UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Vegetación, fuego y novedad ecológica en los Andes colombianos durante el Holoceno

Ismael García Espinoza

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Humanas, Departamento de Geografía
Bogotá, Colombia
2021

Vegetación, fuego y novedad ecológica en los Andes colombianos durante el Holoceno

Ismael García Espinoza

Tesis de investigación presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Geografía

Directora:

Ph.D. Dolors Armenteras

Línea de Investigación:

Paleoecología

Grupo de Investigación:

Grupo de investigación de Modelado Ecológico - ECOLMOD

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Humanas, Departamento de Geografía

Bogotá, Colombia

2021

A Omaira y Kevin, gracias por tanto amor

Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.

_____

Ismael García Espinoza

Fecha 01/09/2021

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, por abrirme una vez más sus puertas. Ha sido un honor volver a estar dentro de sus aulas.

Este proyecto fue posible gracias al apoyo humano y financiero del proyecto binacional *BioResilience: Biodiversity Resilience and Ecosystem services in post-conflict socio-ecological systems* financiado por el *Natural Environment Research Council* (NERC) y el *Arts and Humanities Research Council* (AHRC) bajo el programa Newton-Caldas Colombia-Bio (NE/R017980/1).

Un agradecimiento especial a mi directora de tesis, la profesora del Departamento de Biología, Dra. Dolors Armenteras, por haber aceptado acompañarme durante este proceso, depositar en mí su confianza y abrirme las puertas de su grupo de investigación desde el comienzo. Su excelencia académica y tenacidad ha sido una fuente de inspiración. Mil gracias.

Mi más sincero agradecimiento a la profesora de la Universidad de Exeter, Dra. Dunia H. Urrego, quien con su generosidad y calidez hizo de ésta, una experiencia fascinante. También, gracias por ayudarme a pulir mis ideas y plantear nuevas preguntas. Confío en que más temprano que tarde las resolveremos (ojalá vengan más preguntas en los años que vienen).

Al mejor de todos, el Dr. Juan Felipe Franco-Gaviria: gracias infinitas por estar siempre. Más aún, gracias por la paciencia. Sé que hubo momentos en los que la puse a prueba. Gracias por tantas nuevas ideas; tus estudiantes serán muy afortunados de tenerte en el aula.

A ellos tres, y al proyecto *BioResilience*, les doy gracias por hacer posible mi estancia de investigación en la Universidad de Exeter: ha sido una de las experiencias más gratificantes que he tenido. La academia necesita de más gente con sus cualidades y soy afortunado de haber coincidido con ustedes; tres veces afortunado. De nuevo, mil gracias.

A la Universidad de Exeter, por permitirme usar sus laboratorios de Geografía Física para procesar todas las muestras que hicieron posible esta investigación. A sus asistentes técnicos por supervisar que todo estuviera en su lugar, gracias. *To Ang, for being the kindest person I met in the UK. Hopefully we will met again.*

A los miembros de mi estimado *PalaeoTea*: Jack Oughton, Felix Pym y Charlotte Durden por tantas ideas y lecturas compartidas. Un agradecimiento especial a Ivonne Castañeda, por ser una compañera maravillosa y una palinóloga excepcional. Gracias por compartir conmigo tu tiempo y sabiduría sin reparos. Nos veremos muy seguido.

Al laboratorio de Palinología y Paleoecología de la Universidad Nacional de Colombia por su disposición a recibirme. La pandemia, sin embargo, tuvo otros planes. Gracias a mi directora de tesis y a los dos asesores por garantizar los medios para que pudiera llevar este trabajo a feliz término. Su respaldo incondicional hizo la diferencia.

A los habitantes de la vereda Monquentiva en Guatavita, quienes generosamente acompañaron las labores de campo y nos recibieron siempre con los brazos abiertos. En especial a Wilmar Romero, quien veló siempre por nuestro bienestar. A los demás integrantes del proyecto *BioResilience* por abrir nuevos espacios de discusión.

Resumen

Vegetación, fuego y novedad ecológica en los Andes colombianos durante el Holoceno

