetación relativamente bien definidos: bosque Andino, subpáramo, páramo de gramíneas y superpáramo. La parte superior del bosque Andino se conoce como bosque altoandino. Su límite con el páramo se conoce específicamente como “línea superior del bosque” o “upper forest line” (UFL), importante por presentar una posición en el gradiente altitudinal muy sensible a los cambios climáticos (Hooghiemstra *et al.* 2012). A partir de este límite hay restricciones ambientales que impiden el crecimiento de vegetación leñosa y propician el crecimiento de vegetación de baja estatura (Körner 2012), en donde los cambios más notorios se dan en función de la temperatura (Arzac, Chacón-moreno, y Llambí 2011), con una isoterma de ~ 9,5°C asociada a la posición altitudinal de la línea superior del bosque (Hooghiemstra 1984). En este sentido, se predice que el límite entre bosque altoandino y páramo se desplazará hacia mayores altitudes como respuesta de las especies al calentamiento global (Rehm y Feeley 2015).

Además de la temperatura, Buytaert *et al*. (2011) incluyen la humedad como un factor importante que influye en la distribución de la vegetación de alta montaña. En este aspecto, se ha observado que los ciclos de períodos húmedos y secos en los Andes tienen un impacto rápido y marcado en la composición de la vegetación, que se ve claramente afectada por variaciones en el balance de humedad (Gosling *et al.* 2008). Las formas arbóreas tienden a alcanzar mayores altitudes cuando la precipitación es alta, al tiempo que las formas arbustivas se ven limitadas en su descenso (Sarmiento y Ungar 2014).

Una de las características de la vegetación arbórea que limita su desplazamiento hacia altitudes mayores es la mayor exposición de la copa a las condiciones atmosféricas, esto hace que los árboles sean más vulnerables a la sequía, a las bajas temperaturas y a los principales tipos de disturbios en comparación con las plantas del páramo de pequeña estatura y ciclo de vida corto (Körner 2012). Probablemente, el dosel cerrado del bosque

crea un microclima más húmedo en el sotobosque que el de la vegetación herbácea del páramo, lo que permite que se regeneren las especies de bosque andino sensibles a la sequía (Rehm y Feeley 2015). Aunque las plantas de pequeña estatura enfrentan limitaciones térmicas similares a las de los árboles, pueden sobrevivir a estas limitaciones debido a su morfología, al rápido recambio de hojas y a la ubicación de sus meristemos cerca al suelo o bajo la superficie, en donde la acumulación de calor es mayor (Körner y Paulsen 2004).

En el pasado se asume que las plantas respondieron a los cambios climáticos de manera similar a como lo hacen en la actualidad (principio de uniformitarianismo). Se ha encontrado que las glaciaciones del Cuaternario tuvieron gran impacto en la distribución geográfica de los cinturones de vegetación y propiciaron la conexión entre los ecosistemas de páramo y el flujo genético, mientras que en los interglaciales los páramos quedaron aislados en las cimas de las montañas. Las principales variables que influenciaron estos cambios fueron la temperatura y la precipitación (Gosling *et al.* 2008; Van der Hammen 1981; Wille *et al.* 2001). Actualmente se discute si las bajas concentraciones de dióxido de carbono atmosférico durante los períodos glaciales, favorecieron los menores rangos altitudinales de los cinturones de vegetación boscosa (Groot *et al.* 2011; Hooghiemstra y Van der Hammen 2004).

3.4 Paleoclimatología y Paleoecología

La Paleoclimatología consiste en el estudio del clima previo al período de mediciones instrumentales (Bradley 1999), la forma de estudiarla se basa en el análisis de fenómenos naturales que dependen del clima y que incorporan en su estructura las variaciones climáticas pasadas. Los estudios paleoclimáticos son de gran importancia debido a que pueden revelar la rapidez con la que los sistemas terrestres han respondido a los factores desencadenantes de las fluctuaciones climáticas, lo cual permite anticipar cambios futuros en el clima y planear las acciones correspondientes (Bradley y Eddy 1991). Los *proxies* utilizados en la paleoclimatología pueden medirse a partir de diversos archivos naturales (sedimentos marinos y terrestres, árboles y núcleos de hielo, entre otros) y se agrupan en tres categorías principales: litológicos o mineralógicos, geoquímicos y paleontológicos (Gornitz 2009). A continuación, se presentan algunos ejemplos de *proxies* utilizados y los parámetros paleoclimáticos que representan:

- Litológicos o mineralógicos: polvo eólico (fuerza y dirección del viento), sedimentos lacustres (temperatura, precipitación y salinidad), debris transportados por el hielo y morrenas (glaciaciones), paleosuelos (precipitación), espeleotemas (paleotemperatura, paleoprecipitación).

- Geoquímicos: ^{10}Be (variabilidad solar), $^{14}C/^{12}C$ (marcos cronológicos), hierro y titanio (paleoprecipitación), $^{18}O/^{16}O$ (paleotemperatura, nivel del mar, paleoprecipitación).

- Paleontológicos: animales vertebrados (paleotemperatura, biogeografía), insectos (paleotemperatura), diatomeas (paleotemperatura, salinidad, pH), foraminíferos (volumen del hielo, nivel del mar, paleotemperatura, paleoproductividad en los oceanos, marcos cronológicos), polen (diversidad vegetal regional y local, paleotemperatura, paleoprecipitación), anillos de crecimiento en los árboles (variabilidad interanual, datación anual, temperatura, precipitación).

La Paleoecología es la rama de la Paleontología que estudia los organismos pasados y sus ambientes, su principal objetivo es entender el funcionamiento de los ecosistemas pasados y su evolución, por lo que es una ciencia crucial en el entendimiento de la larga y diversa historia de la vida en la Tierra (Lee Lerner y Wilmoth Lerner 2004). El origen de esta ciencia parte de estudios biológicos y químicos del siglo XIX, y posteriormente, de estudios geológicos de sedimentos lacustres. Las turberas y los sedimentos de lagos almacenan una gran variedad de restos de plantas y animales, así como carbón, fósforo, azufre, hierro y manganeso en diferentes concentraciones, las cuales dependen de los eventos que tuvieron lugar durante la depositación de los sedimentos. Por lo anterior, cambios en el perfil sedimentario no reflejan únicamente la historia del lago o turbera estudiados, sino también lo ocurrido en las cuencas que los contienen (Anderson 2003). En general, la Paleoclimatología y la Paleoecología no utilizan datos de experimentos controlados. En vez de ello, los experimentos han sido llevados a cabo por la naturaleza, en un ambiente natural y en un pasado geológico. Los datos y evidencias de estos experimentos permanecen en el ambiente natural esperando ser recuperados e interpretados (Kneller 2009).

3.5 Palinología

La palinología fue definida originalmente como “el estudio del polen y las esporas, su dispersión y sus aplicaciones” (Hyde y Williams 1944). Más recientemente, se han incluido en esta definición otros tipos de palinomorfos (acritarcos, quitinozoos, algas microscópicas, criptosporas, dinoflagelados, esporas de hongos, entre otros), definidos como “microfósiles formados por moléculas orgánicas muy resistentes, usualmente esporopolenina, quitina o pseudoquitina”, con tamaños entre 5 y 500 µm (Traverse 2007). La palinología es uno de los *proxies* más utilizados en la reconstrucción de climas pasados. Su utilidad se basa en cuatro propiedades básicas de los granos de polen (Bradley 1999):

- Poseen características morfológicas que son específicas para cada familia o género vegetal.

- Las plantas polinizadas por el viento producen granos de polen en altas cantidades que son dispersados ampliamente desde su fuente.

- Son extremadamente resistentes al deterioro bajo ciertos ambientes sedimentarios.

- Reflejan la vegetación natural que tuvo lugar en el momento de su depositación, lo cual puede dar información acerca de las condiciones climáticas y ambientales pasadas.

El análisis palinológico se hace con base en el principio del uniformitarianismo (Lyell 1830), según el cual “el presente es la clave del pasado”. Bajo este principio, los factores ambientales han actuado de forma similar en el pasado y en el presente, y han provocado cambios en la distribución de las especies vegetales y en su abundancia. Con base en lo anterior, los taxones observados en la palinoflora en diferentes intervalos de tiempo pueden indicar bajo qué condiciones ambientales crecieron las especies con base en sus rangos de distribución actual (Bradley 1999).

En la región andina, los sedimentos lacustres han sido el sustrato más utilizado en los estudios paleoecológicos. Estos sedimentos tienen un proceso de formación que incluye varias etapas. Inicialmente, durante las glaciaciones se forman agujeros en lo alto de las montañas por la acción del hielo, que se llenan de agua y forman lagunas a medida que avanza la etapa de deglaciación. Con el paso del tiempo estas lagunas comienzan a acumular material y a hacerse menos profundas, lo cual permite el crecimiento de vegetación. En este punto comienzan a formarse capas de musgo sin descomponer conocido como turba y se forman superficies extensas denominadas turberas (Vásquez y Buitrago 2011). El polen depositado en los sedimentos lacustres puede ser identificado según sus características y, al ser cuantificado, puede estimarse su representación en el espectro polínico, lo cual es indicativo del cinturón de vegetación dominante (Llambí *et al.* 2012). En las zonas de alta montaña es posible inferir paleotemperaturas a partir de la reconstrucción de la línea superior del bosque (UFL) (Hooghiemstra y Van der Hammen 2004), así como las variaciones en el área y profundidad de los cuerpos de agua a través del polen y esporas de la vegetación local sensible a la humedad y/o sequía.

Al interpretar los registros palinológicos, deben tenerse en cuenta las diferencias que presentan las especies en cuanto a la producción de polen y sus tasas de dispersión (síndrome de polinización). Se hace necesario conocer la relación entre la frecuencia de las plantas en el área estudiada y su presencia en la lluvia polínica total (Bradley 1999). Al respecto, se ha encontrado que taxones como *Acalypha*, *Alchornea*, *Alnus*, Asteraceae, *Cecropia*, Cyatheaceae, *Hedyosmum*, *Myrsine*, Poaceae y *Quercus* son buenos productores de polen y se encuentran bien representados en el registro polínico (Grabandt 1980; Van der Hammen *et al*. 1980), incluso sin estar presentes en el área de estudio. Por otro lado, taxones como Araliaceae, *Clethra*, *Clusia*, Ericaceae y *Weinmannia* tienden a estar subrepresentados (Grabandt 1980), por lo que independientemente de su abundancia, su sola presencia en el registro polínico puede indicar el crecimiento de la planta en el sitio de estudio.

3.6 Estratigrafía

La estratigrafía funciona como un *proxy* muy importante en los estudios paleoecológicos ya que es el marco de referencia a partir del cual pueden inferirse las condiciones particulares bajo las cuales fue depositado el material de estudio. El análisis estratigráfico

consiste en la descripción e interpretación de las diferentes capas y estratos de un sedimento con base en el principio básico de sedimentación, según el cual las capas de un sedimento más cercanas a la superficie son las más recientes, y las capas a mayor profundidad las más antiguas (Shepherd 2004).

Uno de los postulados más importantes de la estratigrafía plantea que “ambientes de depositación idénticos pertenecientes a un mismo bioma reaccionan en forma parecida frente a un cambio o una perturbación global o regional y, por ello, el registro sedimentario debe ser muy semejante”, es decir, aquellos períodos durante los cuales ha prevalecido un mismo tipo de clima se podrán reconocer por conjuntos de capas diagnósticas en cada ambiente de depósito, lo que permite la correlación de los diferentes registros sedimentarios (Parra, Rangel-Ch, y Van der Hammen 2010c).

En la descripción estratigráfica se tienen en cuenta características como la textura y la estructura, el color, la litología y las diferencias en la composición mineralógica, entre otras. Es así como a nivel mundial se han reconocido algunas características típicas de los sedimentos lacustres, resumidas en Parra *et al* (2010c): las zonas profundas hasta batiales poseen sedimentos muy finos constituidos por arcillas, restos orgánicos de plancton, minerales calcáreos o yesíferos y menos frecuentemente sapropel; en la zona litoral, con influencia directa de la luz solar, los sedimentos clásticos empiezan a tener fuerte influencia de restos de vegetales y de algas, y en la zona supralitoral con los pantanos o playas marginales se tienen sedimentos orgánicos y detríticos muy variados.

Entre las variables que pueden estudiarse a partir de la estratigrafía de sedimentos están la conectividad fluvial, la erosión y la cantidad de sedimentos arrastrados a un lago en el pasado (Schillereff *et al.* 2014), que a su vez pueden relacionarse con la cantidad de precipitación o con períodos de sequía. Pueden inferirse, por ejemplo, períodos de alta descarga de sedimentos a partir de capas con partículas gruesas, que reflejan la capacidad de arrastre generada por la mayor energía hidrodinámica disponible para transportar partículas de mayor tamaño al lago (Schillereff *et al.* 2014).

3.7 Pérdidas por ignición

Las pérdidas por ignición (LOI) sirven como un *proxy* que permite determinar el contenido de materia orgánica y de carbonatos en un sedimento a partir de la deshidratación de las muestras en un horno de mufla (Dean 1974). Menores o mayores porcentajes de LOI indican, respectivamente, menores o mayores cantidades de materia orgánica, y mayor o menor nivel del agua. Además, el porcentaje de LOI puede ser influenciado por factores como la productividad, la cantidad de sedimentos inorgánicos, procesos de descomposición y patrones de acumulación de sedimentos controlados por la morfología de la cuenca (Shuman 2003).

Las plantas que viven al interior de turberas o a los alrededores de lagos y lagunas, son la principal fuente de sustancias orgánicas que llegan a los sedimentos acumulados en los cuerpos de agua. A medida que la abundancia y los tipos de vegetación cambian en función de las condiciones ambientales, la composición y cantidad de materia orgánica que llega al cuerpo de agua también cambian (Meyers y Lallier-Vergès 1999). El procedimiento general para medir las pérdidas por ignición consiste en someter pequeñas cantidades (~1cm^3) de sedimento a dos procesos de incremento de temperatura, el primero para evaporar agua y el segundo para calcinar la materia orgánica.

3.8 Geoquímica

A través de la geoquímica puede estudiarse la composición química de suelos y sedimentos para entender las interacciones entre las diferentes partes del ambiente, mediadas por mecanismos de transporte de elementos a través de la atmósfera, los organismos vivos, las aguas superficiales, los suelos y los sedimentos (Boyle 2001). Específicamente en los estudios paleoecológicos, la geoquímica de sedimentos lacustres ha sido usada efectivamente para evaluar los cambios ambientales en las reconstrucciones paleoclimáticas, que incluyen cambios en las tasas de meteorización y sus productos, a partir de los cuales puede estudiarse la historia de las cuencas (Jin *et al.* 2006).

La paleoprecipitación es una de las variables más estudiadas a través de la geoquímica a partir de *proxies* como Si, Ti, Fe, Ca y K, que cuando están presentes en altas concentraciones reflejan mayor abundancia de minerales detríticos en los sedimentos,

que a su vez se relacionan con la abundancia de detritos transportados por la lluvia y demarcan intervalos de mayor precipitación en las cuencas (Lozano-García *et al.* 2015). Uno de los métodos más comunes es el análisis de microfluorescencia, que consiste en bombardear con rayos X un sedimento y detectar los diferentes elementos químicos que se encuentran en este y sus proporciones (Jansen *et al.* 1998).

3.9 Cronología

La Paleoecología es una ciencia basada en una gran variedad de *proxies*, sin embargo, la interpretación de los diferentes *proxies* listados anteriormente sólo tiene sentido dentro de un marco de referencia temporal, que permita asignar una edad a cada punto de una perforación. Con esto se busca establecer fechas de presencia o duración de eventos y el cálculo de las tasas de cambio o de depositación, además de identificar fenómenos como los hiatos y las discordancias que afectan la continuidad del registro estratigráfico (Parra 2005).

La datación con radiocarbono es el método más utilizado actualmente para inferir las edades de los materiales orgánicos del Pleistoceno tardío y el Holoceno, con un intervalo de aplicación que va desde los 300 años hasta los 40 ó 60 ka AP (Taylor 2009). Debido a la distribución global del ^{14}C, el método ha sido utilizado alrededor del mundo para datar muestras de turba, madera, huesos, conchas, paleosuelos, sedimentos marinos y lacustres y CO_2 atrapado en los glaciares (Bradley 1999). Para entender cómo funciona es necesario conocer el proceso de formación del ^{14}C, la forma en que es transportado en la biósfera y su proceso de decaimiento, resumido por Taylor (2009) de la siguiente manera:

> *"La producción natural del ^{14}C es un efecto secundario de la interacción entre los rayos cósmicos y las moléculas de gas atmosférico, que tiene como resultado la producción de neutrones. Los rayos cósmicos entran a la atmósfera terrestre y colisionan con átomos atmosféricos, lo cual tiene como resultado un rayo cósmico secundario en la forma de un neutrón con energía. Cuando el neutrón con energía colisiona con un átomo de ^{14}N (7 protones, 7 neutrones), el ^{14}N se convierte en ^{14}C (6 protones, 8 neutrones) e hidrógeno (un protón, cero neutrones). Luego, el ^{14}C es rápidamente oxidado a la forma $^{14}CO_2$ y distribuido a través de la atmósfera*

terrestre por los vientos estratosféricos, por lo que están bien mezclados con las demás moléculas de CO_2 al llegar a la superficie terrestre. La mayoría del $^{14}CO_2$ es absorbido por los océanos, mientras que entre el 1 y 2 % se vuelve parte de la biósfera terrestre, principalmente a través de la fotosíntesis. El material vegetal y los animales que dependen de las plantas de manera directa o indirecta son "marcados" por los átomos de ^{14}C. A medida que el ^{14}C decae en los tejidos vivos es reemplazado constantemente por medio de los procesos bioquímicos en los tejidos animales o vegetales, pero cuando los organismos mueren y cesan sus procesos metabólicos, la cantidad de ^{14}C comienza a decrecer por decaimiento radiactivo a una tasa medida por la vida media (5.730 +/- 40 años). La edad radiocarbono de una muestra se basa entonces en la medición del contenido residual de ^{14}C".

En Colombia, se han utilizado materiales muy diversos en la datación de los núcleos para estudios paleoecológicos, que incluyen carbón vegetal, arcillas orgánicas, gyttjas, turbas, suelos y lodos orgánicos (Parra 2005). Aunque es un método ampliamente utilizado puede ser afectado por algunos factores tales como: flujo de los rayos cósmicos, intensidad del campo geomagnético, actividad solar, explosiones atómicas, cambios climáticos y fraccionamiento isotópico, entre otros (Bernal *et al.* 2010; Bronk Ramsey 2008), por lo cual es necesario el uso de algunos marcadores adicionales como cenizas volcánicas y el empleo de dataciones estándar y AMS (Velásquez-R. 2005). Las dataciones con radiocarbono mediante la técnica AMS tienen las ventajas de requerir muestras pequeñas (tan solo 20 mg), tomar menos tiempo que el método radiométrico (menos de 24 horas) y tener una mayor precisión que la técnica radiométrica (Beta Analytic 2018).

4. Estado del arte

El Tardiglacial abarca un período entre ~ 18 y 11,7 ka AP (Rasmussen *et al*. 2014), intervalo de tiempo durante el cual se dio la fase de deglaciación luego del LGM y que comprende tres oscilaciones climáticas principales: el estadial H1, el interestadial BA y el estadial YD (Paillard 2009). De acuerdo con Ledru y Mourguiart (2001), los eventos climáticos contrastantes que tuvieron lugar durante el Tardiglacial, se han presentado de manera no sincrónica en función de la latitud. En los trópicos de América, los patrones de humedad fueron muy variables y estuvieron influenciados principalmente por el desplazamiento de la ITCZ a largo plazo (Peterson y Haug 2006). A continuación, se presentan los resultados más importantes que se han obtenido a partir de las investigaciones paleoclimáticas para el período Tardiglacial en sitios ubicados al norte de los trópicos, al sur de los trópicos y específicamente en Colombia, que servirán como puntos de referencia para los resultados del presente estudio.

4.1 Norte de los trópicos

Actualmente, uno de los puntos de referencia más importantes a nivel global y de Suramérica, en cuanto a los patrones de paleoprecipitación, es el núcleo ODP 1002, extraído en la cuenca oceánica de Cariaco al norte de Venezuela. El núcleo marino estudiado por Haug *et al*. (2001), está constituido por sedimentos laminados de alta resolución, con capas depositadas bajo condiciones de anoxia. A partir de las láminas oscuras se identificaron los períodos de alta precipitación, caracterizados por mayor abundancia de sedimentos terrígenos con altos contenidos de Titanio. Los autores atribuyeron las variaciones de la paleoprecipitación en la Cuenca de Cariaco a la migración a largo plazo de la ITCZ más hacia el sur, reflejando un período seco durante el YD (12,6 – 11,5 ka cal AP). El Holoceno comenzó con una tendencia hacia condiciones más húmedas (período preboreal – 11,5 a 10,5 ka cal AP), seguida de un máximo en precipitación durante el Máximo Térmico del Holoceno cuando la ITCZ estuvo más hacia el norte.

Para dar soporte al estudio realizado por Haug *et al*. (2001), Peterson y Haug (2006) comparan lo encontrado en la Cuenca de Cariaco con estudios realizados en el sur de los trópicos, en los cuales se han obtenido evidencias de desplazamientos de la ITCZ

hacia el sur. En sitios en el sur de los trópicos se registran condiciones secas durante los eventos interestadiales y el Máximo Térmico del Holoceno por la ITCZ desplazada hacia el norte, así como mayor humedad durante los períodos estadiales con la ITCZ desplazada hacia el sur. Se mencionan como ejemplos el Lago Titicaca y el Salar de Uyuni, con un YD húmedo y un Holoceno temprano seco, y estudios con espeleotemas en el sureste de Brazil que registraron eventos estadiales húmedos (Baker *et al*. 2001; Baker *et al.* 2001; Wang *et al.* 2004). En cuanto a la temperatura, Lea *et al.* (2003) encontraron que los eventos estadiales e interestadiales en la cuenca de Cariaco registraron el mismo patrón de temperatura de Groenlandia, con interestadiales cálidos y estadiales fríos.

El mismo patrón de humedad en Cariaco ha sido inferido para otros sitios al norte del Ecuador a partir de núcleos continentales. En la Laguna de Los Anteojos, a los 3.920 msnm en los Andes venezolanos (Stansell *et al.* 2010), el interestadial BA comenzó cálido y húmedo (14,6 – 14 ka cal AP), con presencia de *Podocarpus* y *Polylepis,* a partir de 14 ka cal AP se presentaron condiciones secas; el YD (12,9 – 12,1 ka cal AP) fue un período frío y seco con abundancia de Asteraceae, Poaceae y la disminución de algas, *Isoetes* y *Huperzia*. En el Lago Valencia, ubicado a los 400 msnm entre la Cordillera de La Costa y la Serranía del Interior (Venezuela), se infieren condiciones secas con vegetación dispersa y un cuerpo de agua intermitente que pasó a estar permanentemente con agua a partir del Holoceno temprano (Curtis, Hodell, y Brenner 1999).

En Centroamérica se registraron períodos secos durante el estadial H1 y el YD, caracterizados por la acumulación de yeso en los sedimentos lacustres de Petén Itzá (a 110 msnm) y contenidos bajos de Titanio en los sedimentos del Lago Chalco (a 2.200 msnm). El interestadial BA fue un período húmedo que se vio reflejado en la acumulación de arcilla en Petén Itzá y contenidos altos de Titanio en el Lago Chalco (Hodell *et al.* 2008; Lozano-García *et al.* 2015). Resultados similares fueron inferidos a partir de los cambios en la vegetación, con comunidades vegetales no análogas a las actuales durante los eventos Heinrich y el calentamiento rápido de la deglaciación (Correa-Metrio *et al.* 2012). Cambios en la vegetación en función de los eventos estadiales han sido registrados en otros sitios tropicales de Suramérica ubicados en los límites de migración de la ITCZ, con mayor expansión de vegetación abierta en el norte de los trópicos

durante los estadiales y mayor cobertura de bosque durante los interestadiales (Hessler *et al.* 2010). El patrón contrario tuvo lugar en sitios ubicados en los límites de migración sur de la ITCZ.

4.2 Sur de los trópicos

Hacia el sur de los trópicos se han realizado estudios en Ecuador, Perú y Bolivia, con influencia no sólo de la ITCZ sino del ENSO. Al suroeste del Ecuador se estudiaron las lagunas Chorreras (3.700 msnm) y Pallcacocha (4.060 msnm) a partir del análisis palinológico, el porcentaje de LOI, la concentración de carbón y la susceptibilidad magnética (Hansen *et al.* 2003). Los autores infieren condiciones frías y húmedas para todo el período Tardiglacial (17 – 11 ka cal AP), con un pico seco a los ~ 13 ka cal AP caracterizado por un aumento en Poaceae, Asteraceae e *Isoetes*, así como un descenso en la abundancia de especies de bosque húmedo en el espectro polínico. En el Parque Nacional Podocarpus (sección El Tiro, 2.810 msnm), ubicado hacia el sur de Los Andes ecuatorianos, se infieren igualmente condiciones húmedas para todo el Tardiglacial (20,1 – 11,2 ka cal AP) (Niemann y Behling 2008). Otros estudios en la Laguna Pallcacocha indican que el ENSO sólo comienza a hacerse evidente en sus frecuencias actuales a partir de los 5 ka cal AP (Moy *et al.* 2002; Rodbell *et al.* 1999). Moy *et al*. (2002) atribuyen la ausencia del ENSO durante el período Tardiglacial y el Holoceno temprano a que el fenómeno aún no existía o no era lo suficientemente fuerte para producir laminación de los sedimentos.

En el lago Titicaca, ubicado a 3.810 msnm en la frontera entre Perú y Bolivia, se han realizado estudios paleoecológicos con base en polen y diatomeas. A partir de la vegetación, Paduano *et al.* (2003) reconstruyeron el período Tardiglacial como una transición muy gradual hacia el Holoceno, sin evidencia de cambios climáticos abruptos. Aunque predominan las condiciones climáticas frías, desde los 17,7 ka cal AP comienza el aumento gradual en la temperatura luego del retiro de los glaciares del área del lago. A los 21 ka cal AP comienza a ser dominante *Isoetes* y se infieren condiciones húmedas predominantes, con oscilaciones en el nivel del lago entre 17,7 y 12,5 ka cal AP, indicadas por oscilaciones entre *Isoetes* y Cyperaceae en función de la mayor o menor humedad, respectivamente. El estudio de las diatomeas también refleja condiciones húmedas durante el período Tardiglacial, inferidas con base en la abundancia de

diatomeas pelágicas de agua dulce (Tapia *et al.* 2003). Con relación al BA y al YD, sólo hay evidencia de condiciones secas entre 14,7 y 13 ka cal AP y condiciones frías entre 13 y 12,5 ka cal AP. Luego de 12,5 ka cal AP hay una tendencia a condiciones cálidas y secas (Paduano *et al.* 2003).

En el Salar de Uyuni (a 3.653 msnm) se registraron condiciones húmedas durante el evento H1 y el YD, reflejadas por la presencia del paleolago Tauca, y condiciones de sequía durante el BA, representadas por la desecación del lago (Baker y Fritz 2015). Otra fuente de información paleoclimática han sido los núcleos de hielo extraídos en Perú (nevado Huascarán) y Bolivia (nevado Sajama), en los cuales se ha estudiado la variación en el $\delta^{18}O$, el contenido de nitratos y la concentración de polvo provenientes de los ecosistemas de tierras bajas adyacentes a los nevados. A partir de estos *proxies*, Thompson *et al.* (2000) infieren condiciones frías y húmedas durante el LGM y el comienzo de la deglaciación, que culminan con un calentamiento abrupto a los 15,5 ka cal AP. Entre 15,5 y 14 ka cal AP se registra un período de condiciones cálidas y secas, para luego volver a un período frío de mayor precipitación entre 14 y 11.5 ka cal AP.