Una comprensión detallada de las relaciones en el largo plazo entre los ecosistemas y su entorno es vital para estimar las respuestas de la biodiversidad ante el cambio climático. En las décadas por venir, múltiples cambios ecológicos como respuesta al aumento abrupto de la temperatura y la expansión de las actividades humanas son esperados. Sin embargo, el grado en que las variables ambientales y el fuego pueden modular los ecosistemas Altoandinos en Colombia en el largo plazo, sigue siendo una pregunta abierta. Atendiendo a ese interrogante, esta investigación tiene como objetivo estudiar el pasado de estos ecosistemas para entender mejor su presente y futuro. Para ello, busca: (i) reconstruir las dinámicas de la vegetación del Holoceno de los ecosistemas Altoandinos, (ii) evaluar la importancia de la actividad del fuego como agente de disturbio en el largo plazo y, (iii) dar una idea de la novedad ecológica de estas comunidades biológicas. Se presentan aquí datos de polen y material vegetal carbonizado organizados estratigráficamente, provenientes de la zona de transición entre el bosque Altoandino y el Páramo en el flanco oriental de la Cordillera Oriental colombiana a casi 3000 msnm. La historia de la vegetación reveló la interacción de numerosos grupos ecológicos, con transiciones de composición en 8700, 5700, 4100 y 440 AP. El páramo fue reemplazado gradualmente por el Subpáramo a partir de 8700 a. C. cuando la temperatura aumentó. Las condiciones más secas y cálidas del Holoceno Medio favorecieron fuegos más frecuentes e intensos, los cuales aumentaron drásticamente durante los últimos cuatro milenios. Como consecuencia, comunidades composicionalmente novedosas se establecieron en Monquentiva. Este cambio probablemente estuvo asociado con el inicio de la actividad moderna de ENOS, y posteriormente fue agudizado por las actividades humanas después de ca. 3800 AP. Aunque la sensibilidad climática de estos ecosistemas explicó la mayoría de los cambios regionales en la vegetación de la Cordillera Oriental colombiana, nuestro estudio dio una idea de la relevancia del fuego, la distribución heterogénea de las variables climáticas y las actividades humanas a lo largo del Holoceno. Esta nueva evidencia ayuda a dilucidar cuán sensibles han sido los ecosistemas Altoandinos a las presiones externas y la importancia del fuego como agente de disturbio en escalas temporales amplias.

Palabras clave: Ecosistemas Altoandinos, Holoceno, Colombia, Paleoecología, Fuego, Ecosistemas novedosos.

Abstract

Vegetation, fire and ecological novelty in the Colombian Andes throughout the Holocene

A detailed understanding of how environment-ecosystem feedback occurs is vital to estimating biodiversity responses under climate change scenarios where abrupt warming, increased anthropogenic activities and ecological shifts are expected. However, how environmental gradients and fire activity has changed Colombian High Andean ecosystems over the last thousands of years remains an open question. This research aims to (i) reconstruct the Holocene vegetation dynamics of High Andean ecosystems, (ii) assess the importance of fire activity as a disturbance agent and (iii) give insights into the ecological novelty of these biological communities. We present pollen and charcoal time-series data from the ecotone between High Andean Forest and Páramo on the eastern flank of the Colombian Cordillera Oriental at almost 3000 m.a.s.l. Past vegetation dynamics revealed the interplay of numerous ecological groups, with compositional transitions at 8700, 5700, 4100 and 440 BP. Páramo was gradually replaced by Subpáramo vegetation from 8700 BP when the temperature rose. Mid-Holocene drier and warmer conditions also favoured more frequent and intense fire events, which rose sharply during the last four millennia. As a consequence, compositionally novel communities were established in Monquentiva. This shift was likely associated with the onset of modern ENSO activity, which was subsequently deepened by human activities after ca. 3800 BP. Although high climatic responsiveness explained most regional changes in the Colombian High Andes, our study gave insights into the relevance of fire events, uneven climate variables distribution and human activities through the Holocene. This new evidence helped elucidate how sensitive High Andean ecosystems are to external pressures and the importance of fire as a disturbance agent over broad temporal scales.

Key words: High Andean Ecosystems, Holocene, Colombia, Paleoecology, Fire, Novel Ecosystems.

Contenido

Pág.

1. Revisión de literatura ... 5
1.1 Los Andes Orientales de Colombia ... 5
1.1.1 Clima ... 5
1.1.2 Vegetación ... 7
1.1.3 Ocupación humana ... 8
1.2 ¿Cómo estudiar los Andes del pasado? ... 9
1.2.1 Palinología ... 10
1.2.2 Material carbonizado sedimentario ... 11
1.2.3 Sedimentología física ... 12
1.3 Historia climática de los Andes Orientales colombianos durante el Holoceno ... 13
1.3.1 Holoceno Temprano (11700 – 8200 AP) ... 13
1.3.2 Holoceno Medio (8200 – 4200 AP) ... 14
1.3.3 Holoceno Tardío (4200 AP – Presente) ... 14
1.4 Intervención humana y la importancia del fuego ... 15
1.5 Comentarios finales ... 16
1.6 Objetivos de investigación ... 17

2. Materiales y Métodos ... 19
2.1 Área de estudio ... 19
2.1.1 Geología ... 19
2.1.2 Clima ... 21
2.1.3 Vegetación ... 21
2.1.4 Historia ... 22
2.2 Trabajo de campo ... 22
2.3 Trabajo de Laboratorio ... 23
2.3.1 Palinología ... 23
2.3.2 Material carbonizado sedimentario ... 24
2.4 Análisis de datos ... 27
2.4.1 Modelo de edad ... 27
2.4.2 Ordenación multivariada ... 28

3. Results ... 29
3.1 Core description ... 29
3.2 Chronology ... 30
3.3 Palynology ... 31
3.3.1 Zone ML1 (77 to 59 cm; 10700 – 8700 BP) ... 33
3.3.2 Zone ML2 (59 to 35 cm; 8700 – 5700 BP) ... 34
3.3.3 Zone ML3 (35 to 25 cm; 5700 – 4100 BP) ... 37
3.3.4 Zone ML4 (25 to 2.5 cm; 4100 - 440 BP) ... 37

3.3.5 Zone ML5 (2.5 to 0 cm; 440 BP - present) 37
3.4 Charcoal 40
3.5 Multivariate analysis 44

4. Discussion 47
4.1 Regional and local vegetation changes through the Holocene in Monquentiva 47
4.2 Fire history through the Holocene in Monquentiva 52
4.3 Ecological novelty in Monquentiva 55

5. Conclusions 59

Lista de figuras

Pág.

Figura 1-1: Posición anual de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) con respecto a los Andes colombianos (línea punteada) y la fuente principal de humedad sobre flanco oriental de la Cordillera Oriental Colombiana (CCO) (flechas azules). 7
Figura 2-1: Mapa de localización del área de estudio. 20
Figura 2-2: Distribución temporal de la precipitación (barras azules) y de la temperatura (línea fucsia) en la microcuenca del río Monquentiva, a partir de los datos de las estaciones Potrerolargo (1987 – 2006; altitud: 2780m) y Gachetá (1972 – 2005; altitud: 1950 m). 21

Figure 3-1: Stratigraphic changes recorded for the Drive # 1 and colour changes noticed for the whole MAR19-II core. Radiocarbon dates used to build the age-depth model (red circles) and magnetic susceptibility reading for Drive # 1. 29
Figure 3-2: Age-depth model made using *rbacon* package. The age-depth model was built with 95% confidence intervals (CI) (dotted grey lines). The panel shows the most probable age (dotted red line), the probability distribution of calibrated ^{14}C ages (grey fill, likelihood increases with darker colour), and calibrated 14C dates used to construct the age-depth model (floating blue markers) (Blaauw & Christeny, 2011). Driver # 1 is highlighted. 31
Figure 3-3: Pollen counts for Monquentiva in terms of pollen concentration (grey filled polygon) and pollen sums (purple outlined silhouette). Monquentiva Local pollen zones (ML 1 to ML 5) from CONISS analysis at the lower-most panel. 34
Figure 3-4: Regional taxa. Páramo (a) and Subpáramo (b): Pollen taxa changes registered in Monquentiva. Values are listed as percentages. No number at the *y*-axis top indicates lower than 10%. Monquentiva local pollen zones (ML) at the top edge. 35
Figure 3-5: Regional taxa. High Andean Forest (c) and Andean Forest (d). Pollen taxa changes registered for Monquentiva. Values are listed as percentages. No number at the *y*-axis top indicates lower than 10%. Monquentiva local pollen zones (ML) at the top edge. 36
Figure 3-6: Local taxa. Aquatic plants (a); Peatland (b); degraded soils indicators (c); Fungi (d). Ecological groups not included in the pollen sum are listed as counts. No number at the *y*-axis top indicates either lower than 10% or less than 10 grains per sample as appropriate. Monquentiva local pollen zones (ML) at the top edge. 38
Figure 3-7: Local taxa. Bryophyte spores (e); Wetland (f); Algae (g). Ecological groups not included in the pollen sum are listed as counts. No number at the *y*-axis top indicates either lower than 10% or less than 10 grains per sample as appropriate. 39
Figure 3-8: Local taxa. Pteridophyte spores (g). Ecological groups not included in the pollen sum are listed as counts. No number at the *y*-axis top indicates less than 10 grains per sample. 40

Figure 3-9: Charcoal counts for Monquentiva. **(a)** Regional signal (>180 μm) and **(b)** Local signal (64 -102 μm). 41
Figure 3-10: Local charcoal signal (>180 μm) variation by morphotype. Class A (Polygonal charcoal) and Class B (Ortho-angular polygons). 42
Figure 3-11: Local charcoal signal (>180 μm) variation by morphotype. Class C (Long and complex), Class D (Long and simple) and Classes E (Spheroidal) and G (Glassy). 43
Figure 3-12: Detrended correspondence analysis (DCA) of fossil pollen from Monquentiva. (a) DCA ordination of Monquentiva pollen taxa (floating names). Colour codes: **Peat:** peatland/wetland (cold blue); **Po:** Páramo (warm red); **SubP:** Subpáramo (light orange); **HAf:** High Andean forest (bluish cyan). Triangles show interpreted environmental gradients: forest cover (cyan) and moisture (dark redish yellow). (b) Ordination of samples. Ages reported in years before present (BP). 44
Figure 3-13: Stratigraphic plot of DCA scores and ecological change metrics derived from them. (a) DCA scores of axis 1; (b) DCA scores of axis 2; (c) Euclidean distance between contiguous samples; (d) Euclidean distance between the most recent sample and all the others. Units are standard deviation (SD). 1 SD equals to an ecological turnover of ~50% (dotted purple line). 45
Figure 4-1: Regional ecological groups in Monquentiva. Plant silhouettes' size and fade indicates rise/fall trend. Arrows show main trend direction. Values are percentages. Upper panel shows Monquentiva Local pollen zones (ML 1 to ML 5). 48
Figure 4-2: Local ecological groups in Monquentiva. Plant silhouettes' size and fade indicates rise/fall trend. Arrows show main trend directions. Values are percentages for those groups included in the pollen sum (Wetland, Peatland and Degraded Soils Indicators). Human shape indicates interpreted onset of persistent anthropogenic intervention. Upper panel shows Monquentiva Local pollen zones (ML 1 to ML 5). 51
Figure 4-3: Climatic history of Monquentiva in terms of fire activity and environmental gradients. (a) Red Intensity variation from Palcacocha Lake (Moy et al., 2002). (b) Ti (%) values from Cariaco Basin (Haug et al., 2001). (c) Charcoal concentration from Ubaque Lake (Bird et al., 2017). (f) Interpreted DCA Axis 1 (Forest cover). (g) Interpreted DCA Axis (Moisture gradient). 54
Figure 4-4: Environmental history of Monquentiva. **(a)** Regional fire signal. Fire icons indicate most evident fire events. **(b)** Local fire signal. Magnetic susceptibility readings (Mag. SS.) in red. **(c)** Euclidean distances between consecutives samples as a metric for ecological change from the DCA ordination. Units are standard deviations (SD). **(d)** Euclidean distance between the most recent sample and all the others as a metric for ecological novelty (yellowish shade). Human shape indicates extended anthropogenic intervention (purplish shade). Local pollen zones (ML) at the bottom panel. 56