4.3 Colombia

En los primeros estudios realizados en las cordilleras Oriental y Central de Colombia, los estadiales e interestadiales fueron definidos con base en unidades estratigráficas identificadas en los núcleos en función del clima, el polen o la cronología, por lo que han recibido diferentes nombres en la literatura y se han reportado con diferentes límites temporales. Las posibles equivalencias entre estos períodos para las dos cordilleras fueron propuestas por Salomons (1986) y se listan a continuación. Los límites cronológicos de la Cordillera Oriental corresponden a las edades calibradas por Mommersteeg (1998). Los límites cronológicos en la Cordillera Central corresponden a edades calibradas a partir del paquete clam del R (versión 3.5.1) con base en las edades de Salomons (1986):

- El estadial EI Abra (11,7 -12,5 ka cal AP) de la Cordillera Oriental corresponde al estadial V (11,4 – 12,8 ka cal AP) del Parque Nacional Natural de Los Nevados (PNN Nevados) y a los estadíos glaciales de Bocatoma (Área del Cocuy) y Otún

tardío (PNN Nevados). El Abra sería equivalente en parte al estadial YD de Groenlandia (11,7 – 12,9 ka cal AP) (Rasmussen *et al.* 2014)

- El interestadial Guantiva (12,5 – 14 ka cal AP) de la Cordillera Oriental corresponde al Interestadial San Carlos (12,8 – 14,4 ka cal AP) del PNN Nevados, y sería equivalente al interestadial BA de Groenlandia (12,9 – 14,6 ka cal AP) (Rasmussen *et al.* 2014)

- El estadial La Ciega de la Cordillera Oriental (14 – 14,5 ka cal AP) corresponde al estadial IV (14,4 – 16 ka cal AP) del PNN Nevados y a los estadíos glaciales Lagunillas tardío (Área del Cocuy) y Otún temprano (PNN Nevados). Este período es un evento frío detectado por primera vez en la Laguna Ciega, intermedio entre los interestadiales Susacá y Guantiva, sin embargo, sólo ha sido detectado en algunos sitios. Esta fase podría ser equivalente al Older Dryas, pero su uso no es recomendable debido a sus límites temporales poco definidos (Rasmussen *et al.* 2014)

- El interestadial de Susacá de la Cordillera Oriental (14,5 – 16,4 ka cal AP) corresponde al interestadial de Letras (16 – 17 ka cal AP) del PNN Nevados. De acuerdo a los límites temporales de Groenlandia, este período formaría parte del estadial Heinrich 1 (18 – 14,6 ka cal AP), sin embargo, debe tenerse en cuenta que las edades calibradas durante este período pueden presentar grandes diferencias con las edades radiocarbónicas debido a variaciones en la razón $^{14}C/^{12}C$ atmosférico durante la Terminación I (Mommersteeg 1998), por lo que los límites inferiores del interestadial Susacá podrían estar sobreestimados.

- Por último, el estadial de Fúquene tardío (16,4 – 20,5 ka cal AP) de la Cordillera Oriental se encuentra dentro del estadial III (17 – 33,3 ka cal AP) del PNN Nevados y corresponde a los estadíos glaciales Lagunillas temprano (Área del Cocuy) y Murillo tardío (PNN Nevados). Parte de este período es equivalente al estadial H1.

4.3.1 Cordillera Oriental

El sitio más estudiado en los Andes colombianos ha sido la Sabana de Bogotá en la Cordillera Oriental. Entre los primeros resultados, con relación al período Tardiglacial, se encuentran los de Van der Hammen (1973), Schreve-Brinkman (1978) y Kuhry (1988). Según estos estudios, el Tardiglacial comenzó como un período muy frío y seco, caracterizado por la mayor extensión del páramo y el subpáramo. Previo al comienzo del BA, la humedad empezó una tendencia de aumento. Durante el BA, las condiciones fueron cálidas y húmedas, lo que propició una mayor abundancia de la vegetación boscosa (principalmente *Quercus*). El YD fue un período frío y seco con predominio de vegetación abierta. El comienzo del Holoceno se caracterizó por una mejora general del clima y un aumento gradual de la vegetación de bosque.

Más recientemente, estudios realizados en la Laguna de Fúquene (a 2.580 msnm) registran igualmente condiciones húmedas y cálidas durante los eventos interestadiales del Tardiglacial, y condiciones frías y secas durante el estadial El Abra (YD) que pasan a ser de nuevo cálidas y húmedas al comienzo del Holoceno (Bogotá-A *et al.* 2011; Vélez *et al.* 2003). Como se dijo anteriormente, la mayor precipitación durante el Holoceno temprano en el norte de Suramérica se ha relacionado con el máximo térmico del Holoceno, originado por el máximo de insolación en el hemisferio norte en función del ciclo de precesión (Haug *et al.* 2001). Sin embargo, a partir del núcleo Fq-BC, compuesto por los núcleos Fq-2, Fq-9 y Fq-10, Groot *et al.* (2011) no encuentran evidencia significativa de la señal debida al ciclo de precesión (23.000 años) en la variación del porcentaje de polen arbóreo. Los autores explican este resultado como consecuencia de un menor desplazamiento de la ITCZ en el norte de los Andes en función de este ciclo, lo cual tuvo una influencia menor en la variación de la precipitación debida al ciclo de precesión y en la distribución de la vegetación.

En la Laguna Ciega (3.500 msnm), Área del Cocuy (Van der Hammen *et al.* 1980), el patrón de humedad fue similar al de los demás estudios mencionados para la Cordillera Oriental. El estadial de Fúquene fue muy seco y el más frío de la última glaciación, mientras que los interestadiales de Susacá y Guantiva se vieron como períodos con una línea superior del bosque más alta. Aparentemente, *Alnus*, *Quercus*, *Morella*, *Myrsine* y Melastomataceae son los primeros taxones en llegar a los suelos del páramo luego de un evento estadial.

4.3.2 Cordillera Central

En la Cordillera Central, los resultados obtenidos por Salomons (1986) con base a secciones extraídas en el PNN Nevados, reflejan condiciones climáticas muy similares a las inferidas para la Cordillera Oriental. Adicionalmente, se menciona que el estadial IV, equivalente al estadial La Ciega, fue un período frío, pero sin evidencia de cambios en la humedad. En una de las secciones estudiadas se registró el efecto superpáramo, con porcentajes de polen arbóreo por encima del 70 % (sección TPN 36c a 3.770 msnm (Van der Hammen 1995)). En algunas áreas, los glaciares comenzaron a retroceder al comienzo del interestadial Susacá, por lo que los primeros registros de vegetación corresponden a vegetación de páramo y superpáramo durante el comienzo del BA.

4.3.3 Cordillera Occidental

La Cordillera Occidental ha sido la menos estudiada de las tres vertientes. Los estudios más recientes corresponden al análisis paleoecológico de alta resolución llevado a cabo por Velásquez-R y Hooghiemstra (2013) y Monsalve Marín (2015) en el Páramo de Frontino, ubicado a los 3.460 msnm en el norte de la Cordillera Occidental. En este sitio, la mayor parte del Tardiglacial se caracterizó por condiciones frías y húmedas, con un cambio a condiciones cálidas y secas durante la transición al Holoceno. Durante esta transición, se infiere un desplazamiento de ~700 m de la línea superior de bosque hacia mayores altitudes debido al aumento abrupto de la temperatura (~4,5°C), lo que dio lugar a la desaparición temporal del cinturón de subpáramo (Velásquez-R. y Hooghiemstra 2013).

El cambio de condiciones húmedas durante el Tardiglacial a condiciones secas en el comienzo del Holoceno es contrario a lo que se esperaría en los sitios ubicados al norte del Ecuador de acuerdo con el patrón propuesto de migración norte – sur de la ITCZ a largo plazo. En el caso del Páramo de Frontino, Velásquez-R y Hooghiemstra (2013) explican que el sitio de estudio está ubicado cerca al punto en el cual la migración anual de la ITCZ es mínima, lo que puede causar alta precipitación relacionada con la ITCZ incluso en los eventos estadiales, y a su vez, una asimetría entre las áreas montañosas de la Cordillera Occidental y áreas más secas hacia el Este. Condiciones húmedas durante el Tardiglacial también fueron registradas en el páramo de Belmira, ubicado en el norte de la Cordillera Central a los 3.265 msnm (Velásquez 2013), y en la Laguna de La

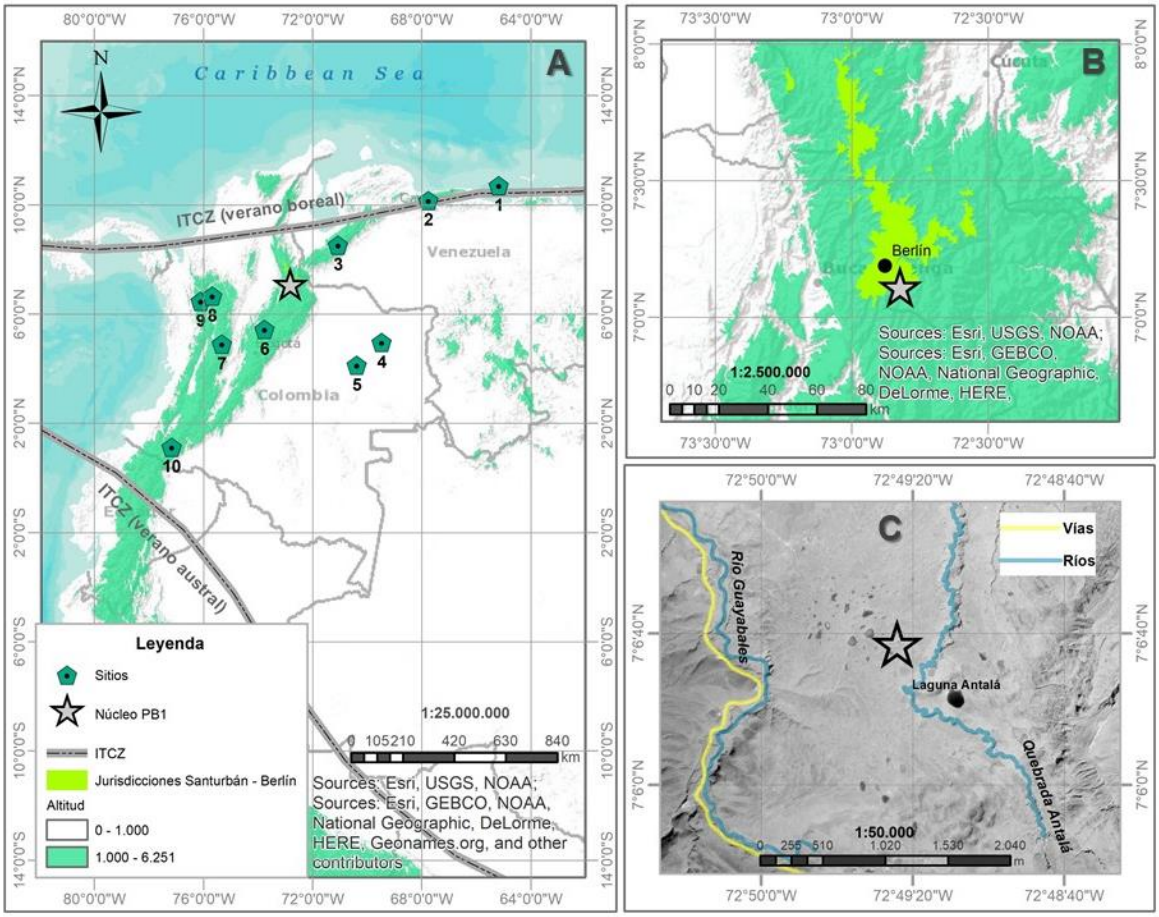
Cocha, ubicada a los 2.780 msnm hacia el sur de los Andes colombianos (González-Carranza *et al.* 2012).

5. Sitio de estudio

5.1 Ubicación

El Páramo de Berlín se encuentra dentro del Complejo Jurisdicciones Santurbán - Berlín, ubicado hacia el extremo nororiental de los Andes colombianos cerca de la bifurcación entre la Cordillera Oriental y la Cordillera de Mérida (Figura 5-1). La turbera en la cual se recuperó el núcleo sedimentario (Núcleo PB1) está ubicada en uno de los complejos lagunares de la vereda Antalá (municipio de Silos), aproximadamente 10 km hacia el sureste del centro poblado de Berlín y 1 km al este del Río Guayabales. Cerca al sitio de la perforación también se encuentran la quebrada y la laguna Antalá, a 300 y 600 m hacia el sureste, respectivamente. La perforación se hizo a una altitud de 3.570 msnm a los 07°06’37.4’’N y 72°49’24.2’’W.

Figura 5-1: Ubicación del sitio de estudio (punto indicado con estrella gris). **A:** Ubicación general del Páramo de Berlín al nororiente de la Cordillera Oriental. Se muestran también otros sitios a los cuales se hará referencia más adelante con fines de comparación: 1. Cuenca de Cariaco, 2. Lago Valencia, 3. Laguna de Los Anteojos, 4. Laguna Sardinas, 5. Laguna El Piñal, 6. Laguna de Fúquene, 7. Transecto PNN, 8. Páramo de Belmira, 9. Páramo de Frontino, 10. Laguna de La Cocha. **B.** Ubicación del complejo lagunar dentro del Complejo de Páramos Jurisdicciones Santurbán – Berlín. **C.** Ubicación de punto de la perforación dentro del complejo lagunar de la vereda Antalá.



5.2 Geología y Geomorfología

El macizo de Santander es el rasgo topográfico y estructural más importante en el área de estudio. Las rocas más antiguas del macizo son gneises y esquistos precámbricos que formaban parte del escudo guyanés. Posteriormente, estas rocas pasaron por un proceso de metamorfismo regional de grado alto durante el Paleozoico (Ward *et al.* 1973). En el área de estudio las rocas metamórficas corresponden a las formaciones Silgará y Ortoneis, las cuales son intruídas por plutones graníticos de edad jurásica (Cuarzomonzonita de Santa Bárbara y Granito de Pescadero), todas estas rocas se encuentran cubiertas por depósitos cuaternarios derivados de la acción de los glaciares,

de actividad fluvial o fluvio-glaciar (D. Ward et al. 1973). Geomorfológicamente, el Páramo de Berlín se caracteriza por presentar un paisaje de valle estrecho, bordeado por colinas con ondulaciones suaves a moderadas y por escarpes rocosos en las zonas más altas. Hacia las partes más elevadas del páramo es donde se aprecia mejor este tipo de paisaje, denominado específicamente valles glaciares, como formas heredadas de las glaciaciones del Pleistoceno (Avellaneda 2012). Hoy en día las montañas y colinas constituyen la mayor parte del paisaje geomorfológico en proceso de denudación, su altura y morfología actual depende exclusivamente de los procesos exógenos degradacionales determinados principalmente por el agua y los glaciares con fuerte incidencia de la gravedad (Avellaneda 2012). Además, se presentan otras geoformas alrededor del área de estudio que incluyen morrenas y circos. Los suelos se caracterizan por bajos contenidos de calcio, magnesio, potasio y fósforo, así como una fertilidad baja y altas cantidades de aluminio activo (Rubio *et al.* 2006)

La turbera en la cual se recuperó el núcleo sedimentario tiene un diámetro de aproximadamente 50 m, con tendencia a ser alargada. Presenta bordes no rocosos con acumulación de sedimentos que la hicieron adecuada para la exploración paleoecológica. Actualmente se encuentra en su mayor parte colmatada, pero aún puede observarse agua en la parte noroeste (Figura 5-2).

Figura 5-2: Sitio de la perforación. **A.** Vista de la turbera desde el sureste. En amarillo se indica la extensión aproximada de la turbera y el punto de la perforación. **B.** Cuerpo de agua remanente en la turbera.

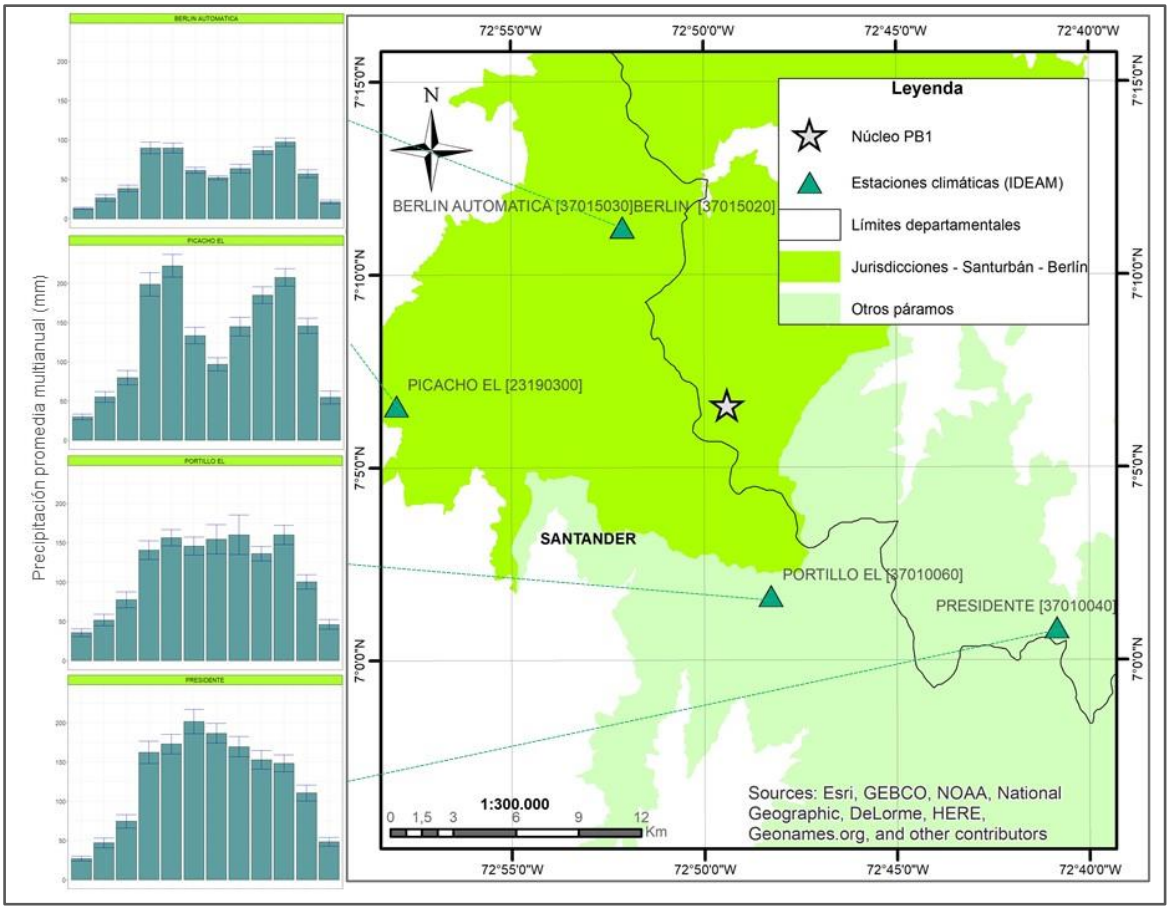
Fuente: Fotos de Luisa Fernanda Patiño Restrepo

5.3 Clima actual

En el norte de la Cordillera Oriental, los períodos húmedos o secos están determinados en gran parte por el desplazamiento de la ITCZ (Narváez-Bravo y León-Aristizábal 2001). Adicionalmente, en las zonas de alta montaña hay una disminución generalizada en la cantidad de precipitación debida al agotamiento de la humedad en la atmósfera con la altura (Mesa, Poveda, y Carvajal 1997), lo cual disminuye la humedad proveniente de los vientos alisios del noreste y sureste que ascienden forzosamente por la vertiente oriental. La temperatura está determinada por la altitud con una tasa de cambio de 0,66°C por cada 100 m de aumento en altitud (Helmens 1990).

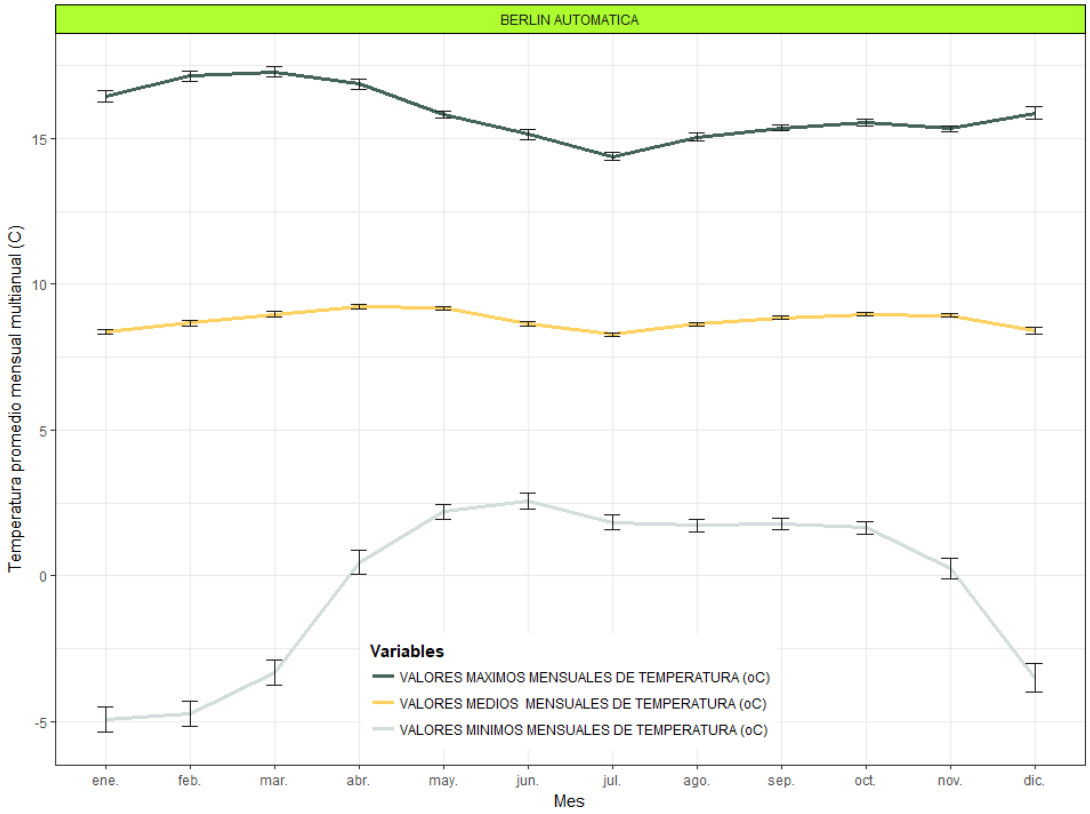
Por encima de los 3.000 msnm y dentro del área de páramo hay cuatro estaciones climáticas ubicadas cerca al sitio de estudio: El Picacho, Presidente, El Portillo y Berlín, que en conjunto cubren un período de toma de datos entre 1967 y 2016. En la Figura 5-3 se observa la distribución mensual de la precipitación para cada una de las estaciones. En general, las estaciones hacia la parte noroeste presentan un ciclo anual bimodal caracterizado por dos temporadas lluviosas, con mayor humedad en los meses de abril - mayo y septiembre – octubre, y dos temporadas secas, de diciembre – marzo y junio - agosto. Las estaciones hacia la parte sureste presentan un ciclo anual unimodal caracterizado por mayor precipitación de junio – agosto y una temporada seca de diciembre – marzo. La precipitación promedia multianual a partir de los datos de las estaciones El Picacho, Presidente y El Portillo es de 1.363 mm. La estación Berlín, ubicada más hacia el norte, presenta la precipitación promedia multianual más baja con 684 mm. Según estos valores el sitio de estudio se encuentra dentro de la clasificación de páramos secos a muy secos (IDEAM 2008).

Figura 5-3: Precipitación promedia mensual multianual (1967 - 2016) en las estaciones climáticas del IDEAM cercanas al sitio de estudio (Berlín, El Picacho, El Portillo, Presidente). La ubicación de cada una de las estaciones se representa con un triángulo. La distribución mensual de la precipitación se muestra a la izquierda. Los gráficos de bigotes representan el error estándar de estimación de la media.



Actualmente sólo la estación en Berlín cuenta con registros de temperatura (Figura 5-4). La temperatura media multianual varía poco durante el año y oscila entre los 8,3 y 9,2 °C, con una ligera disminución en los períodos secos. La temperatura máxima oscila entre los 14,4 y 17,3 °C, con una disminución marcada durante la segunda temporada seca. La temperatura mínima es la que presenta mayor variación (-4,9 y 2,3 °C) y los valores más bajos tienen lugar durante la primera temporada seca.

Figura 5-4: Temperatura promedia mensual multianual en la estación Berlín (1969 - 2016). Los gráficos de bigotes representan el error estándar de estimación de la media.



5.4 Vegetación actual

En la actualidad, el Páramo de Berlín se encuentra dentro del cinturón de vegetación abierta dominada por gramíneas. En los alrededores del sitio de estudio es común encontrar áreas utilizadas para el pastoreo de vacas, caballos y ovejas, así como cultivos de cebolla y papa, por lo que la diversidad actual de la vegetación de páramo se ha visto afectada. De acuerdo con la delimitación del Complejo de Páramos Jurisdicciones Santurbán Berlín escala 1:25.000 (Sarmiento y Ungar 2014), la línea superior del bosque en la actualidad no sobrepasa los 3.100 msnm, por lo que se encuentra ~ 500 m por debajo del sitio de estudio y tiene una representación en la lluvia polínica de 22,1 %, principalmente de los taxones de bosque Andino *Alnus*, *Cyathea*, *Dodonaea*, *Hedyosmum* y *Tiliaceae* (Arboleda, sin publicar).

En la Cordillera Oriental se han realizado varios estudios relacionados con la distribución de la vegetación regional y la vegetación local (Cleef 1981; Grabandt 1980; Van der Hammen y Cleef 1983; Helmens 1990; Hooghiemstra 1984; Mommersteeg 1998). En

estos estudios se han dividido los tipos de vegetación regional en función de la altitud de la siguiente manera: bosque tropical de tierras bajas, bosque subandino, bosque andino, subpáramo, páramo de gramíneas y superpáramo, mientras que la vegetación local se ha dividido en función de su ubicación en el gradiente de profundidad: suelos firmes higrófilos y pantanos, aguas someras (< 30 cm) y aguas profundas (2,5 m – 30 cm). A estos estudios se suma el inventario de vegetación realizado recientemente por el Herbario MEDEL de la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín (Vélez y Pérez, sin publicar), correspondiente a los cinturones de vegetación de subpáramo, páramo y superpáramo en el Páramo de Berlín. Con base en los estudios mencionados se presenta el siguiente resumen para cada uno de los tipos de vegetación.

5.4.1 Bosque tropical de tierras bajas

El bosque tropical de tierras bajas se extiende desde los 300 hasta los 1.000 msnm. La temperatura varía entre 29 y 24°C. Los valores de precipitación anual incrementan con la elevación de 800 a 1.200 mm. Los taxones más importantes son: *Acalypha*, *Annona*, Apocynaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Cactaceae, *Cecropia*, *Clusia*, *Croton*, *Eugenia*, Fabaceae, Malpighiaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Moraceae, Palmae, Rubiaceae y Sapindaceae (Helmens 1990; Mommersteeg 1998). En los registros polínicos de los altiplanos en la Cordillera Oriental estos taxones son encontrados en abundancias muy bajas.