Lista de tablas

Pág.

Tabla 2-1: Morfotipos de los fragmentos mayores a 180 µm. Tipo A (polígonos irregulares), B (polígonos en bloque), C (largos con características complejas), D (largos y simples), E (esferoidales), F (irregulares) y G (vidriosos) (Mustaphi & Pisaric, 2014). 25

Table 3-1: Radiocarbon dates obtained for MAR19-II. Calibrated range (2σ) were generated using clam package (Blaauw, 2010)and IntCal20 calibration curve (Reimer et al., 2020)..... 30
Table 3-2: Phytoecological classification of pollen taxa found in MAR19-II, Drive # 1..... 32

Lista de Símbolos y abreviaturas

Símbolos con letras latinas

Símbolo	Término
m	metros/meters
m.a.s.l.	meters above sea level
ha	hectáreas/hectares

Símbolos con letras griegas

Símbolo	Término
µm	micrómetros/micrometers

Abreviaturas

Abreviatura	Término
AP/BP	Antes del Presente / Before Present. Presente: 1950.
CCO	Cordillera Oriental colombiana/Colombian Cordillera Oriental
LGM	Último tardiglacial/Last Glacial Maximum
CE/EC	Common Era/ Era Común
ENOS/ENSO	El Niño-Oscilación del Sur/El Niño-Southern Oscillation
ML	Monquentiva local pollen zone
ZCIT/ITCZ	Zona de convergencia intertropical/Intertropical convergence zone

Introducción

Los Andes colombianos son una de las regiones naturales más importantes para conservar la diversidad biológica y cultural del mundo. Sus ecosistemas hacen parte de la franja tropical andina, la cual hospeda cerca del 10% de la biodiversidad global y alrededor del 6% de las especies endémicas conocidas (Myers *et al.*, 2000). Además, numerosos grupos humanos han aprovechado sus recursos naturales durante milenios, lo que ha permitido el desarrollo de sociedades extensas y culturalmente diversas (Aceituno *et al.*, 2013; Archila *et al.*, 2021). Pese a su importancia, se estima que la expansión improvisada de las actividades humanas pondrá en riesgo su permanencia en el futuro cercano. Se ha proyectado que para el año 2100, los trópicos serán influenciados por climas novedosos capaces de reorganizar las dinámicas al interior de los ecosistemas (Williams *et al.*, 2007). Bajo este supuesto, los Andes tropicales serán especialmente sensibles al calentamiento global debido a que sus especies dependen de unos rangos climáticos y geográficos muy estrictos (Bush, 2002). Si bien, se reconoce que el efecto combinado de la desestabilización climática actual y la intervención antrópica son la amenaza más grande para la integridad de estos ecosistemas, aún se desconoce la intensidad que tendrán dichos cambios.

La respuesta de los ecosistemas andinos ante los cambios ambientales sigue siendo una pregunta abierta. Dado que la mayor parte de estas respuestas y otros procesos ecológicos funcionan a escalas que superan el tiempo humano (Delcourt *et al.*, 1983), es necesario estudiarlos usando plazos más amplios (10^2 – 10^4 años). El Holoceno —los últimos 11,700 años— es hoy reconocido como una época de fluctuaciones climáticas abruptas y la creciente ocupación humana (Walker *et al.*, 2018). Esto lo convierte en un potencial marco de referencia, ecológico y temporal, para entender la respuesta de los ecosistemas ante condiciones climáticas cambiantes y la intervención antrópica. Así, estudiar la historia de los ecosistemas andinos puede ayudar a reducir la incertidumbre sobre su respuesta a los cambios ambientales actuales y futuros, y en consecuencia, guiar procesos de intervención y manejo ecológico más adecuados.