5.4.2 Bosque subandino

El bosque subandino o bosque montano bajo se extiende desde 1.000 hasta 2.300 msnm. La temperatura varía entre 24 y 16°C. La precipitación anual incrementa desde 1.100 mm a los 1.000 msnm hasta 1.500 mm alrededor de los 2.000 msnm. El máximo de precipitación se encuentra usualmente entre 1.800 y 2.300 msnm. Algunos taxones se encuentran tanto en el bosque tropical de tierras bajas como en el bosque subandino, entre ellos: *Acalypha*, *Cecropia*, *Croton*, Fabaceae, la mayoría de Malpighiaceae y Meliaceae, Melastomataceae, Moraceae, Palmae y Rubiaceae (Hooghiemstra 1984; Mommersteeg 1998). *Alchornea*, *Billia*, *Ficus*, *Hieronima*, *Inga*, *Trema, Turpinia* y *Vismia* han sido registrados sólo en el bosque subandino. Otros taxones importantes de vegetación leñosa incluyen: *Heliocarpus*, *Salix*, *Sapium* y Urticaceae (Mommersteeg 1998). Los siguientes taxones pueden encontrarse tanto en bosque subandino como en

bosque andino: Bromeliaceae, *Cedrela* (excepto en los bosques de *Quercus*), *Cestrum*, *Clusia*, *Hydrocotyle*, Lauraceae, *Miconia*, *Myrsine, Oreopanax*, *Palicourea*, *Passiflora*, *Peperomia*, *Piper*, *Prunus*, *Psychotria*, *Rhamnus*, *Smilax*, *Solanum*, *Viburnum* y *Weinmannia* (por encima de 2.200 msnm) (Hooghiemstra 1984). También pueden encontrarse los siguientes taxones pertenecientes a Pteridophyta: *Asplenium*, *Blechnum*, Cyatheaceae, *Elaphoglossum*, *Hymenophyllum* y *Polypodium* (Hooghiemstra 1984).

5.4.3 Bosque andino

El bosque andino o bosque montano alto se encuentra desde 2.300 hasta 3.200 – 3.500 msnm. La temperatura varía entre 16 y 10°C. La precipitación es variable en función de las condiciones topográficas locales. En el rango entre 2.300 y 3.000 msnm los valores de precipitación están alrededor de 1.000 y 1.200 mm por año. En algunos sitios se presenta un segundo máximo de precipitación que coincide con la altura de la línea superior del bosque, entre 3.200 y 3.500 msnm, con valores de aproximadamente 1.800 mm anuales.

El bosque andino posee una alta diversidad florística con especies pertenecientes a los géneros *Quercus*, *Alnus*, *Morella*, *Juglans*, *Ribes*, *Berberis*, *Vaccinium*, *Rhamnus*, *Viburnum*, *Weinmannia*, *Podocarpus*, *Drimys*, *Gaultheria*, *Pernettya*, *Panopsis*, *Remigia*, *Ladenbergia, Hieronima, Geonoma, Freziera, Mauria, Gaiadendron, Bucquetia, Vallea, Polylepis, Aragoa, Cinchona, Phyllanthus, Croton, Ficus, Eugenia, Piper, Ternstroemeria, Meliosma, Saurauia, Hedyosmum, Turpinia, Bocconia, Styrax, Symplocos, Murraya, Guarea, Lantana, Lippia, Hypericum* y *Miconia*, entre otros, así como helechos pertenecientes a los géneros *Cyathea* y *Dicksonia* (Van der Hammen y Cleef, 1983). Según Grabandt (1980), dentro del bosque andino pueden encontrarse bosques dominados por *Weinmannia* (2.300 – 3.300 msnm), bosques dominados por *Quercus* (2.000 – 3.000 ó 3.600 msnm) y bosques que no presentan dominancia de estos taxones (2.500 – 2.700 msnm). En estos últimos son comunes Asteraceae, *Myrsine*, Myrtaceae, *Hesperomeles* y *Viburnum*. Los bosques de *Quercus* están restringidos a la vertiente occidental de la cordillera, lo cual puede deberse a una migración tardía de este género desde el norte (Grabandt 1980; Helmens 1990).

5.4.4 Subpáramo

El subpáramo se extiende desde los 3.200 ó 3.400 msnm hasta los 3.400 ó 3.600 msnm. La temperatura varía entre 10 y 7.5°C. La precipitación anual tiene valores entre 1.200 y 1.800 mm anuales en los sitios menos húmedos. En las áreas más húmedas puede llegar a los 3.000 mm. Los taxones más comunes son los siguientes: *Aragoa*, Asteraceae, *Arcytophyllum,* Ericaceae, *Hypericum*, Melastomataceae y *Polylepis.* En la parte alta del subpáramo puede encontrarse un cinturón de matorrales y bosques enanos dominado por una sola especie de Asteraceae o Hypericaceae, acompañada de Ericaceae y Melastomataceae (Grabandt 1980). De estos bosques, los bosques enanos de *Polylepis* son escasos en la vertiente oriental y más comunes en la vertiente occidental, en donde se encuentran entre 2.900 ó 3.300 msnm hasta 4.200 msnm. También pueden encontrarse como parches de bosque aislados en el área del páramo o como parte de la línea superior del bosque (Hooghiemstra 1984).

Para el Páramo de Berlín, Vélez y Pérez (sin publicar) reportan las siguientes especies creciendo en la transición bosque andino – subpáramo: *Mutisia clematis*, *Rubus acanthophyllos*, *Hesperomeles cf. nítida* y *Rubus roseus*; entre las Pteridophyta están *Hymenophyllum axillare*, *Hymenophyllum tomentosum*, *Phlegmariurus linifolius*, *Melpomene personata* y *Eriosorus flexuosus*. En arbustales a mayores altitudes pueden encontrarse *Pentacalia lindenii*, *Escallonia myrtilloides*, *Vicia andicola*, *Holodiscus argenteus* y *Hesperomeles ferruginea*.

5.4.5 Páramo de gramíneas

El páramo se extiende desde los 3.400 ó 3.600 msnm hasta los 4.000 ó 4.200 msnm. La temperatura varía entre 7.5 y 3°C. La precipitación anual tiene valores entre 1.000 y 1.400 mm anuales. En los páramos ubicados en las vertientes secas de la Cordillera Oriental la vegetación dominante son los pastos, principalmente *Calamagrostis effusa* (Cleef 1981), que incluso llegan a reemplazar la vegetación arbustiva y de bosque enano (Grabandt 1980). Otros taxones comunes son *Acaena*, Asteraceae, *Azorella*, *Castratella*, *Espeletia*, *Espeletiopsis*, *Oreobolus*, *Oritrophium* y *Sphagnum.* En páramos secos son comunes *Aragoa*, *Geranium*, *Lobelia*, *Lysipomia*, *Paepalanthus* y *Plantago* (Mommersteeg 1998). En algunos casos, en las partes más altas del páramo disminuye la cobertura de pastos y pasan a ser comunes los arbustos de *Hypericum* y los helechos del género *Jamesonia* (Grabandt 1980).

Para el Páramo de Berlín, Vélez y Pérez (sin publicar) reportan las siguientes especies creciendo en páramo abierto: *Eryngium humile, Niphogeton glaucescens, Espeletiopsis funckii, Espeletiopsis caldasii, Espeletiopsis santanderensis, Sabazia trianae, Achillea millefolium, Espeletia standleyana, Diplostephium glutinosum, Espeletia cf. roberti, Espeletia conglomerata, Gaultheria santanderensis, Vicia andicola, Acaulimalva purdiei, Anthoxanthum odoratum, Cortaderia hapalotricha, Aciachne acicularis, Cortaderia bífida, Acaena elongata, Lachemilla aphanoides, Holodiscus argenteus, Hesperomeles obtusifolia, Arcytophyllum muticum, Buddleja bullata* y los helechos *Elaphoglossum glabellum* y *Lycopodium clavatum.*

Algunas especies se reportan también en páramo abierto sobre taludes, sitios empinados o zonas rocosas: *Plagiocheilus soliviformis, Espeletiopsis santanderensis, Gaultheria hapalotricha, Noticastrum marginatum, y Galium hypocarpium,* además de los helechos *Polystichum orbiculatum, Elaphoglossum glabellum, Phlegmariurus lignosus, Lycopodium clavatum, Phlegmariurus brevifolius, Melpomene moniliformis, Pleopeltis murorum* y *Asplenium monanthes*.

5.4.6 Superpáramo

El superpáramo se extiende desde los 4.000 ó 4.200 msnm hasta los 4.800 ó 5.000 msnm. La temperatura promedio anual es < 3°C. La precipitación anual tiene valores entre 800 y 1.000 mm anuales. Los taxones más comunes son Caryophyllaceae, *Diplostephium, Draba, Geranium, Lachemilla, Loricaria*, *Pentacalia*, *Pernettya, Senecio* y *Valeriana* (Grabandt 1980; Mommersteeg 1998). En el Páramo de Berlín, por encima de los 3.950 msnm se registran las siguientes especies: *Espeletia conglomerata, Loricaria complanata, Pentacalia almorzana, Diplostephium rhomboidale, Draba arbuscula, Gaultheria santanderensis, Calamagrostis recta, Calamagrostis aff. jamesonii, Muehlenbeckia volcánica, Lachemilla polylepis*, *Lachemilla moritziana* y *Nertera granadensis* (Vélez y Pérez, sin publicar).

5.4.7 Vegetación local

De acuerdo a los estudios de Grabandt (1980), en la vegetación local pueden encontrarse los siguientes taxones en función del gradiente de profundidad:

- Comunidades acuáticas: *Isoetes*, *Tillaea*, *Callitriche*, *Limosella*, *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Elatine*, *Juncus* y *Eleocharis*. De acuerdo con Cleef (1981), las especies de *Isoetes* pueden tener una longitud desde 2-3 cm hasta 60 cm. Normalmente se encuentran sumergidas, pero también pueden comportarse como anfibios (*Isoetes karstenii*) o formar montículos pantanosos sobre los cuales se puede caminar (*Isoetes andicola*).

- Comunidades de pantanos y ciénagas: Cyperaceae, Asteraceae y Valerianaceae.

- Vegetación de cojines: *Plantago rígida*, Juncaceae, Scrophulariaceae, *Werneria* y *Distichia*.

En el Páramo de Berlín se registran las siguientes especies creciendo en zonas encharcadas o muy húmedas en el cinturón de páramo: *Azorella crenata, Acaulimalva purdiei, Lachemilla killipii, Lachemilla pinnata, Lachemilla galioides, Harperocallis sessiliflora*, *Viola humilis* y el helecho *Blechnum loxense*. Se registró también la presencia de *Montia fontana* en zonas inundadas a borde de quebrada (Vélez y Pérez, sin publicar).

6. Metodología

6.1 Obtención del núcleo

La extracción se realizó de forma manual con una sonda rusa de 50 cm de avance y 5 cm de diámetro, modificada por Parra *et al.* (Monsalve Marín 2015). La sonda rusa tiene la ventaja de no ocasionar distorsiones ni pérdidas del sedimento (Parra, Rangel-Ch, y Van der Hammen 2010a). De acuerdo a lo propuesto por Parra *et al.* (2010b), con el fin de evitar los posibles problemas de continuidad estratigráfica entre extracciones sucesivas de la misma perforación, se recuperaron dos núcleos paralelos traslapados entre sí (Núcleo PB1 y núcleo gemelo), ubicados en un área de 1 m^2 y que abarcan una profundidad de 329 cm. El núcleo gemelo empezó a una profundidad de 0 cm, el núcleo PB1 comenzó a partir de los 15 cm. Las secciones fueron fotografiadas y descritas estratigráficamente en campo para luego ser transportadas al Laboratorio de Paleoecología de la Universidad Nacional de Colombia – Sede Medellín. Cada sección fue transportada en tubos de PVC (sellados con viniplex y aluminio) y almacenada a 4°C.

Como una primera aproximación a la batimetría de la turbera, se hicieron mediciones de la profundidad de los sedimentos, espaciadas 10 m a partir del punto de la perforación a manera de cruz, esto con el fin de identificar la parte más profunda de la turbera en donde podría encontrarse el registro más completo y menos perturbado de la sedimentación (Parra, Rangel-Ch, *et al.* 2010a). La interpolación espacial de los datos se llevó a cabo con la herramienta Spline del paquete de Análisis espacial de ArcGis (versión 10.3.1).

6.2 Estratigrafía

La descripción estratigráfica estuvo a cargo de Santiago David Valle, Luisa Fernanda Patiño Restrepo y el profesor Luis Norberto Parra Sánchez, miembros del grupo de investigación en “Palinología y Paleoecología”. Previo al trabajo de descripción se hizo una limpieza exhaustiva del núcleo (Núcleo PB1) para eliminar cualquier tipo de contaminación y observar más claramente características como el color, la granulometría y la textura. Se identificaron también las partes del núcleo con presencia de restos vegetales y de carbón. La descripción estratigráfica se hizo también para el núcleo

gemelo con el fin de analizar posibles hiatos en la columna de sedimento, pero los análisis posteriores de LOI, polen y geoquímica se hicieron sólo para el núcleo PB1.

6.3 Cronología

Las muestras para datación fueron determinadas en función de los cambios estratigráficos del núcleo. En total, se dataron 16 muestras de sedimento por el método de radiodatación con ^{14}C AMS en el laboratorio Beta Analytic Inc. La calibración de las edades radiocarbono convencionales se hizo mediante la curva de calibración de IntCal13 (Reimer *et al.* 2013), incluida en Bacon (versión 2.2 (Blaauw y Christen 2013)). Para los centímetros del núcleo que no cuentan con dataciones, las edades fueron calculadas con base al modelo smooth-spline (version 2.2; (Blaauw y Christen 2013). En este trabajo todas las edades se expresan como edades calibradas antes del presente (años cal AP).

6.4 Pérdidas por ignición (LOI)

El procedimiento para determinar las pérdidas por ignición (Dean 1974) se llevó a cabo en el laboratorio de Génesis del Suelo de la Escuela de Geociencias (Facultad de Ciencias) y estuvo a cargo de Diana Arboleda Oviedo y el profesor Luis Norberto Parra Sánchez. El cálculo se hizo para una muestra de 1 cm^3 (Parra, Rangel-Ch, y Van der Hammen 2010), extraída en cada cm del núcleo, y consistió en la determinación del peso del material volatilizado durante dos horas a 550°C. Previo al calentamiento a 550°C, las muestras y los crisoles a utilizar fueron secados al horno a 105°C durante 24 horas. El peso del material volatilizado se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$P_{Svolatilizado} = P_{S-105°C} - (P_{SC-550°C} - P_{C-105°C})$$

Donde:
$P_{Svolatilizado}$: peso del sedimento volatilizado a 550°C.
$P_{S-105°C}$: peso seco de la muestra de sedimento a 105°C.
$P_{SC-550°C}$: peso de la muestra junto con el crisol luego de ser calentados a 550°C.
$P_{C-105°C}$: peso seco del crisol a 105°C.

Las pérdidas por ignición a partir del material volatilizado se calcularon con la siguiente fórmula:

$$LOI(\%) = \frac{P_{Svolatilizado}}{P_{S-105°C}} * 100$$

6.5 Geoquímica

Para el análisis de geoquímica se extrajeron canaletas plásticas con sedimento en cada sección del núcleo PB1 que fueron enviadas inicialmente a la profesora María Vélez (Universidad de Regina) para su posterior envío al Large Lakes Observatory en la Universidad de Minessota Duluth. Se utilizó la técnica de microfluorescencia que permite establecer la composición y cantidad de elementos presentes por medio de la aplicación de rayos X al sedimento (Jansen *et al.* 1998). El análisis fue llevado a cabo en un COX Analytical Core Scanning XRF a una resolución de 10 mm y 15 segundos de permanencia.

6.6 Análisis palinológico

Las personas encargadas del procesamiento y montaje de muestras para análisis palinológico fueron Ivonne Marcela Castañeda Riascos y Diana Arboleda Oviedo, miembros del grupo de investigación. Se siguieron los protocolos estándar del laboratorio de Paleoecología de la Universidad Nacional de Colombia – Sede Medellín en función del tipo de muestra: acetólisis para material orgánico (Erdtman 1952) o ácido fluorhídrico para material arcilloso (Pansu y Gautheyrou 2006). Para el cálculo de las concentraciones de polen no se emplearon marcadores exóticos debido a la alta variación que presentan con relación al número de esporas (Velásquez *et al.* 1999), en vez de ello, se decidió realizar censos. El montaje de placas se hizo a partir de volúmenes conocidos (7 – 8 µl) con parafina como sellante (punto de fusión 58°C) y gelatina glicerinada como medio de montaje (Kisser 1935).

A partir de la lluvia polínica actual en el Páramo de Berlín (centímetro superficial del núcleo PB1) se determinó la curva de acumulación de taxones en función del número de granos de polen y esporas contados. Con base en esta información, se realizaron 2.500 simulaciones de conteo en R (versión 3.5.1) y se estableció un mínimo de conteo de 1.200 granos de polen y esporas para registrar un promedio entre 60 y 70 % de la diversidad (Velásquez *et al.* 1999). Los conteos se hicieron para cada centímetro del núcleo. Las algas y los hongos también fueron contados para cada centímetro como complemento al análisis palinológico. Para la identificación de los palinomorfos se tuvo a disposición la colección palinológica del Laboratorio de Paleoecología, así como diferentes atlas ya publicados (Bogotá-A, Lamprea y Rangel-Ch 1996; Castañeda 2013;

Colinvaux, De Oliveira, y Moreno Patino 1999; Hooghiemstra 1984; Murillo y Bless 1974, 1978; Roubik y Moreno Patino 1991; Velásquez-R. 1999).

Los taxones identificados correspondientes a la vegetación regional se agruparon en tres categorías en función del cinturón de vegetación al cual pertenecen: bosque subandino, bosque andino y páramo. Los taxones correspondientes a la vegetación local se agruparon en tres categorías a lo largo del gradiente de profundidad: vegetación de cojines (pantanos y suelos higrófilos), vegetación de aguas someras (< 30 cm de profundidad) y vegetación sumergida (2,5 – 0,3 m de profundidad). El cálculo de los porcentajes de abundancia se hizo separadamente para los taxones de la vegetación regional y vegetación local. Los porcentajes de Pteridophyta (a excepción de *Cyathea* y *Lycopodium*), musgos, hongos y algas fueron calculados con base en la suma total (vegetación regional + vegetación local). La concentración de polen fue calculada para cada centímetro del núcleo en granos/cm^3 tomando como base el volumen conocido de cada una de las placas contadas. En los diagramas de polen sólo se tuvieron en cuenta los taxones con una abundancia mayor al 1 % en al menos una de las muestras. El cálculo de porcentajes y las gráficas fueron hechos en TILIA y TILIAGRAPH (versión 2.0.41; Grimm, 1991). Las zonas en el diagrama de polen se determinaron con base en un análisis cluster constreñido a partir de la suma de cuadrados totales (Gill, Shomrony y Fligelman, 1993; CONISS; Grimm, 1987).

La paleotemperatura y la posición de la línea superior del bosque (UFL) fueron calculadas a partir de las siguientes ecuaciones:

$$UFL = 3.100 + \left[\frac{AP\% - 22{,}1}{5}\right] * 100$$

Donde:
UFL = Línea superior del bosque en msnm.
3.100 = UFL actual con base en la delimitación del complejo de páramos Jurisdicciones Santurbán Berlín, escala 1:25.000 (Sarmiento y Ungar 2014).
AP% = Porcentaje de polen arbóreo.
22,1 = AP% actual a la elevación del sitio de estudio (Arboleda, sin publicar).
Cada 5 % de cambio en AP % corresponde a un cambio de 100 m en la UFL (Hooghiemstra 1984).

$$MAT = 8{,}8 + \left[\frac{UFL - 3.100}{100}\right] * 0{,}66$$

Donde:
MAT = Temperatura media anual (°C).
8,8 = Temperatura media anual a la elevación del sitio de estudio a partir de los datos de temperatura de la estación Berlín (IDEAM).
Cada 100 m de desplazamiento en la UFL corresponden a un cambio de 0,66 °C (Helmens 1990).

Los niveles del agua fueron descritos cualitativamente en función del porcentaje de *Isoetes* en el diagrama de la vegetación acuática de la siguiente manera: categoría 1 – *Isoetes* entre 0 y 20 %, categoría 2 – *Isoetes* entre 20 y 40 %, categoría 5 – *Isoetes* entre 40 y 60 %, categoría 4 – *Isoetes* entre 60 y 80 %, categoría 5 – *Isoetes* entre 80 y 100 %.

7. Resultados

A continuación, se presentan los resultados obtenidos para cada uno de los *proxies*, así como la reconstrucción del clima y la vegetación a partir de ellos. Estos resultados corresponden sólo a una parte del núcleo PB1 (68 – 229 cm), que de acuerdo con la cronología (Sección 7.2), contiene sedimentos depositados durante el período Tardiglacial. Los resultados correspondientes a las otras secciones del núcleo, así como parte de las transiciones, se presentan en las tesis de Arboleda (sin publicar) y David (sin publicar).

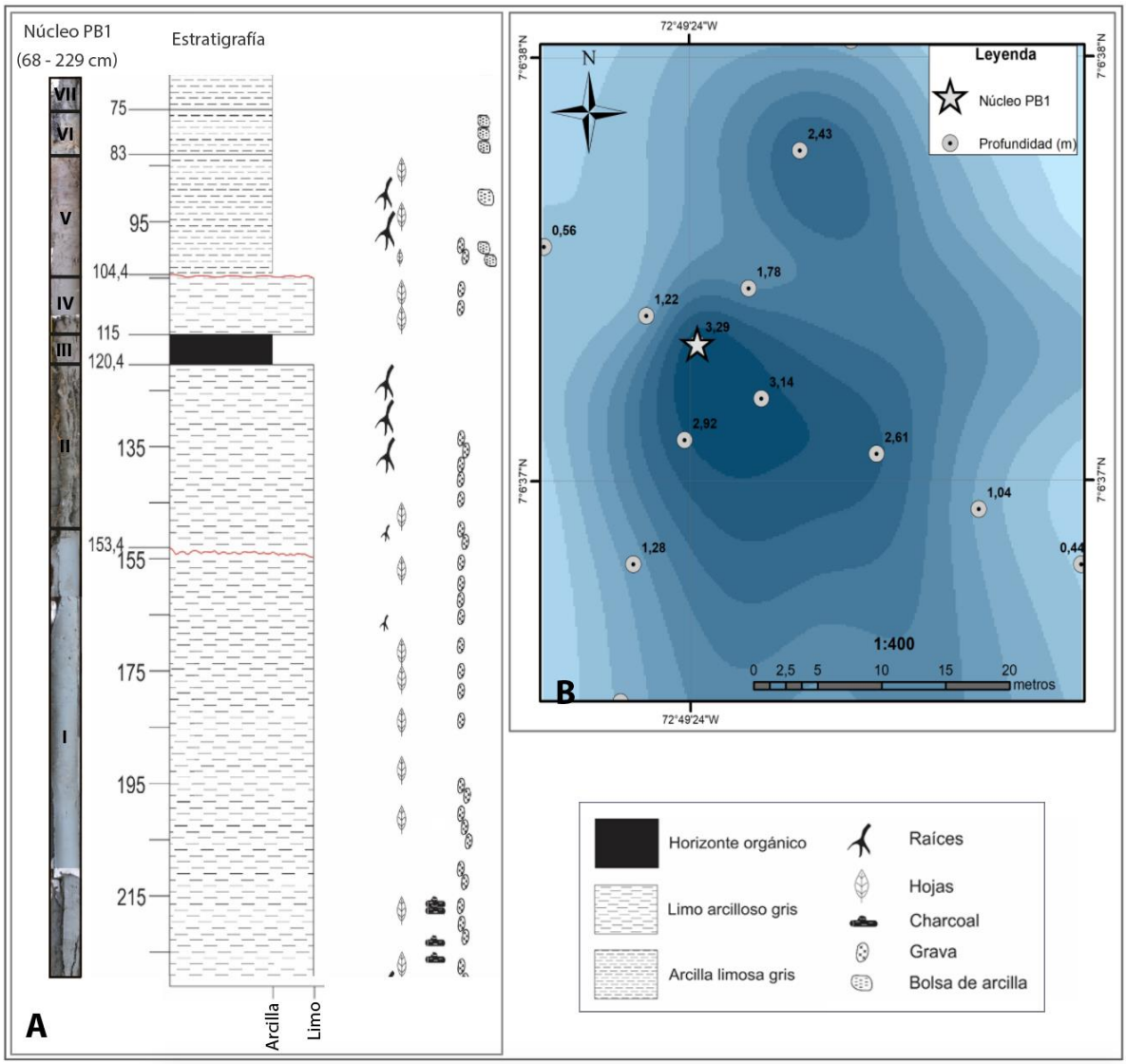
7.1 Estratigrafía

En general, los sedimentos depositados durante el período Tardiglacial corresponden a limo arcilloso y arcilla limosa con contenidos variables de arena fina a muy fina y grava. Se presentan además restos de carbón, fragmentos de raíces, pedazos de tallos y hojas. En total, pueden identificarse siete estratos numerados desde la base hacia la parte superior de los sedimentos (Figura 7-1).

El estrato I (229 – 152 cm) contiene sedimentos de limo arcilloso de color gris claro a gris oscuro. El contenido de arena fina a muy fina varía entre 5 y 10 %, en algunos casos alcanza un 15 %. Hacia la parte superior de la secuencia se presenta una tendencia de aumento en el tamaño de grano de las arenas y en el contenido de gravas que alcanzan un 10 %, además, se hacen más comunes los fragmentos de raíces, pedazos de tallos y hojas. El tope del estrato está marcado por una superficie de erosión con grietas de desecación que se extienden aproximadamente 10 cm. En la parte inferior de la secuencia son comunes los restos de carbón.

Los estratos II (152 – 120 cm) y IV (115 – 105 cm) contienen sedimentos de limo arcilloso de color gris oscuro. El contenido de arena fina a muy fina es de aproximadamente 15 %, las gravas se encuentran representadas en un 5 %. El estrato II presenta gran cantidad de raíces, una de ellas puede seguirse por casi toda la secuencia, desde ~ 120 a 140 cm. Los estratos II y IV se encuentran separados por una capa de limo orgánico correspondiente al estrato III (120 – 115 cm). Los contactos del estrato III con los estratos II y IV se caracterizan por ser netos.

Figura 7-1. **A**. Columna estratigráfica del núcleo PB1 para los sedimentos depositados durante el período Tardiglacial (68 - 229 cm). A la izquierda se presenta la columna de sedimentos a partir de las fotografías tomadas en campo por el profesor Norberto Parra, así como la delimitación de los diferentes estratos. La leyenda se muestra en la parte inferior derecha. **B**. Batimetría de la turbera con la ubicación del núcleo PB1 indicada con una estrella.



El estrato V (105 – 83 cm) inicia con una superficie de erosión. La secuencia se presenta como una mezcla de material limo – arcilloso, limo – arenoso, arcillo – limoso y orgánico. Los limos son de color pardo con una fracción de arena fina, mientras que el material arcillo limoso es de color gris claro con arena muy fina en menos del 5% y abundantes restos vegetales. Este estrato presenta una grieta entre 87 y 100 cm rellena de materia orgánica. El límite entre los estratos V y VI (cm 83) es neto.

El estrato VI (83 – 75 cm) contiene sedimentos de arcilla limosa parda grisácea a gris moteada de naranja, con varias bolsas de arcilla y presencia de raíces actuales. El contenido de arena muy fina no sobrepasa el 5%. El estrato VII (75 – 68 cm) corresponde a una arcilla limosa gris clara con arena muy fina en menos del 5% y un alto contenido de raíces actuales.

7.2 Cronología

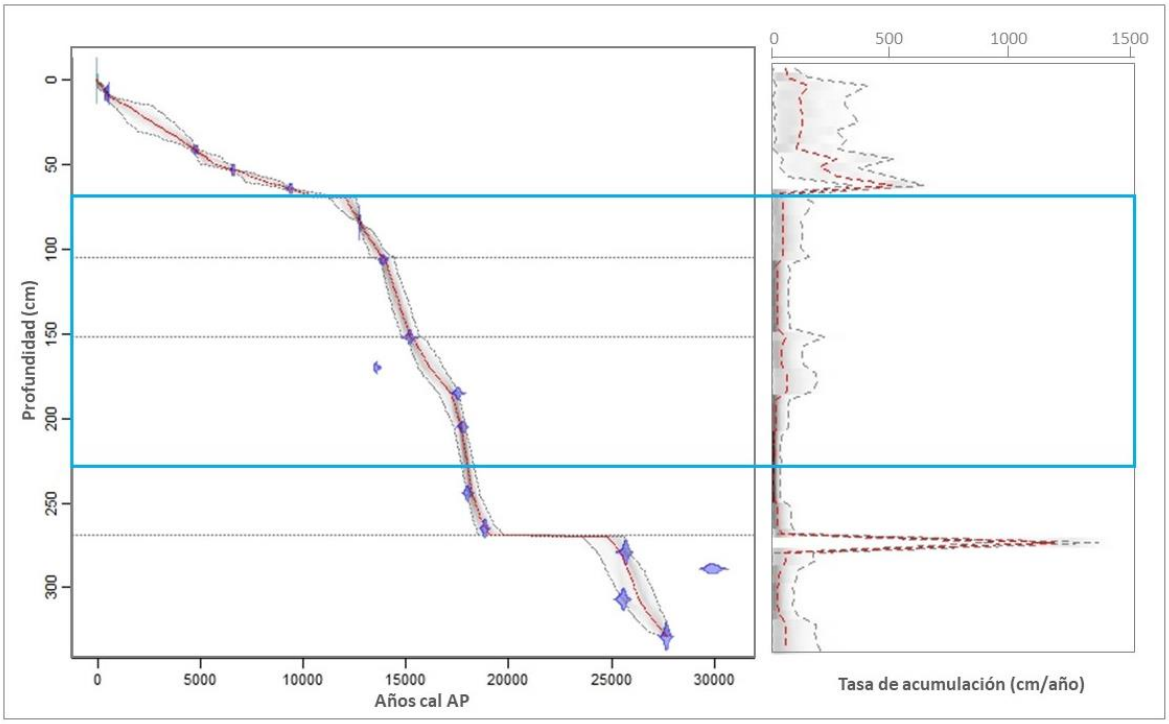
De acuerdo con la cronología, los sedimentos depositados entre los centímetros 68 y 229 del núcleo PB1 abarcan un período de tiempo entre 11662,2 y 18008,8 años cal AP, correspondientes al Tardiglacial. En la Tabla 7-1 se muestran las dataciones dentro de este período, el cálculo del modelo de edad se hizo con base en las 16 dataciones hechas para todo el núcleo. Como resultado se tiene que el 88 % de las dataciones se encuentran dentro de los intervalos de confianza del modelo al 95 %. En la

Figura 7-2 se representa el modelo de edad en el intervalo de tiempo correspondiente al Tardiglacial, registrado casi de manera continua con una tasa de sedimentación promedia de ~ 40 años/cm. Sólo se presentan dos hiatos de cerca de 200 años en los centímetros 152 y 105. El primer hiato (152 cm) está marcado por una superficie de erosión con grietas de desecación que se extienden aproximadamente 10 cm y corresponde al límite entre los estratos I y II (15408 años cal AP). El segundo hiato (105 cm) corresponde al límite entre los estratos IV y V (13970 años cal AP), inferido igualmente a partir de una superficie de erosión.

Tabla 7-1: Dataciones con radiocarbono AMS del núcleo PB1 correspondientes al período Tardiglacial. Se presenta el rango de edades calibradas y la edad calibrada con base en los resultados de Beta Analytic. En la última columna se presentan las edades calibradas a partir del modelo de Bacon.

Lab. no.	Profundidad (cm)	Material datado	14C yr BP	Rango de edades (años cal AP)	Edad (años cal AP)	Edad (años cal AP) modelada a partir de Bacon
Beta-453936	84	Sedimento orgánico	10800 +/- 30	12725 - 12695	12710	12739
Beta-453937	106	Sedimento orgánico	12020 +/- 30	13970 - 13765	13810	13993
Beta-453938	152	Sedimento orgánico	12730 +/- 40	15255 - 15095	15165	15408
Beta-453939	170	Sedimento orgánico	11740 +/- 40	13600 - 13470	13560	16145
Beta-464871	185	Sedimento orgánico	14370 +/- 50	17696 - 17307	17530	17184
Beta-453940	205	Sedimento orgánico	14570 +/- 40	17865 - 17645	17750	17669

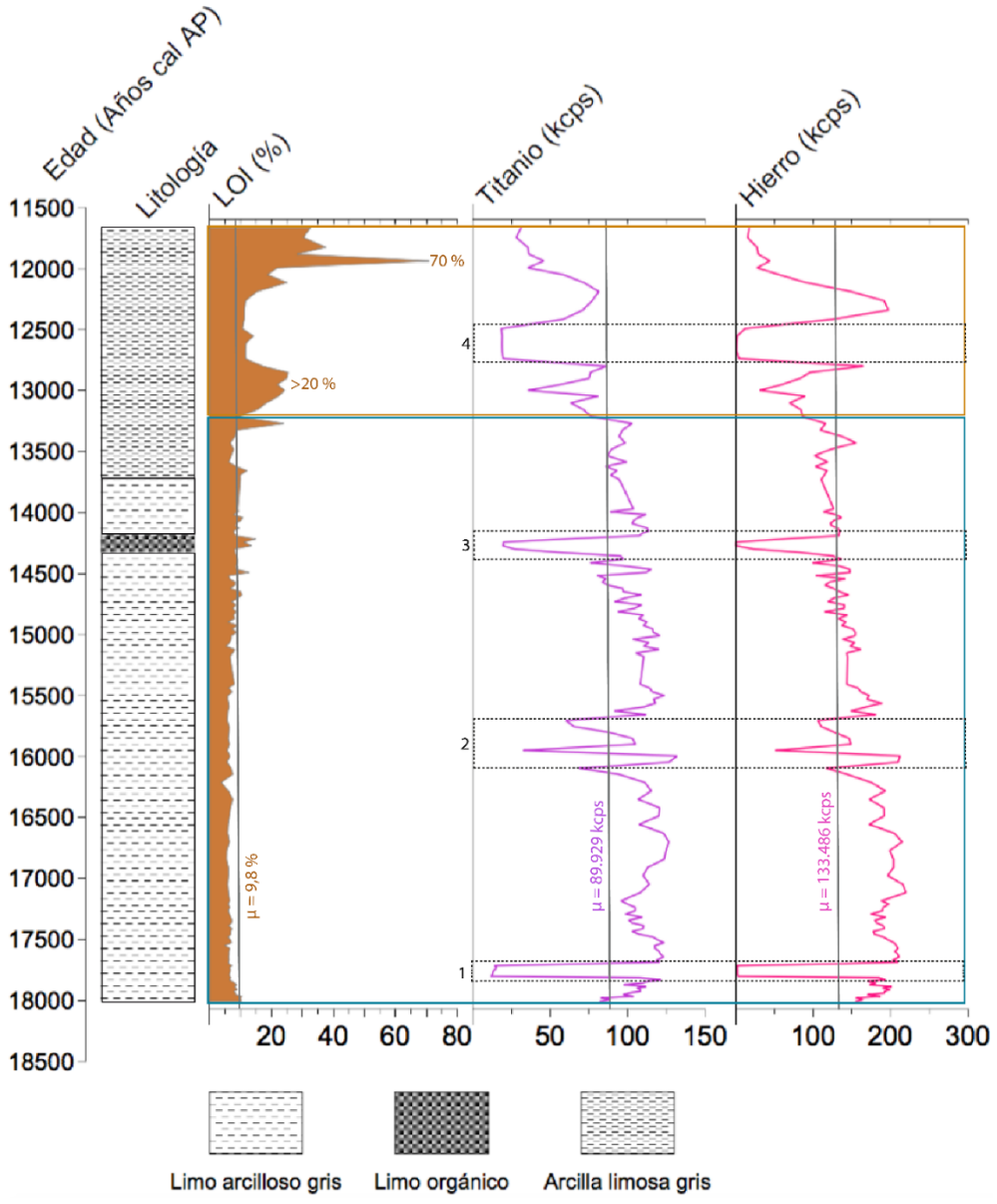
Figura 7-2: Gráfica de edad vs profundidad para el núcleo PB1 con base en el modelo smooth-spline (version 2.2; (Blaauw and Christen, 2013)), la sección correspondiente al período Tardiglacial se indica con un recuadro azul claro. Las áreas azul oscuro representan las edades ^{14}C calibradas. Las sombras grises representan los intervalos de confianza del modelo al 95 %, la línea roja sería el mejor modelo con base en la edad media ponderada para cada profundidad. Los hiatos se indican con líneas horizontales punteadas. A la derecha se muestra la gráfica de la tasa de acumulación de los sedimentos calculada a partir de Bacon (versión 2.2; (Blaauw and Christen, 2013)).



7.3 Pérdidas por ignición

En la mayor parte del núcleo el LOI permanece relativamente constante con valores bajos que no sobrepasan el 15 % (Figura 7-3). Hacia la parte final se tienen dos aumentos importantes, el primero entre 13325 y 12801 años cal AP que sobrepasa el 20 % y corresponde a la segunda mitad del estrato V, y el segundo a los 11937 años cal AP que alcanza un 70 % y se encuentra dentro del estrato VII. Hacia el final del período el LOI disminuye nuevamente hasta alcanzar valores alrededor de un 30 %. Se asume que la mayor parte de la materia orgánica detectada por el LOI proviene de la vegetación local, por lo que mayores porcentajes de LOI indican períodos secos con niveles bajos del cuerpo de agua y mayor disponibilidad de hábitat para el establecimiento de la vegetación de aguas someras y de cojines.

Figura 7-3: LOI y Geoquímica del núcleo PB1 para el período Tardiglacial. La media de cada variable (μ) se muestra hacia la parte inferior de la gráfica junto con una línea vertical indicando su ubicación respecto a las mediciones. El recuadro azul representa una fase relativamente más húmeda con porcentajes de LOI por debajo de la media y contenidos de Fe y Ti por encima de la media (a excepción de las secciones de cambio mencionadas en el texto – Sección 7.4). El recuadro café indica una fase relativamente seca, con contenidos de Fe y Ti que tienden a estar por debajo de la media y porcentajes de LOI por encima de la media.



7.4 Geoquímica

En la Figura 7-3 se muestran los resultados de la geoquímica para los elementos Fe y Ti, los más usados comúnmente para inferir paleoprecipitación (Haug *et al.* 2001; Lozano-García *et al.* 2015; Monsalve Marín 2015; Muñoz *et al.* 2017; Peterson, Haug y Hughen

2000). Fe y Ti, junto con otros elementos litogénicos (Si, K y Al), ocurren principalmente en silicatos y óxidos terrígenos, por lo que contribuyen en gran medida a la carga de detritos derivada de la erosión de las rocas continentales y son indicativos del transporte de sedimentos (Davies, Lamb y Roberts 2015). Aunque las variaciones en Fe pueden ser atribuidas a cambios redox en el sedimento, Ti es insensible a estas variaciones (Yarincik, Murray y Peterson 2000) y, en el caso del Páramo de Berlín, muestra un patrón muy similar al de Fe (correlación positiva de 0.91), por lo que puede decirse que estos elementos no están controlados diagenéticamente y ambos pueden interpretarse como entrada de sedimentos terrígenos al cuerpo de agua (Haug *et al.* 2001; Lozano-García *et al.* 2015; Muñoz *et al.* 2017; Peterson *et al.* 2000)

Se observa una tendencia general de disminución en los valores de Fe y Ti, con cuatro secciones de cambio marcado que se presentan espaciadas en el tiempo cada 1.690 años aproximadamente: 1. 17801 – 17715 años cal AP, 2. 16097 – 15803 años cal AP, 3. 14383 – 14189 años cal AP y 4. 12739 – 12492 años cal AP. El tercero de estos intervalos de tiempo corresponde también al período de acumulación de limo orgánico en la columna de sedimento. El último intervalo de disminución en Fe y Ti se encuentra al comienzo del estrato VI. Los cambios abruptos en la humedad a partir de la geoquímica no parecen verse reflejados en el LOI, pero sí la tendencia general hacia condiciones secas al final del Tardiglacial con contenidos de Fe y Ti por debajo de la media. En cualquier caso, es importante considerar que las secciones de cambio mencionadas que no se vean reflejadas en otros *proxies* podrían estar influenciadas por otros factores artificiales no relacionados con los sedimentos, como por ejemplo errores de calibración y diferentes contenidos de agua entre las secciones del núcleo (Solignac *et al.* 2011).

7.5 Análisis palinológico

En total, se identificaron 128 taxones de polen y esporas a nivel de género o familia. Los taxones identificados se listan en la Tabla 7-2 en función del cinturón de vegetación al cual pertenecen (vegetación regional) o en función de su ubicación en el gradiente de profundidad (vegetación local): cojines en suelos firmes higrófilos y pantanos, vegetación de aguas someras (< 30 cm) y plantas sumergidas en aguas profundas (2,5 m – 30 cm). Los taxones con abundancias mayores al 1 % se presentan en los diagramas de polen de vegetación regional (Figura 7-4) y vegetación local (Figura 7-5). En promedio, se hicieron conteos de 1.419 granos de polen y esporas a partir de los volúmenes contados

para cada cm, que variaron entre 7 µl para la muestra más abundante y 62 µl para la muestra más pobre. A partir del agrupamiento por cluster constreñido, se delimitaron 7 zonas para el análisis palinológico que se describen a continuación.

Tabla 7-2. Granos de polen y esporas identificados para el período Tardiglacial, organizados por grupos de vegetación local y regional. Los Pteridophyta no identificados no se incluyeron en ningún grupo de vegetación.

Bosque subandino	**Bosque andino**		**Páramo**		**Cojines**
Acalypha	*Alnus*	Loranthaceae	*Acaena/Polylepis*	Lamiaceae	*Lysipomia*
Alchornea	*Antidaphne*	*Miconia sp.*	Amaranthaceae	Liliaceae	*Plantago*
Annonaceae	Anacardiaceae	*Monina*	*Arcytophyllum*	*Lupinus*	
Apocynaceae	Araliaceae	*Morella*	Asteraceae	*Montia*	**Someras**
Bignoniaceae	*Begonia*	*Myrsine*	*Begonia*	*Muehlenbeckia*	Apiaceae
Bombacaceae	*Bocconia*	Myrtaceae	*Bomarea*	*Nertera*	Cyperaceae
Billia	Boraginaceae	*Oenothera*	*Borreria*	Onagraceae	*Lachemilla*
Bursera	*Clethra*	*Palicourea*	Brassicaceae	Orchidaceae	*Ludwigia*
Cecropia	Clusiaceae	*Passiflora*	Bromeliaceae	*Oxalis*	Ranunculaceae
Celtis	*Croton*	*Podocarpus*	*Calceolaria*	Poaceae	*Thalictrum*
Euphorbiaceae	*Cybianthus*	Proteaceae	Campanulaceae	Polygonaceae	*Typha*
Fabaceae	*Daphnopsis*	*Psychotria*	Caryophyllaceae	Portulacaceae	
Malphigiaceae	*Dodonaea*	*Quercus*	Chenopodiaceae	*Puya*	**Sumergidas**
Malvaceae	*Drymis*	*Rhamnus*	Convulvulaceae	*Ribes*	*Isoetes*
Meliaceae	Elaeocarpaceae	Rubiaceae	Ericaceae	Scrophulariaceae	*Myriophyllum*
Urticaceae	*Escallonia*	*Sapium*	*Gentiana*	*Sisyrinchyum*	
Pilea	*Eugenia*	Solanaceae	Gentianaceae	*Valeriana*	
Piperaceae	*Gaiadendron*	*Styloceras*	*Geranium*	*Rumex*	
Sapindaceae	Gesneriaceae	*Symplocos*	Hypericaceae		
Tiliaceae	*Gordonia*	*Ternstroemia*	Iridaceae		
Trema	*Gunnera*	*Vallea*	*Lepidium*		
	Hedyosmum	Verbenaceae			
	Heliocarpus	*Viburnum*	**Pteridophyta**		
	Rosaceae	*Weinmannia*	*Jamesonia*	*Lycopodium*	
	Ilex	**Pteridophyta**	*Melpomene*	*Ophioglossum*	
	Juglans	*Cyathea*			

Figura 7-4. Diagrama de polen de la vegetación regional para el período Tardiglacial del núcleo PB1, Páramo de Berlín, Cordillera Oriental de Colombia. De izquierda a derecha se muestran: edad (años cal AP), diagrama de polen principal, porcentajes de los taxones más importantes agrupados por cinturones de vegetación y las zonas 1 – 7. Las sombras con un patrón de puntos representan curvas de exageración en un factor de 4.

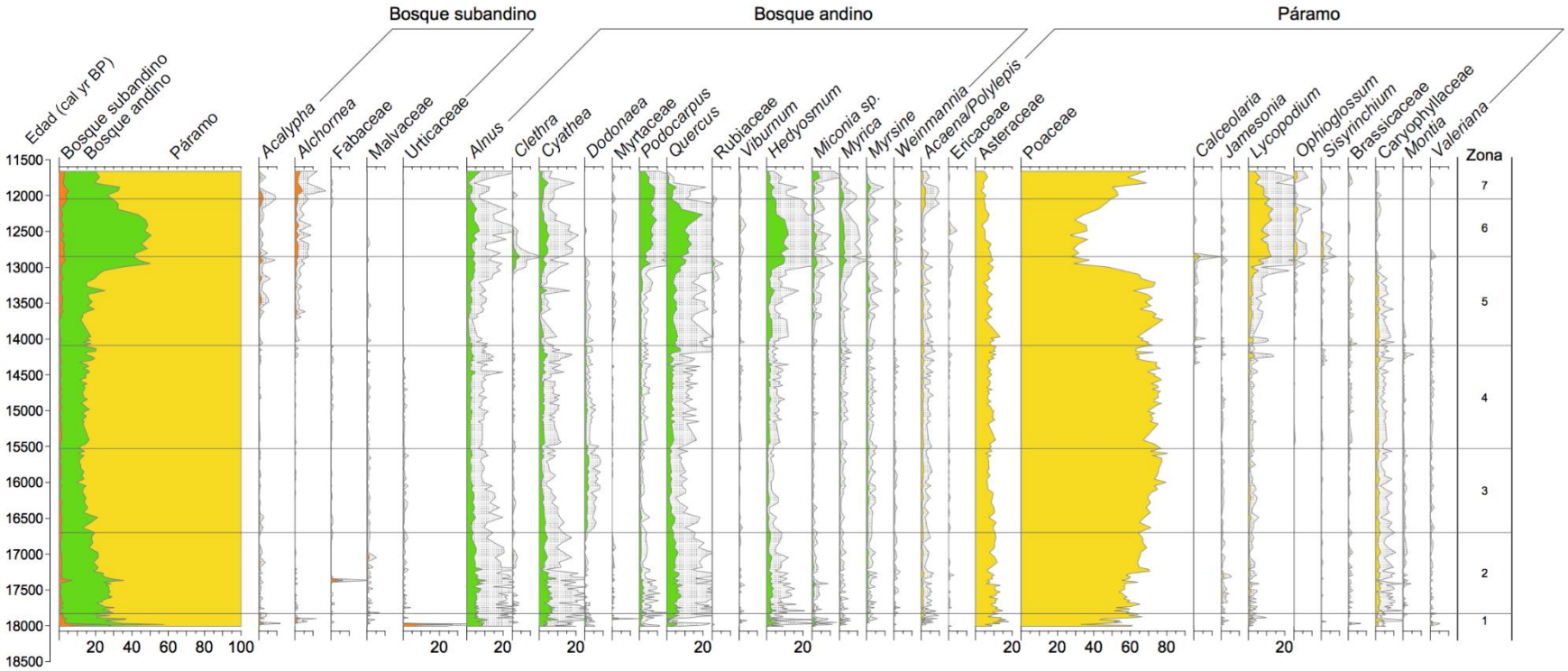
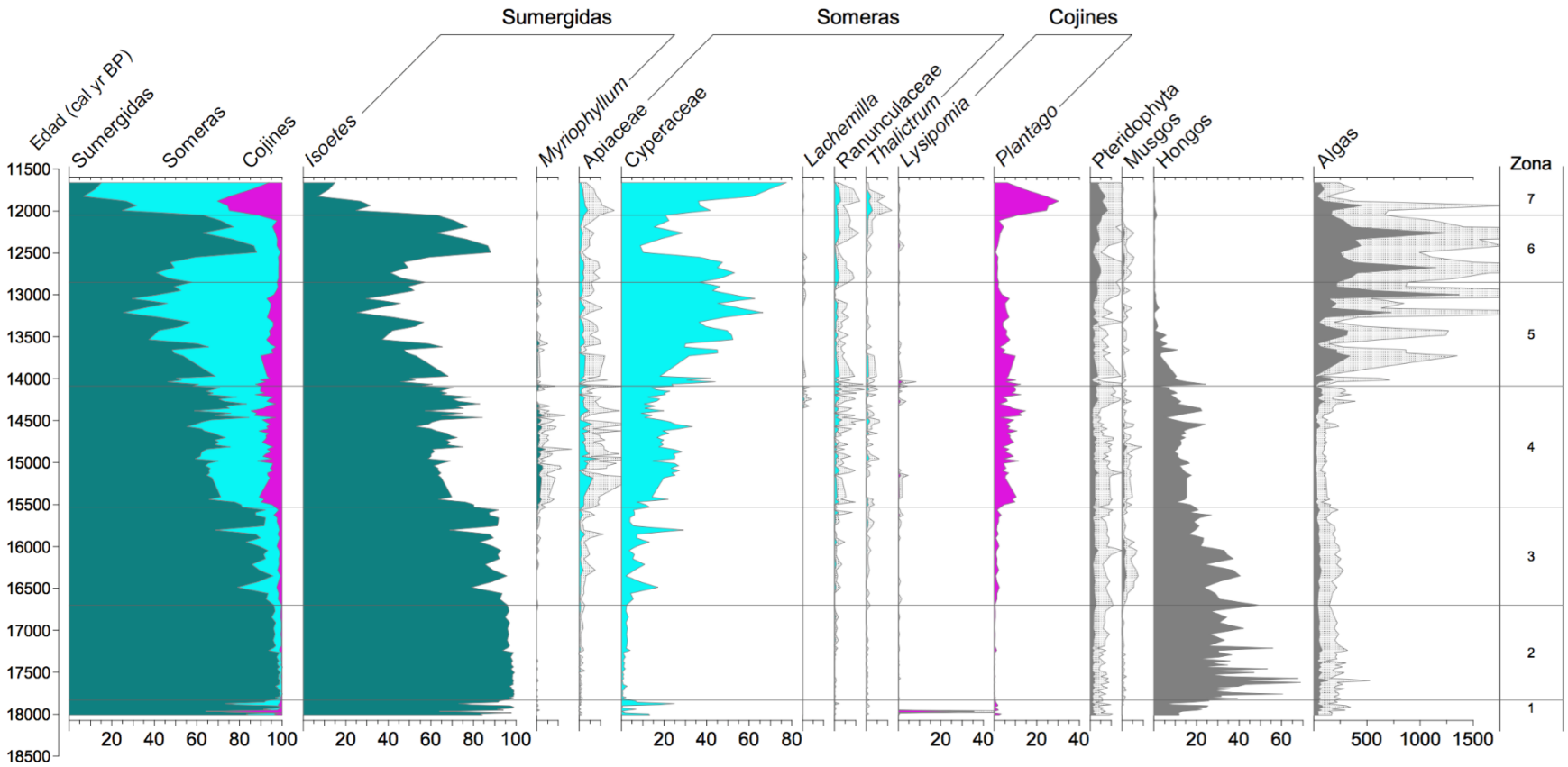


Figura 7-5. Diagrama de polen de la vegetación local para el período Tardiglacial del núcleo PB1, Páramo de Berlín, Cordillera Oriental de Colombia. De izquierda a derecha se muestran: edad (años cal AP), diagrama de polen principal de la vegetación acuática organizada en grupos que reflejan la hidroserie, porcentajes de los taxones más importantes de la vegetación acuática y de otros palinomorfos, zonas 1 – 7. Las sombras con un patrón de puntos representan curvas de exageración en un factor de 4. Para una mejor visualización de los ejes X, los contenidos de Fe y Ti se encuentran divididos por 1.000. Las concentraciones de polen están divididas por 10.000.



7.5.1 Zona 1 (229 – 216 cm; 14 muestras)

La vegetación de páramo alcanza porcentajes mayores al 60 % y se encuentra representada principalmente por Poaceae (~ 40 – 60 %) y Asteraceae (~ 5 – 15 %). Caryophyllaceae presenta un pico de aumento (5 %) hacia la mitad de la zona. *Acaena/Polylepis, Jamesonia*, *Lycopodium*, Brassicaceae y *Valeriana* se encuentran presentes por debajo del 3 %. Los porcentajes de bosque permanecen por encima del 20 % con tres picos de aumento marcados (57 %, 37 % y 28 %) que disminuyen en intensidad a lo largo de la zona. El primer pico se relaciona con un aumento en Urticaceae, representada en más de un 25 %; en esta fase también aumenta *Quercus* y luego *Hedyosmum,* hasta alcanzar porcentajes alrededor del 5 %, mientras que *Alnus* y *Cyathea* tienen una presencia constante con valores del 10 % y 5 %, respectivamente. *Dodonaea, Podocarpus y Miconia* también se registran desde el principio de la zona, pero no sobrepasan el 3 %. El segundo pico de aumento en los taxones de bosque se encuentra al comienzo de la segunda mitad de la zona y se debe mayormente a *Alnus* (>10 %) y *Cyathea* (10 %), acompañados de aumentos leves (< 5 %) de *Hedyosmum* y luego *Alchornea*, Myrtaceae y *Miconia*; *Morella* y *Myrsine* se encuentran presentes en menos de un 3 % y *Quercus* casi desaparece del registro durante un breve período de tiempo. Previo al final de la zona se da el tercer pico de aumento muy leve en el bosque andino debido a la recuperación de *Quercus* (> 5 %) y a aumentos leves de *Podocarpus* y *Cyathea*, mientras que *Alnus* sigue presente con valores alrededor del 5 %.

La vegetación acuática está compuesta casi en su totalidad por *Isoetes* (> 80 %). A lo largo de la zona se presentan tres picos de abundancia de Cyperaceae de 13 %, 6 % y 25 %, acompañados por pequeños aumentos de *Plantago* menores al 5 %. Entre los primeros dos picos de abundancia de Cyperaceae y *Plantago* se registra un aumento abrupto de *Lysipomia* (> 35 %) en una de las muestras, ubicada inmediatamente después del pico de aumento en Urticaceae mencionado anteriormente. Al parecer, los picos de aumento en los taxones de bosque se dan al mismo tiempo que aumenta la vegetación sumergida, luego de finalizados los picos de abundancia en la vegetación de aguas someras y cojines.