Varios estudios han demostrado la sensibilidad de las especies andinas a los cambios ambientales registrados en el largo plazo (*e.g.* Hagemans *et al.*, 2019; Urrego *et al.*, 2010). Por ejemplo, Henry

Hooghiemstra & van der Hammen, (1993) registraron migraciones altitudinales de hasta 1400 m en el bosque Altoandino sobre el flanco occidental de la Cordillera Oriental colombiana, como respuesta a las condiciones más cálidas de la última parte del Cuaternario (~12000 AP; AP: años antes de 1950). Marchant *et al.*, (2001) reportaron la expansión de vegetación xerófila sobre los Andes, como consecuencia de la persistencia de condiciones atmosféricas secas durante el Holoceno Medio (8200 AP). Otros estudios en los Andes colombianos han analizado los controles ambientales que han moldeado sus ecosistemas durante milenios. Entre los factores mejor estudiados están la variabilidad hidroclimática (Bird *et al.*, 2017), la ocupación humana (Etter & van Wyngaarden, 2000; Gómez *et al.*, 2007), los cambios en la presión parcial del CO2 (*p*CO2) atmosférico (Boom *et al.*, 2002), los cambios en la temperatura promedio anual (Groot *et al.*, 2011) y la precipitación (van Boxel *et al.*, 2014). Por el contrario, y a pesar de ser uno de los procesos más influyentes en la historia climática global (Archibald *et al.*, 2018), y el desarrollo y las adaptaciones de los sistemas biológicos (Bond & Keeley, 2005; Pausas & Keeley, 2009) la importancia del fuego en los ecosistemas andinos en el largo plazo aún no ha sido suficientemente explorada.

Esta investigación se ocupa de los cambios de la vegetación Altoandina y la importancia del fuego en el desarrollo de los Andes Colombianos durante el Holoceno. El documento resultante consta de cinco capítulos, descritos a continuación: el **Capítulo 1** da una introducción general a los Andes Colombianos, con énfasis en los Andes Orientales, en donde se desarrolló este trabajo. También, describe los fundamentos científicos de los métodos usados, y presenta los objetivos propuestos. El **Capítulo 2** presenta el área de estudio y los materiales y métodos empleados. Se detallan aquí el trabajo de campo adelantado, los procedimientos de laboratorio y los análisis de datos llevados a cabo. En el **Capítulo 3** se describen los resultados obtenidos. El **Capítulo 4** explora en detalle los cambios ecológicos observados y sus implicaciones para el contexto andino tropical. Los cambios son descritos en términos de variación en la composición de la vegetación andina colombiana, actividad de fuego y novedad ecológica. Finalmente, el **Capítulo 5** sintetiza las conclusiones derivadas de la investigación. Con el objetivo de que la síntesis del conocimiento actual en paleoecología para la región sea asequible a las comunidades locales que hicieron parte de esta investigación, los dos primeros capítulos están escritos en español. Así mismo, para conectar con la comunidad científica, dentro y fuera de *BioResilience*, y para facilitar su divulgación internacional, los tres últimos capítulos fueron escritos en inglés.

Esta tesis se desarrolla en el marco de la geografía física, la cual estudia las interacciones que tienen lugar en la superficie terrestre a diferentes escalas espaciales y temporales. Estas relaciones se saben

complejas, y por ello, se ha reconocido la necesidad de complementar los registros escritos e instrumentales con fuentes de información que aborden una temporalidad más amplia. La inclusión de una perspectiva temporal extendida permite identificar tendencias dentro de la variabilidad «natural» y separar dicha variabilidad de otras potenciales causas de cambio en los ecosistemas (Willis & Birks, 2006). Así, el estudio de la sucesión de cambios en el paisaje durante cientos a miles de años tiene el potencial de ayudar a caracterizar las trayectorias de los cambios ambientales, y con ello, mejorar su entendimiento (Willis & Birks, 2006). Atendiendo a esta necesidad, la paleoecología permite responder a las preguntas hechas por la geografía física desde un marco temporal e interdisciplinar más amplio, y sus productos pueden tener repercusiones importantes para el entendimiento del funcionamiento de los sistemas naturales (Seddon *et al.*, 2014).