Los hongos presentan una tendencia de aumento que comienza con porcentajes de ~ 12 % hasta alcanzar valores cercanos al 30 % al final de la zona. Esta tendencia se ve interrumpida por tres períodos de disminución, de los cuales el más marcado coincide

con el aumento más pronunciado de Cyperaceae. Pteridophyta está presente de forma constante con porcentajes alrededor del 3 % y un ligero aumento que coincide con el aumento más marcado de Cyperaceae. Las algas se encuentran representadas con porcentajes entre 35 y 44 % al comienzo de la zona, hacia la mitad de la zona aumentan su abundancia (67 – 86 %) al mismo tiempo que se da el segundo aumento en los taxones de bosque y aumenta *Isoetes*. Luego, disminuyen hacia porcentajes ligeramente mayores y más variables (35 – 55 %) con relación al comienzo de la zona. Los musgos se encuentran casi ausentes.

7.5.2 Zona 2 (215 – 178 cm; 38 muestras)

La vegetación de páramo sigue representada en porcentajes mayores al 60 %, pero en comparación con la zona anterior, hay un ligero aumento de Poaceae (50 – 70 %) sobre Asteraceae (5 – 13 %), especialmente en la segunda mitad de la zona. Caryophyllaceae tiene una presencia más constante, pero sus porcentajes siguen por debajo del 5 %. Además de *Acaena/Polylepis, Jamesonia, Lycopodium,* Brassicaceae y *Valeriana*, comienza a registrarse la presencia con porcentajes menores al 3 % de Ericaceae, *Sisyrinchium* y *Montia*.

El bosque andino comienza con un aumento hasta valores del 30 % debido a aumentos leves de *Alnus, Cyathea, Podocarpus, Quercus* y *Hedyosmum*. Posteriormente, se presenta una primera fase de disminución del bosque debida a menores porcentajes de *Cyathea* y *Quercus*, mientras *Alnus* está presente constantemente con valores alrededor del 5 %. Previo la mitad de la zona *Cyathea* y *Quercus* aumentan nuevamente y el bosque andino pasa por un período relativamente estable con ~ 25 % de representación. Esta estabilidad termina con un pico de aumento debido principalmente a Fabaceae, *Alnus, Quercus* y luego *Cyathea*, después del cual se presenta una tendencia de disminución, al tiempo que Poaceae comienza a aumentar. Los demás taxones de bosque andino y subandino se encuentran representados en menos del 3 %.

La vegetación acuática se caracteriza por la dominancia de *Isoetes* cercana al 100 %. Cyperaceae presenta porcentajes menores al 3 % durante toda la zona a excepción de la parte final, en donde aumenta ligeramente su abundancia a la vez que se dan las tendencias de aumento de Poaceae y disminución del bosque. Durante este período, se presentan los valores más bajos de Cyperaceae de todo el Tardiglacial, al mismo tiempo que los hongos alcanzan sus porcentajes más altos con una gran variabilidad (~ 30 – 60

%). Las algas se encuentran representadas con valores entre ~ 40 y 70 %. Luego de la primera fase de disminución de bosque, mencionada anteriormente, las algas tienen un pico de aumento hasta un 131 % a la vez que se recuperan *Quercus* y *Cyathea*, durante el resto de la zona sus porcentajes vuelven a normalizarse (40 – 70 %). Pteridophyta y musgos permanecen por debajo del 3 % durante toda la zona.

7.5.3 Zona 3 (177 – 156 cm; 22 muestras)

La vegetación de páramo continúa con una tendencia de aumento hasta alcanzar porcentajes mayores al 80 %, con Poaceae representada entre 65 y 80 % y Asteraceae con valores por debajo del 12 %. Los demás taxones de páramo se encuentran presentes con porcentajes menores al 2 % (*Acaena/Polylepis*, Ericaceae, *Jamesonia, Lycopodium, Sisyrinchium,* Brassicaceae, Caryophyllaceae, *Montia* y *Valeriana*). La vegetación de bosque continúa su tendencia de disminución y alcanza sus porcentajes más bajos de todo el Tardiglacial (<15 %) hacia el final de la zona. Los elementos de bosque subandino son casi ausentes y los taxones de bosque andino mejor representados en zonas previas (*Alnus, Cyathea* y *Quercus*) disminuyen hasta alcanzar porcentajes menores al 5 %. Aunque *Dodonaea* permanece por debajo del 5 % durante todo el Tardiglacial, es notorio un ligero aumento durante esta zona, especialmente hacia el final cuando los demás taxones del bosque están pobremente representados.

Los porcentajes de *Isoetes* pasan de tener una dominancia de casi el 100 % a estar representados con valores alrededor del 90 %. Aunque *Plantago* permanece por debajo del 5 %, es notable su presencia continua durante esta zona a la vez que Cyperaceae supera el 8 % de representación. Adicionalmente, se presentan varios picos de aumento en Cyperaceae, con el más intenso ubicado en la segunda mitad de la zona. Los hongos tienen una tendencia general de disminución con algunos mínimos de representación relacionados con picos de aumento de Cyperaceae. La disminución de hongos se hace más marcada en la segunda mitad de la zona. Los musgos permanecen por debajo del 5 %, su presencia es ligeramente mayor al comienzo del período. Pteridophyta presenta un aumento muy leve, pero permanece por debajo del 5 % de representación. Las algas están representadas entre ~ 40 y 54 % al comienzo de la zona y luego aumentan hasta valores entre 50 y 70 %. Hacia el final disminuyen nuevamente (29 – 41 %).

7.5.4 Zona 4 (155 – 110 cm; 46 muestras)

La vegetación de páramo permanece con porcentajes alrededor del 85 % y presenta una fase de disminución leve hacia el final de la zona (hasta ~ 80 %). Asteraceae se encuentra representada con valores cercanos al 10 %. Los demás taxones de páramo, mencionados en la zona anterior, permanecen por debajo del 2 % a excepción de *Lycopodium*, que presenta un aumento breve durante la fase de disminución de Poaceae. El bosque andino continúa representado con porcentajes cercanos al 15 % y tiene dos picos de aumento hasta un 20 % hacia el final de la zona, debidos al aumento de *Quercus*. Los demás taxones de bosque se encuentran por debajo del 2 %, *Alnus* y *Cyathea* son ligeramente más abundantes.

La vegetación acuática presenta cambios importantes relacionados con el aumento de la vegetación de aguas someras y cojines. Poco después del inicio de esta zona, Cyperaceae y *Plantago* sobrepasan un 20 % y un 5 % de representación, respectivamente. La presencia de Ranunculaceae y T*halictrum* se hace más notoria, pero permanecen por debajo del 3 %. Esta es la única zona en donde Apiaceae alcanza a sobrepasar valores del 5 %. *Isoetes* permanece con porcentajes por encima del 50 %, con algunas fases de mayor representación en donde alcanza valores alrededor de 75 %. Al parecer, *Myriophyllum* se hace presente con porcentajes < 5 % cuando *Isoetes* permanece cerca al 50 %. Apiaceae presenta un comportamiento similar a Cyperaceae, con valores ligeramente más bajos hacia el final. Previo al término de esta esta zona, Cyperaceae pasa por una fase de disminución para comenzar luego una tendencia de aumento, a la vez que *Isoetes* presenta picos de aumento que dan comienzo a una tendencia de disminución.

Durante la primera mitad de la zona, los hongos se encuentran presentes con porcentajes entre ~ 10 y 18 % y, a diferencia de zonas previas, su comportamiento parece no estar relacionado con los patrones de variación de Cyperaceae. Al sobrepasar la mitad de la zona, los hongos tienen dos picos de abundancia en los cuales sobrepasan el 20 %, separados por un mínimo de ~ 7 %. Hacia la parte final se da una tendencia de disminución al tiempo que aumenta Cyperaceae. Pteridophyta permanece con valores por debajo del 5 % con un ligero aumento en la última fase. Los musgos se encuentran poco representados y no sobrepasan el 3 %. Las algas comienzan con una leve disminución en comparación con la zona anterior, pasan de valores entre ~ 29 y 41 % a valores entre ~ 17 – 39 %. En la segunda mitad de la zona aumentan desde un rango

entre 45 y 56 % hasta sobrepasar porcentajes del 60 % hacia el final de la zona. Las algas terminan con una disminución (hasta 10 %) en la última muestra.

7.5.5 Zona 5 (109 – 86 cm; 24 muestras)

La vegetación de páramo sigue con porcentajes mayores al 80 %, representada por Poaceae (70 %) y Asteraceae (10 %). La presencia de *Lycopodium* se hace más notoria, aunque permanece por debajo del 3 % durante la mayor parte de la zona. Los demás taxones de páramo no sobrepasan el 2 % de representación. El bosque permanece con porcentajes alrededor del 15 %. A excepción de *Quercus*, los taxones de bosque andino no sobrepasan el 5 % de abundancia. *Alnus y Cyathea* se hacen más escasos, mientras *Hedyosmum* aumenta levemente. El bosque subandino aún se encuentra pobremente representado, sin embargo, *Acalypha* y *Alchornea* tienen una presencia más constante en comparación con la zona anterior. La concentración de polen y esporas alcanza valores mínimos durante este período. Previo al término de la zona se da un cambio relativamente abrupto en las condiciones mencionadas debido a un aumento en la representación de los taxones de bosque andino hasta sobrepasar el 40 %. Este cambio es debido a un aumento generalizado en *Alnus, Clethra, Cyathea, Podocarpus, Quercus, Hedyosmum, Miconia y Morella*, con mayor importancia de *Podocarpus* (> 5 %), *Quercus* y *Hedyosmum* (>10 %).

Con relación a la vegetación acuática, esta zona se caracteriza por oscilaciones marcadas en la vegetación sumergida y de aguas someras. Sobre los cambios abruptos debidos a las oscilaciones, hay una tendencia de aumento de Cyperaceae y disminución de *Isoetes* que se invierte hacia la parte final. A lo largo de la tendencia, los porcentajes de *Isoetes* y Cyperaceae cambian en una magnitud de ~ 30 %. Las algas también pasan por un período de grandes oscilaciones con tendencia a aumentar. Luego de un pico de aumento (~ 25 %), los hongos siguen una tendencia decreciente a medida que aumenta Cyperaceae, al final de la zona quedan representados en menos del 3 %, al tiempo que las algas alcanzan porcentajes máximos (> 500 %). Pteridophyta sigue con porcentajes menores al 5 % con un aumento hacia el final de la zona. Los musgos permanecen por debajo del 2 %.

7.5.6 Zona 6 (85 – 74 cm; 12 muestras)

Esta zona comienza con un aumento en los porcentajes de bosque hasta valores cercanos al 50 %, los taxones que contribuyen a este aumento son *Alnus, Cyathea, Podocarpus, Quercus* y *Hedyosmum*. *Clethra* disminuye nuevamente con relación a la zona anterior. Los demás elementos del bosque andino se encuentran casi ausentes, a excepción de *Miconia* y *Morella*. El bosque subandino se hace presente en porcentajes menores al 3 % con *Acalypha* y *Alchornea*. Al comienzo de este período, la vegetación de páramo permanece por debajo del 55 % y su composición presenta cambios en Asteraceae y *Lycopodium*. Mientras Asteraceae disminuye alrededor de un 5 %, *Lycopodium* alcanza sus mayores porcentajes de todo el Tardiglacial (~ 10 %). Poaceae está representada alrededor de un 35 %. Los demás elementos de páramo se encuentran casi ausentes. En la parte final de la zona se presenta un cambio abrupto, en donde el bosque andino disminuye, el subandino aumenta levemente y el páramo alcanza nuevamente porcentajes cercanos al 70 %. Además, es notable la presencia de *Acaena/Polylepis* hacia el final de la zona.

En la primera mitad de la zona continúan las tendencias de aumento de *Isoetes* y disminución de Cyperaceae identificadas en la zona anterior. Al final de estas tendencias, *Isoetes* alcanza valores máximos cercanos al 90 % y Cyperaceae alcanza valores mínimos del 10 %. Apiaceae, Ranunculaceae y *Plantago* permanecen por debajo del 5 %. Los demás elementos de la vegetación acuática se encuentran casi ausentes en toda la zona. Luego de su máximo en abundancia, *Isoetes* comienza una tendencia de disminución, a la vez que disminuye el bosque andino en la vegetación regional y aumenta Cyperaceae. Al final de la zona se da el comienzo de un pico de aumento en *Plantago*. Los hongos se encuentran casi ausentes durante esta zona y no vuelven a aumentar en lo que resta del Tardiglacial. Pteridophyta permanece con porcentajes cercanos al 5 % con una tendencia de aumento hacia el límite con la siguiente zona. Los musgos, al igual que en zonas anteriores, son bastante escasos. Las algas tienen un comportamiento similar al de la zona anterior, con dos picos de abundancia que no tienen relación con los cambios de la vegetación acuática. El máximo en *Isoetes* coincide con un máximo en la concentración de polen y esporas.

7.5.7 Zona 7 (73 – 68 cm; 6 muestras)

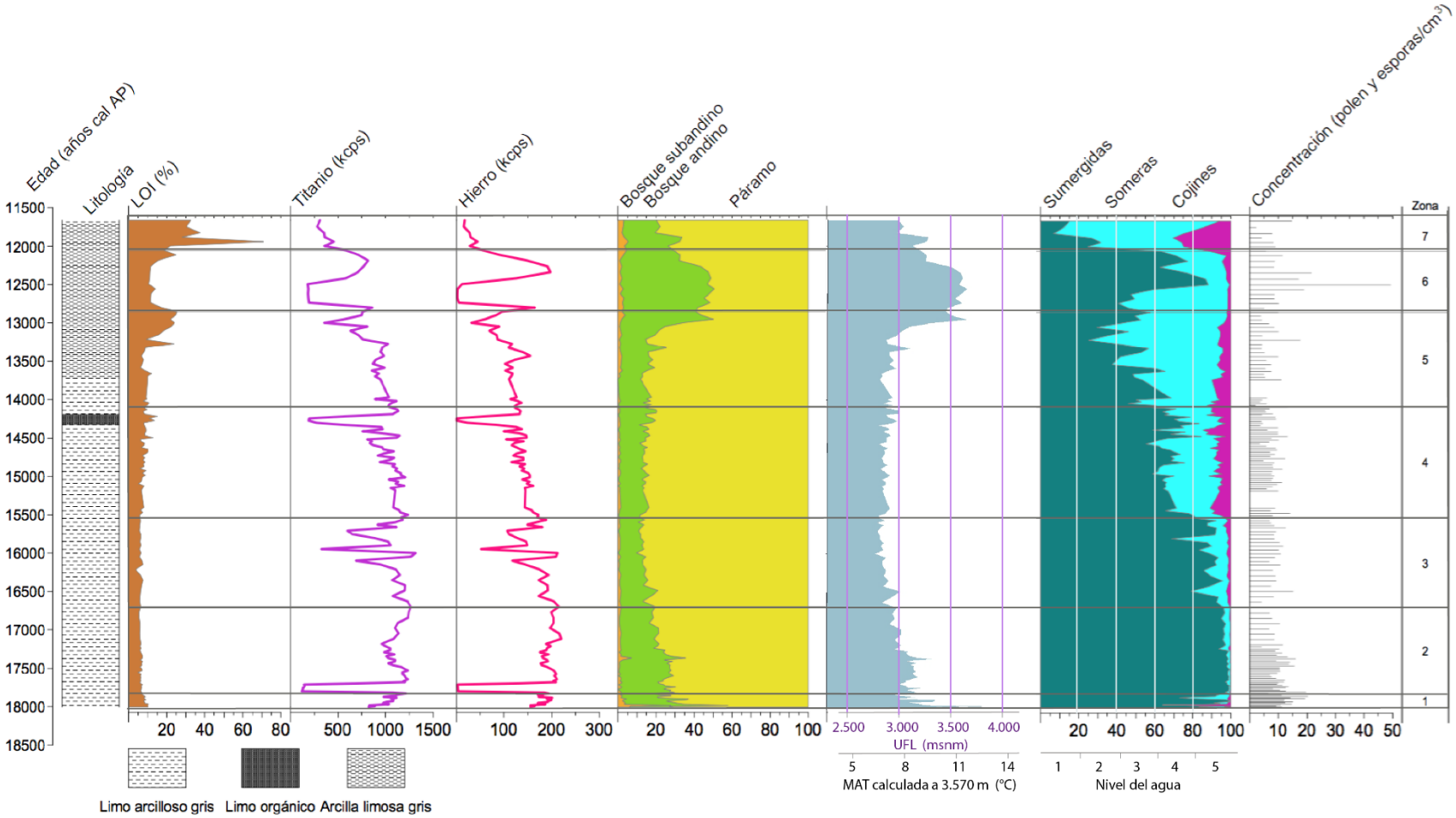
Durante esta zona continúa la tendencia identificada en la parte final de la zona anterior, en la cual aumenta la vegetación de páramo, disminuye el bosque andino y aumenta la presencia del bosque subandino. Poaceae es el principal responsable del aumento en la vegetación de páramo, mientras que *Acaena/Polylepis* y *Lycopodium* disminuyen. Los demás elementos de páramo están presentes por debajo del 3 %. A excepción de *Alnus* y *Miconia*, los taxones de bosque andino disminuyen hacia el final de la zona (*Cyathea, Podocarpus, Quercus, Hedyosmum, Morella* y *Myrsine*). El resto de taxones se encuentran casi ausentes. En el bosque subandino, *Alchornea* presenta un ligero aumento, pero sus porcentajes no sobrepasan el 5 %.

Con relación a la vegetación acuática, esta zona se caracteriza por altos porcentajes en la vegetación de aguas someras y cojines (> 70 %), representada por Cyperaceae y *Plantago*. Por primera vez, *Plantago* alcanza porcentajes cercanos al 30 %, al mismo tiempo que Pteridophyta alcanza su mayor representación durante el Tardiglacial (entre 5 y 9 %). Apiaceae, Ranunculaceae y *Thalictrum* se encuentran presentes por debajo del 5 %. Esta zona se encuentra desprovista de musgos y hongos. Las algas disminuyen considerablemente hacia el final de la zona hasta alcanzar los porcentajes de representación similares a los de las zonas 1 – 4.

7.6 Reconstrucción del Clima y la Vegetación

A continuación, se describen las siete zonas identificadas en relación con los cambios del clima y la vegetación, ocurridos durante el período Tardiglacial. Todas las paleotemperaturas inferidas fueron calculadas para la altitud del sitio de estudio (3.570 msnm). En la Figura 7-6 se integran los resultados de los diferentes *proxies* usados.

Figura 7-6. Tendencias de los diferentes *proxies* a lo largo del período Tardiglacial para el núcleo PB1, Páramo de Berlín, Cordillera Oriental de Colombia. De izquierda a derecha se muestran: Edad (años cal AP), litología, contenidos de Ti y Fe en kcps, divididos por 100 para una mejor visualización de los ejes x, porcentajes de los grupos de vegetación regional (bosque subandino, bosque andino y paramo), reconstrucción de la línea superior del bosque y la paleotemperatura a partir del porcentaje de polen arbóreo, diagrama principal de las plantas acuáticas organizadas en grupos que reflejan la hidroserie y las categorías del nivel del agua 1 a 5, concentración de polen y esporas dividida por 10.000 y zonas 1 - 7.



7.6.1 Período 1 (18008 – 17830 años cal AP; duración: 178 años)

Durante el comienzo del Tardiglacial, la vegetación en el cuerpo de agua estuvo dominada por *Isoetes,* con aportes bajos de materia orgánica reflejados en porcentajes de LOI menores a 10 %. La depositación de sedimentos limo arcillosos con contenidos de arenas finas y gravas en menos de un 10 % indica un ambiente de depositación fluvio – lacustre con niveles de media a baja energía. Todo lo anterior, sumado a los valores relativamente altos de Fe y Ti, señalan un período de alta humedad (nivel 5). Las condiciones húmedas generales fueron interrumpidas por algunos picos de menor humedad, reflejados en aumentos de la vegetación de aguas someras. Durante la mayor parte de este período, el sitio de la perforación estuvo rodeado por vegetación de páramo y la línea superior del bosque (UFL) osciló alrededor de los 3.200 msnm, lo que resultaría en una paleotemperatura de 9,5°C a los 3.570 msnm, valor que debe tratarse con cuidado debido a la respuesta de la vegetación a los cambios de humedad.

La vegetación de bosque tuvo tres picos importantes de abundancia relacionados con aumentos de humedad (17981, 17914 y 17858 años cal AP). Los últimos dos aumentos del bosque en el espectro polínico sugieren una UFL a los 3.380 y 3.220 msnm, respectivamente. Sin embargo, para el caso del primer aumento, representado casi en su totalidad por Urticaceae, el cálculo de la UFL (3.812 msnm) podría ser incorrecto, debido a que los taxones que realmente están en la transición bosque andino – páramo no presentaron cambios significativos, lo cual podría indicar más bien variaciones en la composición de la vegetación en la franja del bosque subandino por debajo del sitio de estudio. La ocurrencia del aumento en Urticaceae previo al pico de abundancia en *Lysipomia* podría hacer pensar igualmente en la posibilidad de que, en este caso, el taxón de Urticaceae registrado esté relacionado con alguna especie de hierba creciendo cerca al cuerpo de agua para ese entonces. La zona terminó con una tendencia de aumento en la humedad.

7.6.2 Período 2 (17830 – 16700 años cal AP; duración: 1.130 años)

El comienzo de este período estuvo marcado por contenidos mínimos de Hierro y Titanio que se extendieron durante ~ 100 años. Sin embargo, este cambio no se vio reflejado en

los demás *proxies*, lo cual podría indicar la influencia de otros factores en las mediciones de µXRF no relacionados con el sedimento (ver Sección 7.4). A partir de 17685 años cal AP, todos los *proxies* indican condiciones de alta humedad. De acuerdo con la vegetación acuática, esta zona fue el período más húmedo de todo el Tardiglacial con porcentajes permanentemente altos de *Isoetes* (~ 100 %) que, junto con la depositación de limos arcillosos, indican un ambiente anóxico con una columna de agua permanente (nivel de humedad = 5). El LOI permaneció por debajo del 10 % durante toda la zona y se mantuvieron las condiciones fluvio – lacustres. Se presentaron además varios máximos en la abundancia de hongos y un leve aumento de algas y musgos.

Aunque el sitio de estudio siguió rodeado de vegetación de páramo abierto, se presentaron algunas fases de cambio en relación con la vegetación de bosque. Entre 17731 y 17389 años cal AP hubo una disminución del bosque andino en el espectro polínico debida a menores porcentajes de *Quercus* y *Cyathea,* los cuales aumentaron nuevamente a partir de los 17622 años cal AP y dieron paso a un período estable (233 años) con porcentajes del bosque alrededor del 25 % y una UFL a los 3.201 msnm. Hacia los 17366 años cal AP, se presentó un pico de abundancia en Fabaceae (bosque subandino), acompañado de *Alnus* y *Quercus*, que luego dio paso a una tendencia de descenso del cinturón de bosque andino (hasta los 3.048 msnm) y aumento de la vegetación abierta. Adicionalmente, se presentó un aumento leve en la vegetación de aguas someras, lo cual indica un descenso en el nivel de la cubeta de agua, por lo que, durante la parte final de esta zona, se infiere el comienzo de una tendencia de disminución en la humedad. Sin embargo, los porcentajes de Fe y Ti presentan una tendencia de aumento hacia el final de la zona. En relación con la paleotemperatura, la reconstrucción de la UFL indica un valor promedio de 9,5°C a los 3.570 msnm, la cual disminuye hasta 8,5°C al final de la zona.

7.6.3 Período 3 (16700 – 15531 años cal AP, duración: 1.169 años)

El período mostró una tendencia hacia menor humedad (hacia el nivel 4) marcada por pulsos de abundancia en Cyperaceae y el desarrollo de vegetación de cojines, al tiempo que Ti y Fe reflejaron oscilaciones en la paleoprecipitación que podrían traducirse en variaciones del nivel del agua. A partir de 15803 años cal AP, luego del pulso de aumento más intenso en Cyperaceae, los porcentajes de bosque alcanzaron valores mínimos con una UFL a 2.888 msnm (7,4°C), al tiempo que Poaceae aumentó su representación.

Adicionalmente, a lo largo de la zona aumentó Pteridophyta y disminuyeron los hongos, algas y musgos.

Aunque el LOI permaneció constante, la estratigrafía da soporte a la tendencia de disminución en la humedad, inferida a partir de los demás *proxies*. Hacia el final de la zona se presenta una superficie de erosión con grietas de desecación rellenas de arena fina. Adicionalmente, el aumento en el contenido de gravas y el tamaño de arenas finas, combinado con un ambiente de depositación de media a baja energía, puede indicar un aumento en el aporte de detrítico, debido a la mayor vulnerabilidad de los suelos a la erosión en ambientes sometidos a fases de desecación. Probablemente, la disponibilidad de agua permitió el arrastre de detritos hasta el sitio de estudio, pero no fue suficiente para transportarlos hacia sitios más lejanos, por lo que quedaron depositados en el cuerpo de agua. Igualmente, el leve aumento de *Dodonaea* (con cualidades de vegetación pionera) en esta zona, puede ser interpretado como un indicador de menor humedad.

7.6.4 Período 4 (15531 – 14088 años cal AP; duración: 1.443 años)

Poco después del inicio de este período, se presentó el primer hiato en los sedimentos (15408 años cal AP). Este hiato fue inferido a partir de una superficie de erosión, posterior a las grietas de desecación identificadas en la zona anterior, y tuvo una duración aproximada de 200 años. A partir de 15209 años cal AP, hubo un aumento en la vegetación de aguas someras y cojines, reflejado por Cyperaceae y *Plantago*, lo que señala una disminución en el nivel del agua; condición soportada por los contenidos de Ti y Fe. Se infiere que el cuerpo de agua fue lo suficientemente profundo (nivel 4) para permitir el crecimiento de *Isoetes*, a la vez que se generaron hacia las orillas ambientes de charcas de montículos que permitieron el establecimiento de la vegetación de aguas someras y cojines.

Previo a la finalización de la zona, se dio un aumento en la humedad (~ 14327 años cal AP), el cual dio paso nuevamente a una tendencia hacia condiciones secas, caracterizada por disminución en *Isoetes* y aumento en Cyperaceae. Poco después de que la humedad comenzó a disminuir, tuvo lugar una fase de acumulación de limo orgánico entre 14327 y 14189 años cal AP, al tiempo que los contenidos de Fe y Ti registraron un pico seco entre 14299 y 14244 años cal AP (55 años). De forma similar, el

aumento en el LOI hasta alcanzar porcentajes cercanos al 15 % (entre 14272 y 14217 años cal AP), puede ser interpretado como mayor entrada de materia orgánica proveniente de la vegetación local, lo cual puede interpretarse como una fase seca con mayor disponibilidad de hábitat para las someras y los cojines. La vegetación regional no presentó mayores cambios con relación a la zona anterior, únicamente, se dio un leve aumento de *Quercus* durante el comienzo de la tendencia hacia condiciones secas. La UFL estuvo en promedio a 2.955 msnm, casi 100 m más arriba con relación al período 3, y la paleotemperatura promedio fue de 7,8°C.

7.6.5 Período 5 (14088 – 12851 años cal AP; duración: 1.237 años)

La vegetación local y los contenidos de Fe y Ti reflejaron una tendencia hacia condiciones más secas. A los 13213 años cal AP tuvo lugar un mínimo de humedad, caracterizado por porcentajes de Cyperaceae de 66 % (nivel del agua = 2). A los 12998 años cal AP, se alcanzaron contenidos mínimos de Fe y Ti, 215 años después del máximo en Cyperaceae. En la fase posterior a los mínimos de humedad comenzó una tendencia de aumento en *Isoetes* y disminución en Cyperaceae, al tiempo que los elementos de bosque presentaron un aumento abrupto en sus porcentajes hasta alcanzar valores cercanos al 50 %, reflejando un aumento en la profundidad de la cubeta de agua (nivel del agua = 3) producido por mayor precipitación (aumento en Fe y Ti), la cual a su vez produjo el ascenso del bosque andino hasta ~ 3.600 msnm (12,3°C a los 3.570 msnm). De esta manera, el final de la zona se caracterizó por un cambio en el régimen de humedad, que pasó de condiciones relativamente secas (en comparación con las zonas anteriores del Tardiglacial), hacia una fase mucho más húmeda, en la cual el bosque volvió a ubicarse cerca al sitio de estudio. Como se mencionó anteriormente, la paleotemperatura reconstruida a partir de la UFL (12,3°C a los 3.570 msnm) en el Páramo de Berlín, debe tratarse con cuidado debido a la respuesta de la vegetación a los cambios de humedad, más aún cuando el aumento en el polen del bosque andino coincidió con un aumento en las esporas foveoladas de *Lycopodium,* que usualmente indican condiciones de muy bajas temperaturas.

De acuerdo con la estratigrafía, a los 13970 años cal AP se presentó el segundo hiato, inferido a partir de una superficie de erosión y con una duración de ~ 240 años. La superficie de erosión y la mezcla de material limo – arcilloso, limo – arenoso, arcillo – limoso y orgánico que se da en esta zona, indica un ambiente fluvial, con afluentes de

poca profundidad que sufrieron constantes períodos de sequía. Se infiere que el cuerpo de agua comenzó a tener áreas más colmatadas que permitieron el establecimiento de la vegetación somera y de cojines, pero que aún mantenía una profundidad y área suficientes para permitir el crecimiento de *Isoetes*. El comportamiento poco variable en los porcentajes de LOI (~ 10 %) de las zonas previas, se vio interrumpido por un aumento hacia el final de esta zona, hasta alcanzar valores del 20 %. El aumento en el LOI coincidió con la presencia de abundantes restos vegetales en la columna de sedimento, por lo que pudo estar relacionado con la llegada de la vegetación boscosa alrededores del sitio de estudio.

En la mayor parte de las zonas previas, las algas y los hongos parecen haber variado de forma directa en función de la humedad. Sin embargo, durante el período 5, se presentó una situación nueva. Por un lado, durante la fase final de mayor humedad, los hongos desaparecieron casi por completo del registro, al tiempo que las algas presentaron picos de abundancia máximos no registrados en zonas previas. Una posible explicación a la desaparición de los hongos podrían ser las bajas temperaturas (inferidas a partir de la abundancia de esporas foveoladas de *Lycopodium*) que actuaron como un limitante para su desarrollo, lo cual a su vez podría explicar la mayor cantidad de restos vegetales observados en la columna de sedimento y el aumento en el LOI.

7.6.6 Período 6 (12851 – 12049 años cal AP; duración: 802 años)

El comienzo de la zona se caracterizó por una disminución en los contenidos de Fe y Ti que, junto con un aumento en Cyperaceae, parecen indicar la presencia de un pulso seco sobre la tendencia general hacia mayor humedad, identificada al final del período 5. Este pulso seco duró aproximadamente 250 años y no se vio reflejado claramente en la vegetación regional. El bosque andino continuó bien representado con porcentajes cercanos al 50 %, principalmente de *Alnus*, *Cyathea*, *Podocarpus*, *Quercus* y *Hedyosmum*. Con base en este porcentaje, la UFL pudo estar ubicada a los 3.596 msnm (~ 12°C a los 3.570 msnm), sin embargo, las condiciones frías inferidas a partir de *Lycopodium* (~ 10 %) continuaron durante todo el período. La segunda parte del período fue muy húmeda con un máximo a los 12416 años cal AP en los valores de *Isoetes*.

En relación con la estratigrafía, se tiene que durante esta zona se estableció nuevamente un ambiente de depositación fluvio – lacustre y la cantidad de material grueso disminuyó

de manera considerable, debido probablemente a menor erosión durante el período de mayor abundancia de la vegetación de bosque. La disminución en el LOI con respecto al período anterior podría deberse a la tendencia de aumento en la humedad (nivel = 4) y a la disminución en la vegetación de aguas someras y de cojines, se registró además una disminución en la presencia de raíces y restos vegetales en la columna de sedimento. En la parte final de la zona, luego del máximo en humedad, disminuyó la abundancia de la mayoría de taxones del bosque andino (a partir de 12189 años cal AP) a medida que comenzaba una nueva tendencia hacia condiciones secas. *Lycopodium* permaneció con porcentajes de representación alrededor del 10 %. La coloración naranja del tope de esta zona indica episodios de desecación y oxidación en la cuenca. Las algas comenzaron una tendencia de disminución, a la vez que Pteridophyta adquirió mayor representación y el LOI comenzó una tendencia de aumento, lo que indica una disminución en el nivel del cuerpo de agua y probablemente mayor disponibilidad de suelos húmedos en las orillas en donde los helechos pudieron comenzar a establecerse.

7.6.7 Período 7 (12049 – 11662 años cal AP; duración: 387 años)

La tendencia hacia condiciones secas, identificada en la zona anterior, se mantuvo hasta registrar los mayores porcentajes de vegetación de aguas someras y cojines de todo el Tardiglacial. Consecuentemente, los contenidos de Fe y Ti siguieron una tendencia decreciente, Pteridophyta alcanzó porcentajes más altos y el LOI presentó un aumento considerable hasta alcanzar porcentajes mayores al 30 %, lo que indica mayor aporte de materia orgánica debido a la vegetación local. El sitio de estudio estuvo ubicado nuevamente en el cinturón de páramo abierto y, a excepción de *Alnus* y *Miconia*, los taxones de bosque continuaron una tendencia de disminución. Las algas también disminuyeron considerablemente. Hacia el final del Tardiglacial la UFL se ubicó a los 3.083 msnm (8,7°C a los 3.570 msnm).

8. Discusión

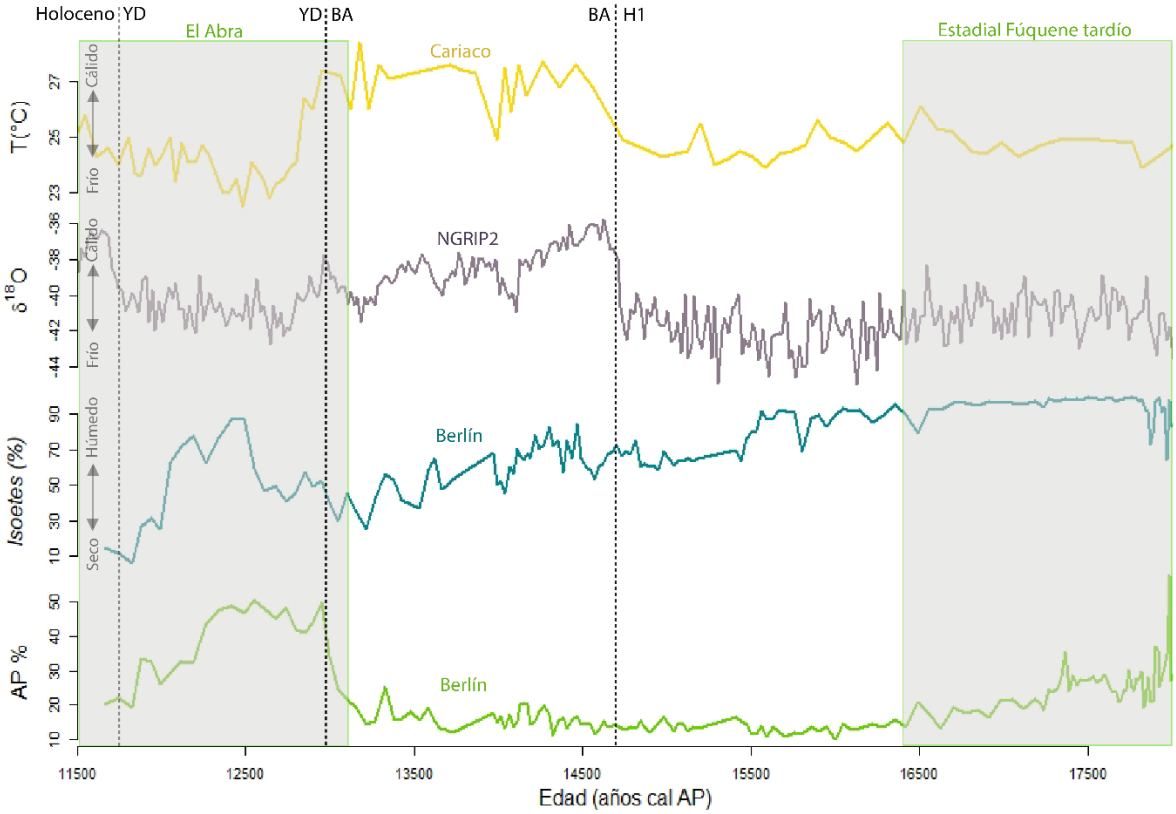
8.1 Respuesta de la vegetación en el Páramo de Berlín

Como resultado de la reconstrucción del clima y la vegetación en el Páramo de Berlín, se tiene que los períodos de mayor representación del bosque en el espectro polínico tuvieron lugar de 18008 a 17366 años cal AP y de 12949 a 12264 años cal AP. Las paleotemperaturas inferidas a la elevación del sitio de estudio para ambos períodos (9,5°C y 12°C, respectivamente) corresponden a las más cálidas del Tardiglacial. Estos períodos se encuentran a su vez dentro de las fases más frías reportadas en la Cordillera Oriental: estadial Fúquene tardío (20,5 - 16,4 años cal AP) (Mommersteeg 1998), primera parte del estadial El Abra (13,1 - 12,4 años cal AP) (Van't Veer, Islebe y Hooghiemstra 2000), y dentro de las fases de menor temperatura del núcleo NGRIP2 en Groenlandia: estadial H1 (18 - 14,6 años cal AP) y estadial YD (12,9 - 11,7 años cal AP) (Rasmussen *et al.* 2014). Debido a que las mayores paleotemperaturas, inferidas a partir del porcentaje de polen arbóreo, coinciden con fases reportadas en su mayor parte como frías en otros sitios del hemisferio norte, existe la posibilidad de que el comportamiento del bosque andino en el Páramo de Berlín haya sido influenciado en gran medida por la humedad, más que por la temperatura, lo que pudo haber causado migraciones de la UFL hacia mayores altitudes durante las fases más húmedas y frías (Figura 8-1).

Inicialmente, este comportamiento podría explicarse porque la mayor parte de los taxones representativos del bosque andino en el Páramo de Berlín, durante el Tardiglacial, se asocian a condiciones húmedas, tal es el caso de *Alnus*, *Cyathea*, *Miconia*, *Morella* y *Hedyosmum*, que a su vez han sido reportados como vegetación pionera. *Alnus* tiene un crecimiento rápido y no se reproduce en terrenos sombreados (Vargas 2002), es común en suelos húmedos y puede estar presente en forma de bosques de galería (Marchant *et al.* 2002). *Cyathea* es un buen indicador de condiciones permanentemente húmedas y puede crecer en pequeños claros del bosque; *Miconia* es común en los estadíos tempranos de sucesión del bosque, es frecuente en la transición bosque andino – páramo y crece bajo condiciones de humedad, mientras que *Morella* puede crecer en terrenos húmedos pendientes o en vertientes erosionadas, pudiendo llegar hasta el subpáramo (Marchant *et al.* 2002). En el caso de *Hedyosmum*, las especies de este género son igualmente frecuentes en sitios húmedos y son capaces de

dispersarse eficientemente hacia el páramo (Moscol-Olivera, Duivenvoorden y Hooghiemstra 2009).

Figura 8-1. Comportamiento del bosque andino en función de la humedad en el Páramo de Berlín, Cordillera Oriental de Colombia. De arriba hacia abajo se muestran: Paleotemperatura inferida a partir de los contenidos de Mg/Ca en foraminíferos de la cuenca de Cariaco (Lea *et al.* 2003), $\partial^{18}O$ en el núcleo NGRIP2 de Groenlandia (Rasmussen *et al.* 2014), porcentaje de *Isoetes* del núcleo PB1 en el Páramo de Berlín indicando períodos de mayor humedad y porcentaje de polen arbóreo (el presente estudio). Los recuadros grises abarcan los estadiales inferidos para la Cordillera Oriental de Colombia (Mommersteeg 1998; Van't Veer *et al.* 2000). Las líneas verticales punteadas indican los límites entre los estadiales e interestadiales de Groenlandia: YD, BA y H1 (Rasmussen *et al.* 2014).



Por otra parte, en estudios previos se ha reportado que *Quercus* es más común en las vertientes secas de la Cordillera Oriental (Cavelier, Lizcano y Pulido 2001) y que tiende a adquirir menores tamaños bajo condiciones húmedas y frías (Marchant *et al.* 2002). Sin embargo, se ha encontrado que la producción de sus frutos se da mayormente en la estación lluviosa, lo cual constituye una estrategia de las especies para asegurar unas condiciones apropiadas para la germinación de las semillas (Gonzalez-Melo y Parrado-Rosselli 2010). Teniendo esto en cuenta, la abundancia de *Quercus* durante períodos húmedos podría deberse igualmente a que la humedad constituye un factor limitante en

el Páramo de Berlín por lo que, al aumentar, influye en la abundancia general de los taxones del bosque. *Podocarpus* es un género de amplio rango altitudinal, por lo que puede encontrarse frecuentemente dentro de los bosques húmedos de *Quercus* (entre 2.600 y 3.000 msnm) y en los bosques de *Weinmannia* (de 3.250 a 3.500 msnm) (Van Geel y Van der Hammen 1973). En el Páramo de Berlín, podría decirse que *Podocarpus* creció dentro de los bosques de *Quercus* debido a su presencia en el registro polínico durante las fases de mayor abundancia de *Quercus.*

De acuerdo con Van der Hammen y Cleef (1986), aunque la posición de la UFL está determinada principalmente por la temperatura, puede darse que, en casos extremos de alta o baja precipitación, su posición sea influenciada directamente por la cantidad de lluvia. En el caso de los páramos secos, como es el caso del Páramo de Berlín, podría pensarse que la humedad adquiere mayor importancia como factor limitante para el ascenso del bosque. De acuerdo con Rehm y Feeley (2015), el estrés hídrico durante ciertos períodos del año puede afectar de forma negativa a las plantas del bosque en estados tempranos de desarrollo que logran crecer por encima de la UFL. Por lo anterior, al aumentar la precipitación, se esperaría que los taxones del bosque andino que requieren de mayor humedad y que presentan características de vegetación pionera puedan establecerse más fácilmente a mayor altitud. Se ha planteado además que los altos niveles de precipitación pueden reducir la frecuencia de las heladas nocturnas de forma significativa (Van der Hammen, Rangel-Ch y Cleef 2005). Un mayor contenido de agua en la atmósfera y en el suelo resultarían en una mayor retención de calor y por ende en mayores temperaturas mínimas (Suárez del Moral y Chacón-Moreno 2011), lo que tendría como consecuencia condiciones más favorables para la vegetación leñosa.

La influencia de la precipitación sobre la migración altitudinal de los cinturones de vegetación de alta montaña también ha sido evidenciada en estudios paleoecológicos realizados en el Transecto del Parque Nacional Natural de Los Nevados (Transecto PNN, Cordillera Central, Colombia), en donde las altas precipitaciones durante el interestadial Guantiva (14,4 – 12,8 ka cal AP) generaron una disminución considerable en la amplitud del cinturón de páramo hasta ~ 200 m (3.800 – 4.000 msnm), a la vez que el bosque enano alcanzó una amplitud de ~ 750 m (3050 – 3.800 msnm) y estuvo compuesto por especies de Asteraceae, *Gynoxys, Miconia, Monnina, Solanum, Hesperomeles, Diplostephium, Pentacalia, Hypericum, Neurolepis, Myrrhidendron* y *Cybianthus* (Salomons 1986). Por otro lado, en la actualidad, períodos muy cortos de déficit de

humedad tienen efectos dramáticos de marchitamiento e incendios sobre la vegetación, como ha sido observado en el Páramo de Frontino durante los eventos secos de El Niño, por lo que es de esperar que sequías más prolongadas tengan efectos más persistentes (Parra, Rangel-Ch, *et al.* 2010c)

8.2 Ambiente sedimentario – Núcleo PB1 en el Páramo de Berlín

En general, el período Tardiglacial en el Páramo de Berlín, se caracterizó por condiciones más húmedas, pero disminuyendo hacia el Holoceno. La acumulación de sedimentos inorgánicos compuestos por limos y arcillas, así como porcentajes de LOI cercanos al 10 % durante la mayor parte de la deglaciación, permiten inferir que el cuerpo de agua permaneció bajo un ambiente de depositación fluvio – lacustre con niveles de media a baja energía y poco aporte de materia orgánica. El color gris en los sedimentos es indicador de una columna de agua permanente y un ambiente sedimentario desprovisto de oxígeno. El comportamiento relativamente poco variable del LOI y la estratigrafía en comparación con el polen y la geoquímica, puede relacionarse con el papel que tiene el cuerpo de agua como amortiguador de los cambios cortos y bruscos de la atmósfera que pueden no ser transferidos de forma inmediata al sedimento (Parra, Rangel-Ch, *et al.* 2010c).

De acuerdo con estudios realizados en el Páramo de Frontino (Parra, Rangel-Ch, *et al.* 2010c), relacionados con el proceso de colmatación de los humedales paramunos, profundidades mayores a ~ 2,5 m pueden ser limitantes para el crecimiento de la vegetación acuática debido a que la cantidad de luz que llega al fondo del cuerpo de agua puede disminuir hasta un 1 %. Con base en lo anterior, la presencia constante de *Isoetes* en el núcleo PB1, durante el período Tardiglacial, indica que, aunque el nivel del agua fue alto con relación al Holoceno, el cuerpo de agua siempre fue de poca profundidad (< 3 m), lo que permitió el crecimiento de *Isoetes* como vegetación sumergida y el aumento de vegetación de aguas someras (Cyperaceae) y cojines (*Plantago*) en las fases menos húmedas. Interpretaciones similares fueron hechas para lagos de mayor profundidad, en los cuales, *Isoetes* fue más abundante en los períodos en los que hubo mayor área litoral para el desarrollo de la vegetación acuática (niveles más bajos del agua), y menor presencia de *Isoetes* en las fases de mayor nivel del agua en las cuales las áreas más profundas no tuvieron las condiciones de luz necesarias para

el desarrollo de la vegetación sumergida, tal es el caso del Lago Compuerta (6 – 7 m de profundidad actual) y la Laguna de Chochos (10 m de profundidad actual), ubicados en el norte de Perú, y la Laguna Chorreras (14 m de profundidad actual) en el sur de Ecuador (Bush *et al.* 2005; Hansen *et al.* 2003; Weng *et al.* 2006). Puede decirse entonces que, en lagos profundos *Isoetes* indica menor nivel del agua, pero en lagos muy pequeños y poco profundos, como es el caso de los cuerpos lagunares del Páramo de Berlín, la dominancia de *Isoetes* representa fases húmedas en las cuáles la profundidad fue adecuada para el desarrollo de la vegetación sumergida y el nivel del agua fue lo suficientemente alto para limitar el crecimiento de vegetación de aguas someras y cojines.

La colmatación del cuerpo de agua comienza a ser evidente sólo a partir del Holoceno temprano, cuando la vegetación de aguas someras (Cyperaceae) y cojines (*Plantago*) adquiere mayor importancia. Aunque la tendencia general hacia menor humedad a lo largo del Tardiglacial puede verse reflejada en todos los *proxies*, algunos cambios inferidos a partir de los contenidos de Fe y Ti no parecen tener relación con los cambios detectados por el polen. La geoquímica podría estar indicando eventos erosivos de corta duración no detectados por otros *proxies* (Parra, Rangel-Ch, *et al.* 2010c), pero a su vez, algunos de estos cambios podrían deberse a factores artificiales no relacionados con el sedimento como cambios de sección, errores de calibración y diferencias en el contenido de agua (Solignac *et al.* 2011), así como contenidos variables de materia orgánica (Davies *et al.* 2015). Adicionalmente, la resolución al cm en los contenidos de Fe y Ti medidos para el núcleo PB1 es relativamente baja en comparación con otros estudios en los páramos de Frontino y Belmira, en donde se hicieron en promedio 20 y 18 mediciones por cm, respectivamente (Monsalve Marín 2015; Velásquez 2013). Por lo anterior, al hablar de las condiciones de humedad en el Páramo de Berlín, se dio prioridad al comportamiento de la vegetación acuática y se utilizaron los demás *proxies* como información complementaria para tener una idea de la tendencia general en el comportamiento de la humedad a lo largo del Tardiglacial y durante la transición al Holoceno.

8.3 Clima durante el Tardiglacial en el Páramo de Berlín

En el Páramo de Berlín, las fases de mayor humedad inferidas a partir de los cambios en la vegetación local, hacen parte de los estadiales de la Cordillera Oriental: Fúquene

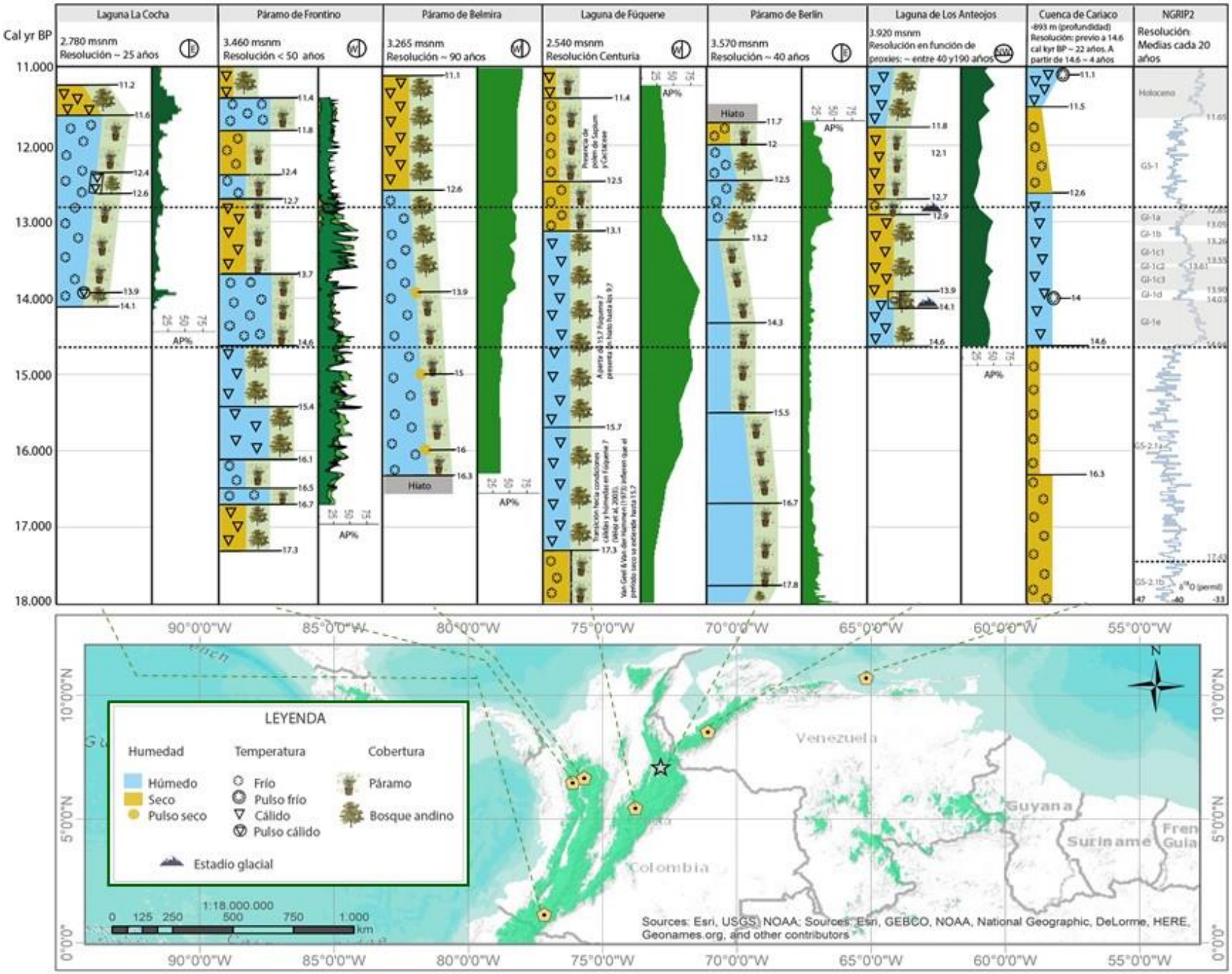
tardío (20,5 - 16,4 ka cal AP) (Mommersteeg 1998) y primera parte del El Abra (13,1 - 12,4 ka cal AP) (Van't Veer *et al.* 2000), y se encuentran dentro de las fases de menor temperatura del núcleo NGRIP2 en Groenlandia: estadial H1 (~ 18 - 14,6 ka cal AP) y estadial YD (12,9 - 11,7 ka cal AP) (Rasmussen *et al.* 2014). Condiciones húmedas durante los estadiales del Tardiglacial, han sido igualmente identificadas en otros sitios al norte de los trópicos. En los páramos de Frontino y Belmira, al noroeste de los Andes colombianos, la mayor parte del período comprendido entre los límites temporales del estadial H1, se caracterizó por condiciones húmedas (Monsalve Marín 2015; Velásquez-R. y Hooghiemstra 2013; Velásquez 2013), al igual que la Laguna de Fúquene (Sabana de Bogotá) (Van't Veer *et al.* 2000). En la cuenca de Cariaco (Venezuela) el estadial H1 fue relativamente seco (Peterson *et al.* 2000). Durante el estadial YD, la Laguna de La Cocha (Macizo colombiano) y los páramos de Frontino y Belmira reflejaron algunas fases de mayor humedad (Gonzalez-Carranza *et al.* 2012; Monsalve Marín 2015; Velásquez 2013), mientras que la Laguna de Fúquene, la cuenca de Cariaco y la Laguna de los Anteojos (Cordillera de Mérida) se caracterizaron por condiciones secas (Curtis *et al.* 1999; Haug *et al.* 2001; Van't Veer *et al.* 2000).

El registro de períodos húmedos en algunos sitios y períodos secos en otros sitios al norte del neotrópico, puede ser explicado por la migración latitudinal norte - sur a largo plazo de la ITCZ (Haug *et al.* 2001), así como por un patrón asimétrico en la forma e intensidad de la misma (Velásquez-R. y Hooghiemstra 2013). Con el fin de comparar los resultados obtenidos en el Páramo de Berlín con lo encontrado en otros núcleos y evaluar su señal climática con respecto a la asimetría propuesta en los patrones de paleoprecipitación, se ilustran en la Figura 8-2 las tendencias generales de humedad, temperatura y vegetación identificadas en diferentes sitios al norte de los trópicos, organizados en sentido oeste – este. En la Tabla 8-1 se presentan las referencias bibliográficas revisadas y la ubicación geográfica de cada sitio. La selección de los sitios se hizo con base dos criterios: 1. Su importancia como referentes de comparación a nivel global para estudios paleoclimáticos (Laguna de Fúquene y núcleo 1002C – Cariaco) y 2. Resolución menor a 100 años en los *proxies* utilizados para las reconstrucciones paleoclimáticas (Laguna de Los Anteojos, Laguna de La Cocha y páramos de Frontino y Belmira). Las edades del núcleo Fúquene 2 (Van't Veer *et al.* 2000) fueron calibradas con el paquete clam del R (versión 3.5.1).