Los límites que separan las disciplinas que conforman la geografía física se han desdibujado deliberadamente en este trabajo para dar paso a una investigación con sustento en áreas del conocimiento complementarias entre sí. Por ejemplo, se ha hecho una descripción del entorno físico que tiene en cuenta el relieve, el clima, la geología y la vegetación del sitio de estudio para dar un contexto geográfico dentro de una temporalidad amplia (**Capítulo 1**). Así mismo, haciendo justicia a dicha interdisciplinariedad, un abanico extendido de técnicas de campo, laboratorio y métodos estadísticos fueron empleados desde el momento mismo de la concepción de las ideas que resultaron en este trabajo de investigación (**Capítulo 2**). Muchas de las ideas sobre las interacciones ecológicas descritas en el texto siguen principios biológicos (ver Birks & Birks, 1980). Estas ideas han sido trasladadas al pasado y reinterpretadas a la luz de los indicadores biológicos usados, siguiendo el principio de actualismo (Gornitz, 2008). Las condiciones climáticas y el comportamiento de patrones de circulación atmosférica de los últimos milenios fueron incorporados a la hora de interpretar las consecuencias ecológicas de los cambios climáticos y ambientales (**Capítulos 3 y 4**). Como resultado, las conclusiones consignadas en este documento responden a las preguntas de investigación desde la geografía física y la paleoecología. Se espera que este trabajo contribuya al conocimiento de los cambios en el paisaje que han tenido lugar en el territorio colombiano dentro un marco temporal lo suficientemente amplio para dilucidar aquellas trayectorias ambientales que han permitido la configuración de un espacio natural diverso biológica, y culturalmente.

1. Revisión de literatura

Este capítulo sintetiza el conocimiento actual de la respuesta de los ecosistemas de los Andes orientales colombianos ante la variabilidad climática, la presencia humana y la ocurrencia de fuego durante el Holoceno. La historia de los ecosistemas de esta región durante el Holoceno ofrece una oportunidad para conocer su respuesta ante factores ambientales en el largo plazo, y con ello, mejorar nuestro entendimiento sobre los mecanismos que han permitido la persistencia de una de las regiones más biodiversas del mundo. Se presentan aquí los conceptos y técnicas más relevantes para estudiar los ecosistemas del pasado, los cambios ecológicos y de paisaje en escalas amplias de tiempo, registrados sobre esta región de los Andes, así como los procesos climáticos más influyentes y el estado del conocimiento sobre la importancia del fuego en el desarrollo de los ecosistemas andinos.

1.1 Los Andes Orientales de Colombia

Los Andes son la cadena montañosa más larga del mundo y la más elevada de los trópicos. En Colombia, corresponden a más del 20% de la extensión del país, y están distribuidos en una franja longitudinal de aproximadamente 282.000 km^2 que se reparte en tres cordilleras: Occidental, Central y Oriental. La Cordillera Oriental separa el valle del río Magdalena de los Llanos Orientales, modulando la circulación atmosférica de la región (Saylor *et al.*, 2009). Actualmente, esta cordillera alcanza su mayor amplitud en su parte central, alrededor del Altiplano Cundiboyacense (5°N; 73°W) y tiene una altitud promedio de ~2.600 m. Se estima que alcanzó esta altura durante sus últimas fases de exhumación entre el Mioceno (~12 Ma; Ma: Millones de años) y el Plioceno (~4,5 Ma) (Hoorn et al., 2010), antes de ser influenciada por la actividad glacial del Cuaternario (~2.6 Ma) que permitió la formación de numerosos lagos y pantanos sobre sus altiplanicies (*e.g.* Sarmiento *et al*., 2008).

1.1.1 Clima

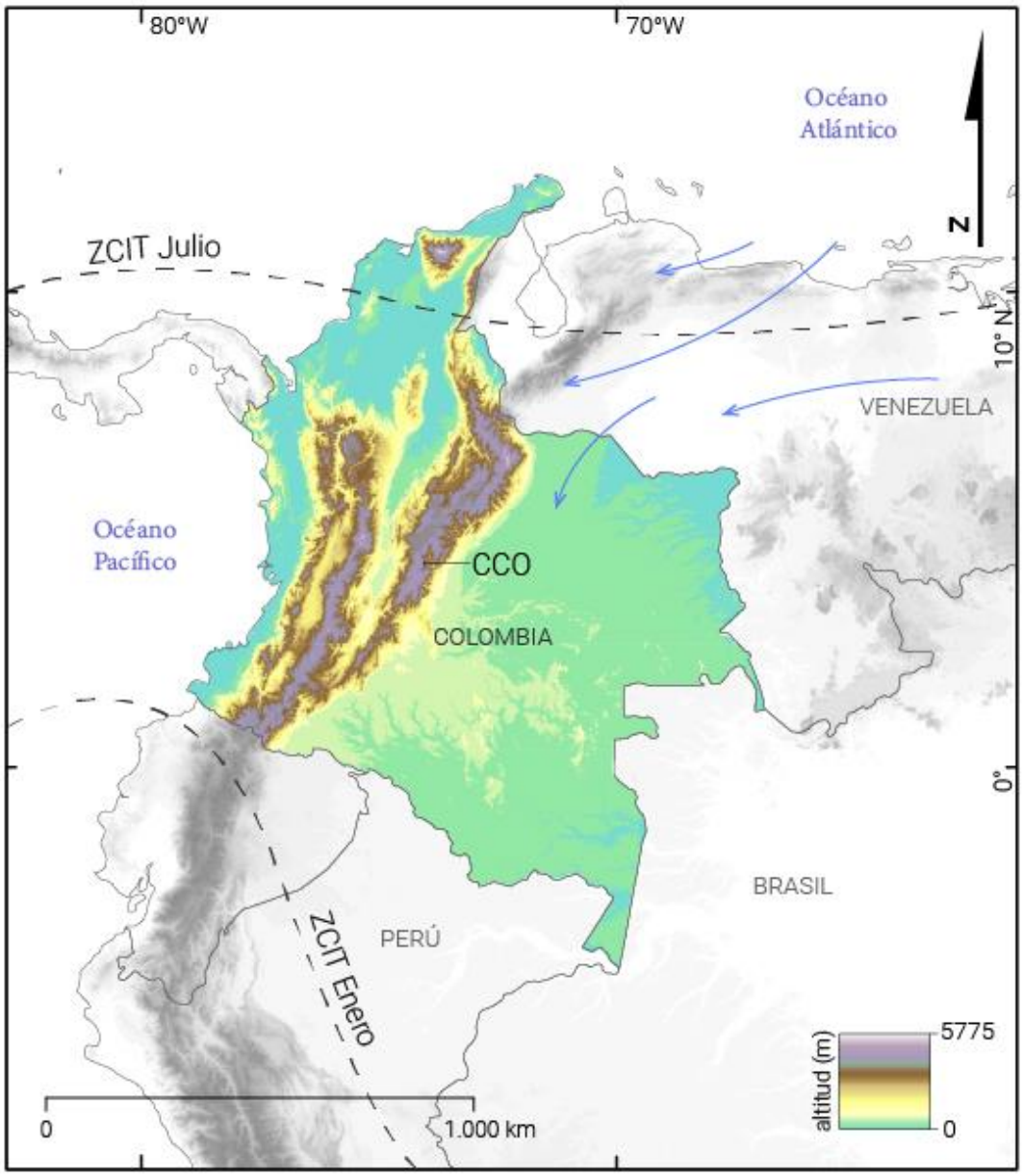
La temperatura de los Andes colombianos se distribuye altitudinalmente en pisos térmicos. Sobre la Cordillera Oriental, la temperatura promedio anual es de ~11°C a 3.000 msnm, con un gradiente

térmico de 0.6° por cada 100 m (Pabón *et al.*, 2001). La precipitación exhibe grandes cambios que se describen en términos de una temporada seca y otra húmeda; ambas asociadas a la influencia de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) sobre la precipitación regional (Poveda *et al.*, 2006). La ZCIT es la región ecuatorial caracterizada por la convergencia de los vientos alisios, la ascensión de las masas de aire y la disminución de la presión atmosférica, que resultan en un aumento en la tasa de formación de nubes y la ocurrencia de fuertes lluvias (Robinson & Handerson-Sellers, 1999). La ZCIT migra latitudinalmente de acuerdo con los ciclos estacionales de insolación. Durante el verano boreal, entre los meses de junio y agosto, migra hacia el norte y se ubica sobre el istmo centroamericano, las Guayanas y el norte de Colombia. En el verano austral, entre noviembre y enero, la ZCIT se sitúa sobre la cuenca amazónica, Ecuador y el sur de Colombia (**Figura 1-1**).

El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) ejerce la mayor influencia sobre la variabilidad climática interanual en los Andes tropicales (Poveda *et al*., 2006). ENOS es un patrón climático interanual de entre dos y diez años, asociado con la variación en las temperaturas de las aguas del Océano Pacífico. Éste presenta dos momentos: uno de calentamiento (El Niño) y otro de enfriamiento (La Niña) que afectan la distribución de las lluvias al norte de los Andes. En general, El Niño produce temporadas secas más intensas y prolongadas, mientras que La Niña está asociada con un aumento en el régimen de lluvias (Poveda *et al.*, 2006).

El régimen bimodal de las lluvias en la zona central de la Cordillera Oriental colombiana (*e.g.* Sabana de Bogotá) contrasta con la distribución unimodal de la precipitación sobre su flanco oriental. Esto se debe a que la ZCIT pasa dos veces sobre la parte central de Colombia y produce picos de lluvia durante abril-mayo y octubre-noviembre (Poveda *et al.*, 2006). Por el contrario, su flanco oriental, además de recibir esta descarga de humedad de los vientos, que desde el Océano Atlántico van hacia el occidente (Mora *et al.*, 2008), es influenciado por la humedad proveniente de la Amazonía (Poveda *et al.*, 2005). Esto produce un único aumento marcado de las lluvias entre junio y agosto, que confirman, además, que la elevación orográfica de la Cordillera Oriental colombiana es una barrera efectiva en el relieve colombiano para la circulación atmosférica regional (Mora *et al.*, 2008)

Figura 1-1: Posición anual de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) con respecto a los Andes colombianos (línea punteada) y la fuente principal de humedad sobre flanco oriental de la Cordillera Oriental Colombiana (CCO) (flechas azules).