Tabla 8-1. Referencias bibliográficas correspondientes a los sitios utilizados para realizar comparaciones.

Sitio	Ubicación	Referencia bibliográfica
Lago La Cocha	Nudo de los Pastos (Colombia) 01º10'N, 77º10'W	(Gonzalez-Carranza *et al.* 2012)
Páramo de Frontino	Norte de la Cordillera Occidental (Colombia) 6°29′N, 76°6′W.	(Monsalve Marín 2015; Velásquez-R. y Hooghiemstra 2013)
Páramo de Belmira	Norte de la Cordillera Central (Colombia) 06°40'N, 75°40'W	(Velásquez 2013)
Laguna de Fúquene	Cordillera Oriental (Colombia) 5°27'N, 73°46'W	(Van't Veer *et al.* 2000)
Laguna de Los Anteojos	Cordillera de Mérida (Venezuela) 8°32'N, 71°4'W	(Stansell *et al.* 2010)
Cuenca de Cariaco	Aguas territoriales de Venezuela 10°43'N, 65°10'W	(Haug *et al.* 2001; Peterson *et al.* 2000)

Figura 8-2. (Página siguiente). Tendencias de humedad, temperatura y vegetación en diferentes sitios al norte de los trópicos, organizados en sentido oeste - este. La amplitud de los polígonos de humedad no debe considerarse proporcional a la cantidad de lluvia, simplemente indican tendencias de aumento, disminución o estabilidad dentro de cada núcleo. Se indica la vegetación dominante a la altura del sitio de estudio, así como el comportamiento del AP% en la parte derecha de cada registro.


Cal yr BP
Laguna La Cocha
2.780 msnm
Resolución ~ 25 años
Páramo de Frontino
3.460 msnm
Resolución < 50 años
Páramo de Belmira
3.265 msnm
Resolución ~ 90 años
Laguna de Fúquene
2.540 msnm
Resolución Centuria
Páramo de Berlín
3.570 msnm
Resolución ~ 40 años
Laguna de Los Anteojos
3.920 msnm
Resolución en función de proxies: ~ entre 40 y190 años
Cuenca de Cariaco
-893 m (profundidad)
Resolución: previo a 14.6 cal kyr BP ~ 22 años. A partir de 14.6 ~ 4 años
NGRIP2
Resolución: Medias cada 20 años
Hiato
AP%
Holoceno
LEYENDA
Humedad
Húmedo
Seco
Pulso seco
Temperatura
Frío
Pulso frío
Cálido
Pulso cálido
Cobertura
Páramo
Bosque andino
Estadio glacial
1:18.000.000
0 125 250 500 750 1.000 km
Venezuela
Guyana
Suriname
Colombia
Sources: Esri, USGS, NOAA; Sources: Esri, GEBCO, NOAA, National Geographic, DeLorme, HERE, Geonames.org, and other contributors

8.3.1 Estadial Heinrich 1 (18 – 14,6 ka cal AP)

El período de mayor humedad en el Páramo de Berlín, durante el Tardiglacial, se extiende desde los 17,8 hasta los 16,7 ka cal AP y hace parte del estadial Fúquene tardío, reportado en la Cordillera Oriental de Colombia entre 20,5 y 16,4 ka cal AP (Mommersteeg 1998). En los Páramos de Frontino y Belmira se registraron condiciones húmedas durante la mayor parte del estadial H1, precedidas por un período seco antes de 16,7 ka cal AP y 16,3 ka cal AP, respectivamente (Velásquez-R. y Hooghiemstra 2013; Velásquez 2013). En la Laguna de Fúquene se reportaron condiciones húmedas durante el interestadial Guantiva entre 14,2 y 11,2 ka ^{14}C AP (correspondientes a edades calibradas entre 17,3 y 13,1 ka cal AP) y condiciones secas antes de 14,2 ka ^{14}C AP (Van't Veer *et al.* 2000). En el Páramo de Berlín, la fase seca previa a las condiciones húmedas predominantes del estadial H1 tuvo lugar antes de ~ 19 ka cal AP durante el LGM (David, sin publicar). En la cuenca de Cariaco todo el estadial H1 se caracterizó por condiciones relativamente secas, y más intensas entre 16,3 y 14,6 ka cal AP (Peterson *et al.* 2000). A partir de los 16,7 ka cal AP, la humedad comenzó a disminuir en el Páramo de Berlín. Similarmente, en el Páramo de Belmira se registró una tendencia de disminución a partir de los 16,3 ka cal AP, posterior a una zona de discordancia en la columna de sedimentos (Velásquez 2013).

La paleotemperatura reconstruida para el Páramo de Berlín da como resultado disminuciones muy pequeñas (entre 0,3 y 1,4°C) en comparación con el Páramo de Frontino (entre 1,3 y 3,3°C) (Monsalve Marín 2015), el Páramo de Belmira (3°C) (Velásquez 2013), la Laguna de Fúquene (3,5°C) (Van't Veer *et al.* 2000) y la cuenca de Cariaco (2,2°C) (Lea *et al.* 2003), lo cual puede relacionarse con la respuesta de la vegetación a los aumentos en la humedad que conducen a una sobrestimación de las paleotemperaturas. En el Páramo de Frontino y en la Laguna de Fúquene se registró una fase cálida correspondiente al interestadial Susacá (Van't Veer *et al.* 2000; Velásquez-R. y Hooghiemstra 2013). Según Mommersteeg (1998), en la Cordillera Oriental el interestadial comenzó a partir de los 16,4 ka cal AP, pero en el Páramo de Frontino y en la Laguna de Fúquene, los datos de paleotemperatura indican un comienzo más temprano a los 17,3 ka cal AP. Aunque las plantas acuáticas en el Páramo de Berlín no mostraron evidencias significativas de cambio en la humedad que puedan indicar si el

límite inferior del interestadial Susacá está más cercano a los 17,3 ka cal AP o a los 16,4 ka cal AP, el polen de los taxones de bosque mostró claramente el comienzo de una tendencia de disminución, precedida por un aumento leve en el bosque subandino a los 17,4 ka cal AP. Por lo anterior, el comienzo del interestadial Susacá en el Páramo de Berlín, tuvo lugar a los 17,4 ka cal AP y se vio reflejado principalmente en la vegetación regional. Adicionalmente, en el Páramo de Frontino, el interestadial de Susacá se vio interrumpido por una fase fría entre 16,7 y 16,1 ka cal AP (Monsalve Marín 2015), relacionada con el Oldest Dryas definido para el hemisferio norte, fase no registrada claramente en los demás sitios utilizados en la comparación.

Aunque el Páramo de Berlín estuvo dominado por vegetación de páramo abierto durante todo el estadial H1, los porcentajes de bosque tuvieron una representación relativamente alta entre 18 y 17.4 cal kyr BP, relacionada con la mayor humedad. La influencia de la precipitación sobre el cinturón de bosque también se observa en la Laguna de Fúquene (Van't Veer *et al.* 2000). En el caso del Páramo de Frontino y el Páramo de Belmira, el desplazamiento de los cinturones de vegetación se relacionó principalmente con la temperatura (Velásquez-R. y Hooghiemstra 2013; Velásquez 2013).

8.3.2 Interestadial Bølling – Allerød (14,6 – 12,9 ka cal AP)

En el Páramo de Berlín, el interestadial BA fue un periodo igualmente húmedo, pero con tendencia progresiva a hacerse seco, mostrando las condiciones de menor humedad durante el Tardiglacial. Una tendencia similar se observa en el Páramo de Frontino, el Páramo de Belmira y la Laguna de Los Anteojos, los cuales registraron menor humedad a partir de 13,7 ka cal AP, 13,9 ka cal AP y 14 ka cal AP, respectivamente (Monsalve Marín 2015; Stansell *et al.* 2010; Velásquez 2013). En la Laguna de La Cocha y en la Laguna de Fúquene se registraron condiciones húmedas permanentes (Gonzalez-Carranza *et al*. 2012; Van't Veer *et al.* 2000). En Cariaco, los valores de Titanio reflejaron mayor humedad en comparación con el resto del Tardiglacial, pero en relación al Holoceno temprano hubo menor precipitación (Haug *et al.* 2001).

Durante la mayor parte del BA, la disminución de la temperatura en el Páramo de Berlín fue de 1°C con respecto al valor actual (8,8°C). Hacia la transición BA/YD la temperatura aumentó 3,5°C, resultado que puede ser explicado debido al aumento del polen arbóreo causado por la menor distancia del bosque hacia el sitio de estudio con los aumentos de humedad. En el Páramo de Frontino, el Páramo de Belmira, la Laguna de Fúquene y la

cuenca de Cariaco se registraron temperaturas que están entre 3,4 y 2,2°C por debajo de las actuales (Lea *et al.* 2003; Monsalve Marín 2015; Van't Veer *et al.* 2000; Velásquez 2013), mientras que en el Lago La Cocha la temperatura disminuyó entre 7,5 y 6,5°C.

Con relación a la vegetación, se asume que la dominancia de vegetación abierta durante la mayor parte del interestadial BA, en el Páramo de Berlín, es debida a la disminución de la humedad. El Páramo de Frontino permaneció igualmente dentro del cinturón de páramo, pero la línea superior del bosque presentó variaciones en su posición altitudinal por debajo del sitio de estudio en función de la temperatura (Monsalve Marín 2015; Velásquez-R. y Hooghiemstra 2013). La Laguna de Fúquene y la Laguna de Los Anteojos se mantuvieron rodeadas de bosque andino (Stansell *et al.* 2010; Van't Veer *et al*. 2000). En el Lago La Cocha se presentaron dos picos de abundancia del bosque durante dos fases cálidas de corta duración (a los 13,9 ka cal AP y de 12,6 a 12,4 ka cal AP) (Gonzalez-Carranza *et al.* 2012). En el Páramo de Belmira, el bosque llegó casi al sitio de muestreo al final del BA (entre 100 y 200 m por debajo del sitio de estudio), probablemente por el incremento progresivo de la temperatura.

En algunos sitios de los Andes colombianos, se ha reportado una fase fría y húmeda que separa a los interestadiales Susacá y Guantiva. Esta fase fue denominada "estadial La Ciega" y según la revisión hecha por Mommersteeg (1998) ha sido registrada entre ~ 14,5 y 14 ka cal AP en sitios por encima de los 3.200 msnm (Sierra Nevada del Cocuy, Páramo de Sumapaz y alrededores del Altiplano de Bogotá en la sección Peña Negra). En el Páramo de Frontino se registró la ocurrencia del estadial La Ciega entre 14,6 y 13,7 ka cal AP, bajo condiciones frías y húmedas (Monsalve Marín 2015). En el Páramo de Berlín no hay señales claras de la existencia de esta señal. A lo largo de los interestadiales Susacá y Guantiva, el Páramo de Berlín registró una tendencia permanente de disminución en la humedad en cuatro fases, cada una de mayor intensidad: 17.4 – 16.7, 16.7 – 15.5, 15.5 – 14.3 y 14.3 a 13.1 ka cal AP, sin relación cronológica aparente con los límites temporales del estadial La Ciega.

8.3.3 Estadial Younger Dryas (12,9 – 11,7 ka cal AP)

Luego de alcanzar un mínimo a los 13,2 ka cal AP, se presentó un aumento pronunciado en la humedad en el páramo de Berlín que se extendió hasta los 12,5 ka cal AP, acompañado del desplazamiento de la vegetación de bosque hasta el sitio de estudio. El comienzo de este aumento se dio 300 años previo a la finalización del BA y coincidió con

la fase GI-1b del núcleo NGRIP2, caracterizada por menores temperaturas dentro del interestadial (Rasmussen *et al.* 2014). Condiciones húmedas durante el comienzo del YD fueron registradas igualmente en el Páramo de Frontino entre 12,7 y 12,4 ka cal AP (Monsalve Marín 2015) y en el Páramo de Belmira hasta los 12,6 ka cal AP (Velásquez 2013). En la cuenca de Cariaco, los contenidos de Titanio alcanzaron valores mínimos entre 12,6 y 11,5 ka cal AP, por lo que Haug *et al.* (2001) reportan el YD como un período de condiciones secas. Similarmente, la Laguna de Fúquene y la Laguna de Los Anteojos se caracterizaron por condiciones secas durante todo el estadial (Stansell *et al.* 2010; Van't Veer *et al.* 2000).

En el Páramo de Berlín y en la Laguna de Fúquene (Van't Veer *et al.* 2000) comenzó una tendencia hacia condiciones de menor humedad a los 12,5 ka cal AP, la cual continuó a lo largo de la transición Tardiglacial – Holoceno Temprano. En el Páramo de Frontino se presenta igualmente una fase seca a partir de 12,4 ka cal AP, interrumpida por una última fase húmeda entre 11,8 y 11,4 ka cal AP (Monsalve Marín 2015). El paso a condiciones secas durante la transición al Holoceno también fue reportado para el Lago La Cocha y el Páramo de Belmira, que presentan condiciones secas a partir de 11,6 y 12,6 ka cal AP, respectivamente (Gonzalez-Carranza *et al.* 2012; Velásquez 2013). En la Laguna de Los Anteojos y en la cuenca de Cariaco, el patrón se dio de forma contraria, con aumento en la humedad al comenzar el Holoceno.

Con relación a la temperatura, los sitios analizados se caracterizaron por presentar alta variabilidad respecto a la duración y la magnitud del enfriamiento que tuvo lugar durante el YD. En la Laguna de La Cocha (disminución de 6°C), el Páramo de Frontino (disminución de 4,3°C), la Laguna de Fúquene (disminución entre 2 y 3°C) y la Cuenca de Cariaco (disminución entre 3,5 y 2,6°C), el período de bajas temperaturas se extendió hasta 11,6 ka cal AP, 11,4 ka cal AP, 11,4 ka cal AP y 11,5 ka cal AP, respectivamente (Gonzalez-Carranza *et al.* 2012; Lea *et al.* 2003; Monsalve Marín 2015; Van't Veer *et al.* 2000). En el Páramo de Belmira (disminución de 3°C) y en la Laguna de Los Anteojos (disminución de 2,3°C) el período de bajas temperaturas terminó mucho antes, entre 12,6 y 12,7 ka cal AP (Stansell *et al.* 2010; Velásquez 2013). En el Páramo de Berlín, la posición de la UFL indica un aumento de 3,2°C con respecto a la temperatura actual, sin embargo, el sesgo de este valor debido a la respuesta del bosque a los aumentos en la humedad, no permiten calcular con certeza la paleotemperatura. Aún así, el incremento

en las esporas foveoladas de *Lycopodium* entre 12,9 y 11,7 ka cal AP es indicador de condiciones frías durante este período.

Durante la transición hacia el Holoceno, la vegetación en la Laguna de Los Anteojos respondió al aumento en humedad y temperatura, con dominancia del bosque andino (Stansell *et al.* 2010). En el Lago La Cocha, el Páramo de Frontino, el Páramo de Belmira y la Laguna de Fúquene, la vegetación se vio influenciada exclusivamente por el aumento en la temperatura (dominancia de bosque) (Gonzalez-Carranza *et al.* 2012; Monsalve Marín 2015; Van't Veer *et al.* 2000; Velásquez 2013), mientras que la humedad parece ser el principal factor que determinó el cambio de la vegetación en el Páramo de Berlín, con una menor representación del bosque a medida que las condiciones se hicieron más secas.

8.4 Asimetrías en la paleoprecipitación del norte de los Andes durante el Tardiglacial

De acuerdo con los resultados obtenidos en el Páramo de Berlín y con base en las comparaciones realizadas con otros sitios al norte de los trópicos, se observan algunas asimetrías en cada uno de los estadiales e interestadiales del período Tardiglacial. Durante el estadial H1, el sitio con diferencias más pronunciadas corresponde a la cuenca de Cariaco, caracterizada por predominancia de condiciones secas (Peterson *et al.* 2000). En la Laguna El Piñal, ubicada en los Llanos Orientales a 180 msnm, se registraron igualmente condiciones secas que se extendieron durante la mayor parte del Tardiglacial (Behling y Hooghiemstra 1999). En Frontino, Belmira, Berlín y Fúquene, ubicados en los Andes colombianos, la tendencia general es hacia mayor precipitación durante el H1 (Monsalve Marín 2015; Van't Veer *et al.* 2000; Velásquez 2013).

En el BA predominaron las condiciones húmedas en Berlín, Frontino, Belmira, La Cocha, Fúquene y Cariaco (Gonzalez-Carranza *et al.* 2012; Haug *et al.* 2001; Monsalve Marín 2015; Van't Veer *et al.* 2000; Velásquez 2013), con tendencia hacia menor humedad en Berlín, Frontino y Belmira. De forma similar, en otras secciones analizadas en el Transecto PNN, el BA se caracterizó por altas precipitaciones (Salomons 1986). En Los Anteojos, la mayor precipitación durante el BA sólo se extendió hasta los 14 ka cal AP (Stansell *et al*. 2010). Por otro lado, en estudios realizados en los Llanos Orientales y en

el Lago Valencia, este período fue registrado como parte de una fase seca (Behling y Hooghiemstra 1999; Curtis *et al.* 1999).

Con excepción de Fúquene, los sitios ubicados en los Andes colombianos se caracterizaron por condiciones húmedas hacia el comienzo del YD (Frontino, Belmira, La Cocha y Berlín) que se volvieron secas en la transición hacia el Holoceno (Castañeda 2013; Gonzalez-Carranza *et al.* 2012; Monsalve Marín 2015; Muñoz *et al.* 2017; Velásquez 2013). La Laguna de Fúquene registra condiciones permanentemente secas durante el YD, aunque más intensas hacia el Holoceno (Van't Veer *et al.* 2000). Por el contrario, en Cariaco y Los Anteojos, la transición YD/Holoceno pasa de condiciones secas a húmedas (Haug *et al.* 2001; Stansell *et al.* 2010), al igual que en otros sitios ubicados en los Llanos Orientales (El Piñal y Laguna Sardinas) y en tierras bajas de Venezuela (Lago Valencia) (Behling y Hooghiemstra 1998, 1999; Curtis *et al.* 1999).

Los patrones de paleoprecipitación durante el Tardiglacial en el norte del neotrópico, se han explicado a través de diferentes mecanismos climáticos, de los cuales la ITCZ se ha mencionado como la principal fuente de humedad, con mayor precipitación durante fases cálidas (BA) y menor precipitación durante fases frías (H1, YD) (Haug *et al.* 2001; Peterson y Haug 2006). Varios de los sitios mencionados anteriormente se ajustan a este patrón de humedad (Transecto PNN, Los Anteojos, Cariaco), al igual que otros sitios más hacia el norte, ubicados en Centroamérica (Lago Chalco, Lago Petén Itzá) (Haug *et al.* 2001; Hodell *et al.* 2008; Lozano-García *et al.* 2015; Peterson *et al.* 2000; Salomons 1986; Stansell *et al.* 2010). De forma similar, las condiciones relativamente secas durante el Tardiglacial que pasan a ser húmedas hacia el Holoceno, se han explicado por la mayor precipitación proveniente de la ITCZ, desplazada hacia el norte durante el máximo térmico del Holoceno por el ciclo de precesión, como es el caso del Lago Valencia, El Piñal y Sardinas (Behling y Hooghiemstra 1998, 1999; Curtis *et al.* 1999). Sin embargo, los resultados obtenidos en el Páramo de Berlín, junto con resultados previos en los páramos de Frontino, Belmira, en la Laguna de La Cocha y en parte del registro sedimentario de la Laguna de Fúquene (Fq-2) (Gonzalez-Carranza *et al.* 2012; Monsalve Marín 2015; Van't Veer *et al.* 2000; Velásquez 2013), dan soporte a variaciones adicionales en el patrón de paleoprecipitación, con estadiales húmedos y mayor humedad durante el Tardiglacial con relación al Holoceno temprano.

El registro de patrones de humedad contrarios entre sitios ubicados en los Andes colombianos vs. sitios ubicados en los Llanos Orientales, la Cordillera de Mérida y tierras bajas de Venezuela, indican posibles asimetrías oeste – este en la paleoprecipitación debidas a un patrón asimétrico en la forma e intensidad de la ITCZ (Velásquez-R. y Hooghiemstra 2013). Actualmente, es bien conocida la alta complejidad del clima en los Andes colombianos y la dificultad de su predicción a distintas escalas de tiempo, debidas a la formación de climas locales y regionales en los tres ramales de la cordillera (Poveda 2004). Adicionalmente, en estudios paleoclimáticos previos (McGee *et al.* 2018) se ha mencionado la importancia de estudiar no sólo los *proxies* relacionados con la paleoprecipitación, sino también los relacionados con los patrones de circulación y la intensidad de los vientos (surgencia costera, polvo eólico) para analizar su influencia sobre el patrón de migración de la ITCZ a largo plazo. Con base en lo anterior, puede decirse que el patrón de humedad en los sitios de alta montaña en el norte de los trópicos fue altamente variable durante el período Tardiglacial y no debe generalizarse únicamente en función del patrón de migración norte – sur de la ITCZ a largo plazo, según el cual el norte de Suramérica fue seco durante los períodos estadiales.

9. Conclusiones y trabajo futuro

En el Páramo de Berlín, el Tardiglacial se caracterizó por condiciones húmedas con tendencia a disminuir hacia el Holoceno. La acumulación de sedimentos inorgánicos compuestos por limos y arcillas, así como porcentajes de LOI cercanos al 10 %, permiten inferir que el cuerpo de agua permaneció bajo un ambiente de depositación fluvio – lacustre durante la mayor parte del tiempo, con niveles de media a baja energía y poco aporte de materia orgánica. El color gris en los sedimentos indica una columna de agua permanente y un ambiente sedimentario desprovisto de oxígeno. La presencia constante de *Isoetes* indica que, aunque el nivel del agua fue más alto con relación al Holoceno, el cuerpo de agua siempre fue de aguas poco profundas. Previo a la transición hacia el Holoceno, se infiere que el cuerpo de agua comenzó a tener áreas más colmatadas que permitieron el establecimiento de vegetación de aguas someras y de cojines, pero que aún mantenía una profundidad y área suficientes para el crecimiento de *Isoetes*. La tendencia general hacia menor humedad a lo largo del Tardiglacial también se vio reflejada en los contenidos de Fe y Ti, con valores mínimos en la transición hacia el Holoceno.

Con relación a los diferentes estadiales e interestadiales del Tardiglacial, se concluye que las condiciones de mayor humedad se dieron durante la parte inicial del estadial H1 (~18000- 17366 años cal AP). A partir de 17366 años cal AP (comienzo del interestadial Susacá) hubo una dominancia constante de vegetación abierta y se registró una tendencia a disminución en los taxones de bosque, probablemente por disminución de la humedad. El BA (14600 - 12900 años cal AP) fue un periodo igualmente húmedo, pero con tendencia progresiva a hacerse seco. La disminución en la humedad se dio en cuatro fases, cada una de mayor intensidad: 17366 – 16700, 16700 – 15531, 15531 – 14327 y 14327 - 13213 años cal AP. La señal del YD se vio reflejada en dos fases. La primera fase (12900 - 12400 años cal AP) se caracterizó por un aumento en la humedad que condujo a una mayor representación del bosque. La segunda fase, entre 12400 años cal AP y la transición hacia el Holoceno (hasta 11653 años cal AP) se caracterizó por una tendencia a condiciones secas.

La variación en la humedad indica que los períodos de mayor precipitación coincidieron con los estadiales registrados en Groenlandia (H1, YD) y con las fases de menor

temperatura en las unidades bio – (climato -) estratigráficas definidas para los Andes colombianos (Fúquene tardío, El Abra). Adicionalmente, los taxones del bosque andino tuvieron mayor representación en el espectro polínico durante estos períodos, debido probablemente a que, en páramos secos, como es el caso del Páramo de Berlín, la humedad adquiere un papel de factor limitante para el crecimiento de la vegetación boscosa. En este sentido, será de esperar que los aumentos en la precipitación conduzcan al desplazamiento de la UFL hacia mayores altitudes, debido principalmente al desplazamiento de taxones del bosque andino con cualidades de vegetación pionera que requieren de condiciones húmedas, tales como *Alnus*, *Cyathea*, *Miconia*, *Morella* y *Hedyosmum*, aunque otros taxones como *Quercus* y *Podocarpus* también podrían beneficiarse de aumentos en la precipitación.

Durante la mayor parte del Tardiglacial, la UFL tuvo una posición estable alrededor de los 2.950 msnm, ~ 150 m por debajo de la UFL actual (3.100 msnm). Antes de 17366 años cal AP, su posición fue ligeramente mayor (3.200 msnm), durante la fase más húmeda al comienzo del H1. El mayor desplazamiento del bosque (hasta ~ 3.600 msnm), coincidió con el aumento en la precipitación durante la primera parte del YD (entre 12900 y 12400 años cal AP), para luego disminuir su altitud hasta los 3.083 msnm hacia el comienzo del Holoceno. En la fase de mayor estabilidad (16489 – 13585 años cal AP), la paleotemperatura reconstruida a partir de la UFL, osciló entre 7,2 y 8,7 °C, con un promedio de 7,8 °C (1°C por debajo de la temperatura actual). Los aumentos de temperatura durante las fases más frías (0,7°C al comienzo del H1 y 3,5 °C al comienzo del YD) se debieron a desplazamientos de la UFL causados por aumentos en la humedad, por lo que dichos valores podrían estar sobreestimados. Se concluye que, en páramos secos condicionados por la humedad, la reconstrucción de la paleotemperatura a partir de la UFL puede no ser adecuada.

La mayor humedad registrada durante los eventos estadiales en el Páramo de Berlín y el paso a condiciones secas hacia el comienzo del Holoceno, dan soporte a una posible asimetría en la paleoprecipitación, sugerida en estudios previos, con respecto a sitios ubicados más hacia el este en la Cordillera de Mérida, los Llanos Orientales y el Caribe (Venezuela) y, según la cual, variaciones en la forma e intensidad de la ITCZ pueden ocasionar diferentes patrones de variación climática adicionales a los causados únicamente por su migración norte – sur a largo plazo.

A futuro se hace necesario conocer más a fondo la dinámica del clima actual en función de las condiciones particulares que se presentan en cada una de las vertientes de los Andes colombianos, especialmente con relación a la circulación de los vientos que tienen gran importancia en el transporte de humedad y que se ve afectada por el relieve altamente variable del norte de los Andes, lo anterior con el fin de dar una interpretación más precisa a las asimetrías climáticas registradas en los estudios paleoecológicos. Adicionalmente, se evidencia la importancia de estudios actuales relacionados con la respuesta de la vegetación de alta montaña a los cambios climáticos en función del tipo de ecosistema (páramos húmedos vs. páramos secos).

Referencias bibliográficas

Anderson, James L. 2003. “Paleoecology/Paleolimnology”. *Environmental Encyclopedia* 1051–52.

Arboleda, Diana. Sin publicar. “Reconstrucción de la vegetación, clima y ambiente sedimentario durante el Holoceno en el norte de la Cordillera Oriental de Colombia, a partir de un análisis multiproxy”. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.

Arzac, Alberto, Eulogio Chacón-moreno, y Luis D. Llambí. 2011. “Del Ecotono Bosque Paramo En Los Andes Tropicales Distribution of Plant Life Forms in the Upper Limit of the Forest Paramo Ecotone in the Tropical Andes”. 24(1):26–46.

Avellaneda, Mario. 2012. *Informe Final Páramo Santurbán - Componente Biótico*. Bucaramanga.

Baker, Paul A. et al. 2001. “The History of South American Tropical Precipitation for the Past 25,000 Years”. *Science* 291(January):640–43.

Baker, Paul A. et al. 2001. “Tropical climate changes at millenial and orbital timescales on the Bolivian Altiplano”. *Nature* 409(February):698–700.

Baker, Paul A. y Sherilyn C. Fritz. 2015. “Nature and causes of Quaternary climate variation of tropical South America”. *Quaternary Science Reviews* 124:31–47.

Behling, Hermann y Henry Hooghiemstra. 1998. “Late Quaternary palaeoecology and palaeoclimatology from pollen records of the savannas of the Llanos Orientales in Colombia”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 139:251–67.

Behling, Hermann y Henry Hooghiemstra. 1999. “Environmental history of the Colombian savannas of the Llanos Orientales since the Last Glacial Maximum from lake records El Pinal and Carimagua”. *Journal of Paleolimnology* 21:461–76.

Bernal, Juan Pablo, Laura E. Beramendi Orosco, Karina C. Lugo-Ibarra, y Luis Walter Daesslé. 2010. “Revisión a algunos geocronómetros radiométricos aplicables al Cuaternario”. *Boletin de la Sociedad Geologica Mexicana*

62(3):305–23.

Beta Analytic. 2018. “Idoneidad de la muestra: ¿AMS o datación radiométrica?” Recuperado el 3 de octubre de 2018 (https://www.radiocarbon.com/espanol/radiometrica-plus.htm).

Blaauw, Maarten y J. Andrés Christen. 2013. “Bacon manual – v2.2”. 1–11.

Bogotá-A, R. G. et al. 2011. “Rapid climate change from north Andean Lake Fúquene pollen records driven by obliquity: Implications for a basin-wide biostratigraphic zonation for the last 284 ka”. *Quaternary Science Reviews* 30(23–24):3321–37.

Bogotá-A, Raúl G., Sonia J. Lamprea, y Orlando Rangel-Ch. 1996. “El páramo ecosistema a proteger: Atlas palinológico de la clase magnoliopsida en el paramo de Monserrate”. *Serie Montañas Tropiandinas* 2:233.

Boyle, J. F. 2001. “Inorganic Geochemical Methods in Palaeolimnology”. Pp. 83–141 en *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments: Physical and Geochemical Methods*, editado por W. M. Last y J. P. Smol. Dordrecht: Springer Netherlands.

Bradley, Raymond. 1999. *Paleoclimatology. Reconstructing Climates of the Quaternary.* Second Edi. Massachusetts: Academic Press.

Bradley, Raymond S. y John A. Eddy. 1991. “Records of Past Global Changes In: Global changes of the past”. Pp. 103–16 en *University Corporation for Atmospheric Research*, editado por R. Bradley. Colorado: OIES Global Change Institute.

Bronk Ramsey, C. 2008. “Radiocarbon dating: Revolutions in understanding”. *Archaeometry* 50(2):249–75.

Bush, Mark B. et al. 2005. “A 17 000-year history of Andean climate and vegetation change from Laguna de Chochos, Peru”. *Journal of Quaternary Science* 20(7–8):703–14.

Buytaert, Wouter, Francisco Cuesta-Camacho, y Conrado Tobón. 2011. “Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions”. *Global Ecology and Biogeography* 20(1):19–33.

Castañeda, Ivonne Marcela. 2013. “Paleoecología de Alta Resolución del

Holoceno (11000 Años), en el Páramo de Belmira, Antioquia (Colombia)". Universidad Nacional de Colombia.

Cavelier, J., D. Lizcano, y M. T. Pulido. 2001. *Colombia*. editado por M. Kappelle y A. Brown. Santo Domingo de Heredia: Instituto Nacional de Biodiversidad.

Cleef, Antoine M. 1981. "The vegetation of the páramos of the Colombian Cordillera Oriental". *Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht* 481(1):320.

Colinvaux, Paul A., Paulo E. De Oliveira, y Jorge Enrique Moreno Patino. 1999. *Amazon Pollen Manual and Atlas/Manual e Atlas Palinologico da Amazonia*. Amsterdam: Harwood Academic Publishers.

Correa-Metrio, Alexander et al. 2012. "Rapid climate change and no-analog vegetation in lowland Central America during the last 86,000 years". *Quaternary Science Reviews* 38:63–75.

Curtis, J. H., D. a. Hodell, y M. Brenner. 1999. "Climate change in the Lake Valencia Basin, Venezuela, 12600 yr BP to present". *The Holocene* 9(5):609–19.

Dansgaard, W. et al. 1993. "Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record". *Nature* 364(July):218–20.

David, Santiago. Sin publicar. "Paleoecología multiproxy durante el Último Máximo Glacial en el Páramo de Berlín, norte de la Cordillera Oriental, Colombia". Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.

Davies, Sarah J., Henry F. Lamb, y Stephen J. Roberts. 2015. "Micro-XRF Core Scanning in Palaeolimnology: Recent Developments". P. 656 en *Micro-XRF Studies of Sediment Cores: Applications of a non-destructive tool for the environmental sciences*, vol. 17, editado por I. W. Croudace y R. G. Rothwell. Dordrecht: Springer.

Dean, Walter E. 1974. "Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition; comparison with other methods". *Journal of Sedimentary Research* 44(1):242–48.

Erdtman, G. 1952. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy; Angiosperms. An Introduction to Palynology*. I. Stockholm: Almqvist & Wiksell.

Van Geel, B. y T. Van der Hammen. 1973. “Upper quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia)”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 14:9–92.

Gill, D., A. Shomrony, y H. Fligelman. 1993. “Numerical zonation of log suites and logfacies recognition by multivariate clustering”. *AAPG Bulletin* 77(10):1781–91.

Gonzalez-Carranza, Z., H. Hooghiemstra, y M. I. Velez. 2012. “Major altitudinal shifts in Andean vegetation on the Amazonian flank show temporary loss of biota in the Holocene”. *The Holocene* 22(11):1227–41.

Gonzalez-Melo, A. y A. Parrado-Rosselli. 2010. “Diferencias en la producción de frutos del roble Quercus humboldtii Bonpl. en dos bosques andinos de la Cordillera Oriental colombiana”. *Colombia Forestal* 13(1):141–62.

Gornitz, Vivien. 2009. “Paleoclimate Proxies, an Introduction”. *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments. Encyclopedia of Earth Sciences Series* 743–46.

Gosling, William D., Mark B. Bush, Jennifer A. Hanselman, y Alex Chepstow-Lusty. 2008. “Glacial-interglacial changes in moisture balance and the impact on vegetation in the southern hemisphere tropical Andes (Bolivia/Peru)”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 259(1):35–50.

Grabandt, Renetta A. J. 1980. “Pollen rain in relation to vegetation in the Colombian Cordillera Oriental”. *Review of Palaeobotany and Palynology* 29:65–147.

Grimm, Eric C. 1987. “CONISS: a Fortran 77 program for a stratigraphically constrained cluster analysis by the method of the incremental sum squares”. *Computers and Geosciences* 13(1):13–35.

Grimm, Eric C. 1991. “TILIA and TILIAGRAPH software”.

Groot, M. H. M. et al. 2011. “Ultra-high resolution pollen record from the northern Andes reveals rapid shifts in montane climates within the last two glacial cycles”. *Climate of the Past* 7(1):299–316.

Groot, M. H. M. et al. 2011. “Ultra-high resolution pollen record from the northern Andes reveals rapid shifts in montane climates within the last two glacial

cycles”. *Climate of the Past* 7(1):299–316.

Van der Hammen, T. 1973. “The quaternary of Colombia: Introduction to a research project and a series of publications”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 14(1):1–7.

Van der Hammen, T. 1995. “La última glaciación en Colombia (Glaciación Cocuy; Fuquense)”. *Análisis Geográficos* 24:69–89.

Van der Hammen, T., J. Barelds, H. De Jong, y A. .. De Veer. 1980. “Glacial Sequence and Environmental History in the Sierra Nevada Del Cocuy (Colombia)”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 32:247–340.

Van der Hammen, T. y a. Cleef. 1983. “Datos Para La Historia De La Flora Andina”. *Revista chilena de historia natural* 56:97–101.

Van der Hammen, T. y A. M. Cleef. 1986. “Development of the High Andean Paramo Flora and Vegetation”. Pp. 153–201 en *High Altitude Tropical Biogeography*, editado por F. Vuilleumier y M. Monasterio. Oxford: Oxford University Press.

Van der Hammen, T., Orlando Rangel-Ch, y Antoine M. Cleef. 2005. “Zonal ecosystems of the west and east flanks of the Colombian Western Cordillera (Tatamá Transect).” Pp. 935–972 en *Studies on Tropical Andean Ecosystems*. Berlin-Stuttgart: J Cramer/Bornträger.

Van der Hammen, Thomas. 1981. “Glaciales y glaciaciones en el Cuaternario de Colombia: Paleoecología y Estratigrafía”. *Revista CIAF* 6:635–38.

Hansen, B. C. S. et al. 2003. “Late-glacial and Holocene vegetational history from two sites in the western Cordillera of southwestern Ecuador”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194(1–3):79–108.

Haug, Gerald, Konrad Hughen, Daniel Sigman, Larry Peterson, y Ursula Rohl. 2001. “Southward Migration of the Intertropical Convergence Zone Through the Holocene”. *Science* 293(17):1304–8.

Head, Martin J. y Philip L. Gibbard. 2015. “Formal subdivision of the Quaternary System/Period: Past, present, and future”. *Quaternary International* 383:4–35.

Helmens, K. F. 1990. “Neogene-Quaternary Geology of the High Plain of Bogotá,

Eastern Cordillera, Colombia: Stratigraphy, Paleoenvironments and Landscape Evolution". J. Cramer.

Hessler, Ines et al. 2010. "Millennial-scale changes in vegetation records from tropical Africa and South America during the last glacial". *Quaternary Science Reviews* 29(21–22):2882–99.

Hodell, David A. et al. 2008. "An 85-ka record of climate change in lowland Central America". *Quaternary Science Reviews* 27(11–12):1152–65.

Hooghiemstra, Henry. 1984. *Vegetational and Climatic History of the High Plain of Bogotá, Colombia: A Continuous Record of the Last 3.5 Million Years (Dissertationes Botanicae)*. Vaduz: Lubrecht & Cramer Ltd.

Hooghiemstra, Henry et al. 2012. "The Dynamic History of the Upper Forest Line Ecotone in the Northern Andes". Pp. 229–46 en *Ecotones Between Forest and Grassland*, editado por R. W. Myster. New York, NY: Dordrecht:Springer.

Hooghiemstra, Henry y Thomas Van der Hammen. 2004. "Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy." *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 359(1442):173-80; discussion 180-1.

Hyde, H. A. y D. A. Williams. 1944. "The Right Word". P. 6 en *Pollen Analysis Circular*, vol. 8.

IDEAM. 2008. "Zonificación climática de Colombia". Recuperado el 4 de octubre de 2018 (http://www.ideam.gov.co/geoportal).

Iversen, Johannes. 1954. "The Late - glacial Flora of Denmark and its Relation to Climate and Soil". *Danmarks Geologiske Undersøgelser* 80:87–119.

Jansen, J. H. F., S. J. Van Der Gaast, B. Koster, y A. J. Vaars. 1998. "CORTEX, a shipboard XRF-scanner for element analyses in split sediment cores". *Marine Geology* 151(1–4):143–53.

Jin, Zhangdong, Fuchun Li, Junji Cao, Sumin Wang, y Jimin Yu. 2006. "Geochemistry of Daihai Lake sediments, Inner Mongolia, north China: Implications for provenance, sedimentary sorting, and catchment weathering". *Geomorphology* 80(3–4):147–63.

Kisser, J. 1935. "Bemerkungen zum einschulss in glycerin – gelatine". *Ztschr. f.*

Mikroskopie 51:372–74.

Kneller, Margaret. 2009. “Pollen analysis” editado por V. Gornitz. *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments.* 815–23.

Körner, Christian. 2012. *Alpine Treelines. Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits*. Springer.

Körner, Christian y Jens Paulsen. 2004. “A world-wide study of high altitude treeline temperatures”. *Journal of Biogeography* 31(5):713–32.

Kuhry, P. 1988. *Palaeobotanical–palaeoecological studies of tropical high Andean peatbog sections (Cordillera Oriental, Colombia)*. Berlín: Cramer - Borntraeger.

Lea, David, Dorothy Pak, Larry Peterson, y Konrad Hughen. 2003. “Synchroneity of Tropical and High-Latitude Atlantic Temperatures over the Last Glacial Termination”. *Science* 301(5638):1361–64.

Ledru, Marie-Pierre y Philippe Mourguiart. 2001. “Chapter 20 - Late Glacial Vegetation Records in the Americas and Climatic Implications”. Pp. 371–90 en *Interhemispheric Climate Linkages*.

Lee Lerner, K. y Brenda Wilmoth Lerner. 2004. “Paleoecology”. *The Gale Encyclopedia of Science* 2945.

Lenoir, J., J. C. Gégout, P. A. Marquet, P. De Ruffray, y H. Brisse. 2008. “A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century”. *Science* 320(5884):1768–71.

Llambí, Luis Daniel et al. 2012. *Ecología, hidrología y suelos de páramos*. Proyecto Páramo Andino.

Lozano-García, Socorro, Beatriz Ortega, Priyadarsi D. Roy, Laura Beramendi-Orosco, y Margarita Caballero. 2015. “Climatic variability in the northern sector of the American tropics since the latest MIS 3”. *Quaternary Research (United States)* 84(2):262–71.

Lyell, Charles. 1830. *Principles of Geology: being an attempt to explain the former changes of the earth’s surface, by reference to causes now in operation*. The Second. London: J. Murray.

Marchant, Robert et al. 2002. “Distribution and ecology of parent taxa of pollen

lodged within the Latin American Pollen Database". *Review of Palaeobotany and Palynology* 121:1–75.

Martínez, José Ignacio. 2009. "La historia cenozoica del fenómeno de El Niño". *Revista Academia Colombiana de Ciencias* 33:491–511.

McGee, David et al. 2018. "Hemispherically asymmetric trade wind changes as signatures of past ITCZ shifts". *Quaternary Science Reviews* 180:214–28.

McGee, David, Aaron Donohoe, John Marshall, y David Ferreira. 2014. "Changes in ITCZ location and cross-equatorial heat transport at the Last Glacial Maximum, Heinrich Stadial 1, and the mid-Holocene". *Earth and Planetary Science Letters* 390:69–79.

Mesa, Oscar, Germán Poveda, y Luis Carvajal. 1997. *Introducción al clima de Colombia*. Medellín: Universidad Nacional de Colombia.

Meyers, Philip A. y Elisabeth Lallier-Vergès. 1999. "Lacustrine sedimentary organic matter of Late Quaternary paleoclimates". *Journal of Paleolimnology* 21(2):345–72.

Mogensen, Irene. 2009. "Dansgaard - Oeschger cycles". *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments* 229–32.

Mommersteeg, Herman. 1998. "Vegetation Development and cyclic and abrupt climatic change during the Late Quaternary. Palynological evidence from Eastern Cordillera". University of Amsterdam.

Monsalve Marín, Carlos. 2015. "Climatic change during the late glacial in the northwestern part of Colombia, based on palynology and microfluorescence-x". Université de Genevè.

Moscol-Olivera, Marcela, Joost F. Duivenvoorden, y Henry Hooghiemstra. 2009. "Pollen rain and pollen representation across a forest-páramo ecotone in northern Ecuador". *Review of Palaeobotany and Palynology* 157:285–300.

Moy, Christopher M. et al. 2002. "Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch". *Nature* 420(November):162–65.

Muñoz, Paula et al. 2017. "Holocene climatic variations in the Western Cordillera of Colombia: A multiproxy high-resolution record unravels the dual influence

of ENSO and ITCZ". *Quaternary Science Reviews* 155:159–78.

Murillo, María Teresa y M. J. M. Bless. 1974. "Spores of recent Colombian Pteridophyta. I. Trilete spores". *Review of Palaeobotany and Palynology* 18(3–4):223–69.

Murillo, María Teresa y M. J. M. Bless. 1978. "Spores of recent Colombian Pteridophyta. II. Monolete spores". *Review of Palaeobotany and Palynology* 25(5):319–65.

Narváez-Bravo, Germán y Gloria León-Aristizábal. 2001. "Caracterización y Zonificación Climática de la Región Andina". *Meteorología Colombiana* 4:121–26.

Niemann, Holger y Hermann Behling. 2008. "Late Quaternary vegetation, climate and fire dynamics inferred from the El Tiro record in the southeastern Ecuadorian Andes". *Journal of Quaternary Science* 23(3):203–12.

Paduano, Gina M., Mark B. Bush, Paul A. Baker, Sherilyn C. Fritz, y Geoffrey O. Seltzer. 2003. "A vegetation and fire history of Lake Titicaca since the last glacial maximum". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194(1–3):259–79.

Paillard, Didier. 2009. "Last Glacial Termination". *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments* 495–98.

Pansu, Marc y Jacques Gautheyrou. 2006. *Handbook of Soil Analysis Mineralogical, Organic and Inorganic Methods*. New York: Springer Berlin Heidelberg.

Parra, Luis Norberto. 2005. "Análisis facial de alta resolución de sedimentos del Holoceno tardío en el Páramo de Frontino, Antioquia". Universidad Nacional de Colombia.

Parra, Luis Norberto, J. O. Rangel-Ch, y Thomas Van der Hammen. 2010. "Pedoestratigrafía de la turbera Llano Grande, Páramo de Frontino". Pp. 101–13 en *Colombia Diversidad Biótica X: Cambios global (natural) y climático (antrópico) en el páramo colombiano*, editado por J. O. Rangel-Ch. Bogotá: Instituto de Ciecias Naturales.

Parra, Luis Norberto, Orlando Rangel-Ch, y Thomas Van der Hammen. 2010a.

“Geomorfología del Páramo de Frontino”. Pp. 1–14 en *Colombia Diversidad Biótica X: Cambios global (natural) y climático (antrópico) en el páramo colombiano*, editado por O. Rangel-Ch. Bogotá: Instituto de Ciecias Naturales.

Parra, Luis Norberto, Orlando Rangel-Ch, y Thomas Van der Hammen. 2010b. “Los sedimentos paramunos y la estratigrafía de la turbera Llanogrande, Páramo de Frontino (Antioquia, Colombia)”. Pp. 67–91 en *Colombia Diversidad Biótica X: Cambios global (natural) y climático (antrópico) en el páramo colombiano*, editado por O. Rangel-Ch. Bogotá: Instituto de Ciecias Naturales.

Parra, Luis Norberto, Orlando Rangel-Ch, y Thomas Van der Hammen. 2010c. “Modelo de facies para los humedales paramunos”. Pp. 15–41 en *Colombia Diversidad Biótica X: Cambios global (natural) y climático (antrópico) en el páramo colombiano*, editado por O. Rangel-Ch. Bogotá: Instituto de Ciecias Naturales.

Peterson, Larry C. y Gerald H. Haug. 2006. “Variability in the mean latitude of the Atlantic Intertropical Convergence Zone as recorded by riverine input of sediments to the Cariaco Basin (Venezuela)”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 234(1):97–113.

Peterson, Larry C., Gerald H. Haug, y Konrad A. Hughen. 2000. “Tropical Atlantic During the Last Glacial Rapid Changes in the Hydrologic Cycle of the Tropical Atlantic During the Last Glacial”. *Science* 290(December):1947–51.

Poveda, Germán. 2004. “La Hidroclimatología de Colombia: Una síntesis desde la escala inter-decadal hasta la escala diurna”. *Revista Academia Colombiana de Ciencias* (28):201–22.

Poveda, Germán y Oscar Mesa. 2000. “On the Existence of Lloró (the Rainiest Locality on Earth): Enhanced Ocean-Land-Atmosphere Interaction by a Low-Level Jet”. *Geophysical Research Letters* 27(11):1675–78.

Rasmussen, Sune O. et al. 2014. “A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Last Glacial period based on three synchronized Greenland ice-core records: Refining and extending the INTIMATE event

stratigraphy". *Quaternary Science Reviews* 106:14–28.

Rehm, Evan M. y Kenneth J. Feeley. 2015. "The inability of tropical cloud forest species to invade grasslands above treeline during climate change: Potential explanations and consequences". *Ecography* 38(12):1167–75.

Reimer, Paula J. et al. 2013. "IntCal13 and Marine13 Radiocarbon Age Calibration Curves 0–50,000 Years cal BP". *Radiocarbon* 55(4):1869–87.

Rodbell, Donald T. et al. 1999. "An ~15,000-year Record of El Niño-driven alluviation in southwestern Ecuador". *Science* 283(5401):516–20.

Roubik, David W. y Jorge Enrique Moreno Patino. 1991. *Pollen and spores of Barro Colorado Island*. St. Louis: Missouri Botanical Garden.

Rubio, Pedro et al. 2006. *Estudio General de Suelos y Zonificación de Tierras del Departamento de Norte de Santander*. Bogotá: IGAC.

Rull, V., T. Vegas-Vilarrúbia, y E. Montoya. 2015. "Neotropical vegetation responses to Younger Dryas climates as analogs for future climate change scenarios and lessons for conservation". *Quaternary Science Reviews* 115:28–38.

Salomons, Johannes Barwold. 1986. "Paleoecology of Volcanic Soils in the Colombian Central Cordillera. (Parque Nacional Natural de los Nevados)". University of Amsterdam.

Sarmiento, Carlos y Paula Ungar, eds. 2014. *Aportes a la delimitación del páramo mediante la identificación de los límites inferiores del ecosistema a escala 1:25.000 y análisis del sistema social asociado al territorio: Complejo de Páramos Jurisdicciones – Santurbán – Berlín Departamentos de Santa*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Schillereff, Daniel N., Richard C. Chiverrell, Neil Macdonald, y Janet M. Hooke. 2014. "Flood stratigraphies in lake sediments: A review". *Earth-Science Reviews* 135:17–37.

Schneider, Tapio, Tobias Bischoff, y Gerald H. Haug. 2014. "Migrations and dynamics of the intertropical convergence zone." *Nature* 513(7516):45–53.

Schreve-Brinkman, Elisabeth J. 1978. "A palynological study of the upper

quaternary sequence in the El Abra corridor and rock shelters (Colombia)". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 25(1–2):1–109.

Shepherd, Kenneth R. 2004. "Stratigraphy" editado por K. Lee Lerner y B. Wilmoth Lerner. *The Gale Encyclopedia of Science* 3859–61.

Shuman, Bryan. 2003. "Controls on loss-on-ignition variation in cores from two shallow lakes in the northeastern United States". *Journal of Paleolimnology* 30(4):371–85.

Solignac, Sandrine et al. 2011. "Late-holocene sea-surface conditions offshore Newfoundland based on dinoflagellate cysts". *The Holocene* 21(4):539–52.

Stansell, Nathan D. et al. 2010. "Abrupt Younger Dryas cooling in the northern tropics recorded in lake sediments from the Venezuelan Andes". *Earth and Planetary Science Letters* 293(1–2):154–63.

Suárez del Moral, Patricia y Eulogio Chacón-Moreno. 2011. "Modelo espacial de distribución del ecotono bosque-páramo en los Andes venezolanos. Ubicación potencial y escenarios de cambio climático". *Ecotrópicos* 24(1):3–25.

Tapia, Pedro M., Sherilyn C. Fritz, Paul A. Baker, Geoffrey O. Seltzer, y Robert B. Dunbar. 2003. "A late quaternary diatom record of tropical climatic history from Lake Titicaca (Peru and Bolivia)". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194(1–3):139–64.

Taylor, Ervin. 2009. "Radiocarbon Dating". *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments* 863–68.

Thompson, L., E. Thompson, y K. Henderson. 2000. "Ice-core paleoclimate records in tropical South America since the Last Glacial Maximum." *Journal of Quaternary Science* 15(4):377–94.

Traverse, Alfred. 2007. *Topics in Geobiology: Paleopalynology*. Second Edi. The Netherlands: Springer Berlin Heidelberg.

Van't Veer, R., G. A. Islebe, y H. Hooghiemstra. 2000. "Climatic change during the Younger Dryas chron in northern South America: a test of the evidence". *Quaternary Science Reviews* 19:1821–35.

Vargas, William G. 2002. *Guía ilustrada de las plantas de las montañas del*

Quindío y los Andes. Manizales: Universidad de Caldas.

Vásquez, A. y A. Buitrago, eds. 2011. *El gran libro de los Páramos*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Proyecto Páramo Andino.

Vegas-Vilarrúbia, T., V. Rull, E. Montoya, y E. Safont. 2011. "Quaternary palaeoecology and nature conservation : a general review with examples from the neotropics". *Quaternary Science Reviews* 30:2361–88.

Velásquez-R., César A. 1999. *Atlas palinológico de la flora vascular paramuna de Colombia: Angiospermae*. Medellín: Universidad Nacional de Colombia.

Velásquez-R., César A. 2005. *Paleoecología de alta resolución del Holoceno tardío en el Páramo de Frontino Antioquia*. Medellín: Universidad Nacional de Colombia - Sede Medellín.

Velásquez-R., César A. y Henry Hooghiemstra. 2013. "Pollen-based 17-kyr forest dynamics and climate change from the Western Cordillera of Colombia; no-analogue associations and temporarily lost biomes". *Review of Palaeobotany and Palynology* 194:38–49.

Velásquez, C. A. et al. 1999. *Tardiglacial y Holoceno del norte de la cordillera Occidental de Colombia*. Medellín: Universidad Nacional de Colombia & Colciencias.

Velásquez, Rosa Elena. 2013. "Paleoecología de Alta Resolución del Final de la Última Glaciación y la Transición al Holoceno en el Páramo de Belmira (Antioquia)". Universidad de Colombia - Sede Medellín.

Vélez, Maria Isabel, Henry Hooghiemstra, Sarah Metcalfe, Ignacio Martínez, y Herman Mommersteeg. 2003. "Pollen-and diatom based environmental history since the Last Glacial Maximum from the Andean core Fúquene-7, Colombia". *Journal of Quaternary Science* 18(1):17–30.

Vélez, Jorge y Jorge Pérez. Sin publicar. Guía ilustrada de la Flora de la zona sur del Complejo de Páramos Jurisdicciones Santurbán - Berlín. Departamentos de Santander y Norte de Santander, Colombia. Medellín: Universidad Nacional de Colombia.

Wang, Xianfeng et al. 2004. "Wet periods in northeastern Brazil over the past 210

kyr linked to distant climate anomalies". *Nature* 432(December):740–43.

Ward, D. E. et al. 1973. *Memoria Explicativa: Mapa Geológico de Colombia Planchas 109, 110, 120 y 121*. Bogotá: Instituto Colombiano de Geología y Minería (Ingeominas).

Ward, Dweight et al. 1973. *Mapa Geológico de Colombia. Cuadrángulo H-12 Bucaramanga. Planchas 109 Rionegro - 120 Bucaramanga. Cuadrángulo H-13 Pamplona. Planchas 110 Pamplona - 121 Cerrito. Escala 1:100.000. Memoria Explicativa*. Bogotá.

Weng, Chengyu et al. 2006. "Deglaciation and Holocene climate change in the western Peruvian Andes". *Quaternary Research* 66:87–96.

Wille, Michael, Henry Hooghiemstra, Hermann Behling, Klaas van der Borg, y Alvaro Jose Negret. 2001. "Environmental change in the Colombian subandean forest belt from 8 pollen records: the last 50 kyr". *Vegetation History and Archaeobotany* 10(2):61–77.

Yarincik, K. M., R. W. Murray, y L. C. Peterson. 2000. "Climatically sensitive eolian and hemipelagic deposition in the Cariaco Basin, Venezuela, over the past 578,000 years: Results from Al/Ti and K/Al". *Paleoceanography* 15(2):210–28.