1.1.2 Vegetación

Los Andes del Norte son considerados uno de los 25 «puntos calientes» de concentración de biodiversidad global, pues siguen sosteniendo a más de 20.000 plantas endémica (6.7% del total global) pese a que actualmente ocupan el 25% de su área original (Myers *et al.*, 2000). Además, esta ecorregión hospeda los Andes Tropicales Orientales, uno de los «centros globales de diversidad de plantas vasculares» (Barthlott *et al.*, 2005), en donde se han reportado, de acuerdo a estimaciones más conservadoras, la presencia de 10.000 especies. En Colombia, los Andes hospedan la mayor proporción de biodiversidad del país, con cerca de 13.500 especies de plantas vasculares y musgos (Rangel-Ch., 2015), y se ha estimado que de las 27.000 especies de plantas registradas en todo el país, la mayor proporción de endemismo está en los Andes (Bernal *et al.*, 2015).

Los patrones de circulación atmosférica y la topografía escarpada e irregular de los Andes han condicionado los patrones biogeográficos de su vegetación (Cuatrecasas, 1958). Esto ha resultado en que muchas especies se encuentren en rangos de elevación muy estrechos y áreas de ocupación pequeñas (Gentry, 1992). Actualmente, la vegetación de la región andina colombiana sigue un gradiente altitudinal marcado, repartida en franjas relativamente bien definidas de cientos a miles de metros (van der Hammen, 1974). La división en tres cadenas montañosas de los Andes colombianos y la conformación de valles interandinos han creado condiciones climáticas contrastantes y una alta variabilidad de hábitats. Esto contrasta con las regiones andinas de otros países en la franja tropical, donde existe una única cadena montañosa, cuyos flancos occidental y oriental, son influenciados por las dinámicas climáticas asociadas al Océano Pacífico y la Amazonía, respectivamente.

1.1.3 Ocupación humana

Al igual que otras formas de vida, los humanos que habitan los Andes se han adaptado a las condiciones climáticas fluctuantes. El marcado contraste espacial andino ha modulado los patrones de distribución y movilidad humana asociada a la búsqueda de recursos durante los procesos de colonización desde finales del Cuaternario (Rothhammer & Dillehay, 2009). Los primeros registros de presencia humana al norte de los Andes son de aproximadamente 12000 AP (Correal *et al.*, 1969). La evidencia encontrada sugiere que fueron cazadores-recolectores y que utilizaron las formaciones rocosas cordilleranas como refugios temporales (Correal, 1989; Correal *et al.*, 1969, 1976). Esta actividad fue paulatinamente reemplazada por asentamientos permanentes (Archila *et al.*, 2021) que resultaron en la tala de bosques hace 4800 AP (Gómez *et al.*, 2007) y la implementación de cultivos hace 2500 AP (Cardale, 1987). Más tarde, la colonización europea y el desarrollo de centros poblados sobre las montañas andinas supusieron una explosión demográfica importante y la

transformación de gran parte de los biomas del norte de los Andes (Etter *et al*., 2008). Para comienzos del siglo XXI, el crecimiento demográfico se concentró en torno a los biomas tropicales ya que allí se concentra una proporción excepcional de recursos biológicos. Dicha tasa de crecimiento anual fue de hasta 0.3% más alta en comparación con otras regiones (Cincotta *et al.*, 2000). Como resultado, alrededor del 55% de los centros urbanos actuales de Colombia están en la región andina (CONDESAN, 2012), y se estima que más de 40 millones de personas, en Colombia y otros países que conforman los Andes Tropicales, dependen directamente de los ecosistemas andinos (Josse *et al*., 2009).

1.2 ¿Cómo estudiar los Andes del pasado?

La principal ventaja que ofrecen los estudios paleoecológicos es la posibilidad de estudiar los ecosistemas usando información adicional a la contenida en los registros instrumentales y los censos de vegetación que típicamente abarcan únicamente las últimas décadas. Para lograrlo, los paleoecólogos usan los restos orgánicos e inorgánicos preservados en los sedimentos oceánicos y continentales, a partir de los cuales pueden reconstruir las trayectorias espaciales y temporales de los sistemas biológicos (Birks & Birks, 1980; Last & Smol, 2002; Smol *et al.*, 2002; Traverse, 2007). En conjunto, estos restos son denominados «indicadores paleoecológicos». Su estudio, además de mejorar el entendimiento de los patrones y procesos asociados al funcionamiento de los ecosistemas, permite reconstruir los procesos de transporte, depósito y acumulación inherentes a cualquier ambiente sedimentario.

El uso integral de los indicadores paleoecológicos permite contextualizar los cambios ambientales actuales, evaluar la importancia de procesos ecológicos que operan lentamente, estudiar eventos recurrentes (o anómalos) y entender la importancia de las perturbaciones. Sin embargo, dadas las dificultades inherentes a los procesos que modulan la producción, transporte y depósito de los indicadores paleoecológicos, la mejor alternativa es utilizar la mayor cantidad de evidencia disponible (*i.e.* la mayor cantidad de indicadores disponibles). Así, en la medida en que esta diversidad de métodos sea garantizada, la reconstrucción de las historias ambientales a través de la sucesión de paisajes en un sitio determinado puede hacerse dentro un margen de confianza más amplio.

1.2.1 Palinología

Dentro de la paleoecología, la técnica más directa disponible para reconstruir los cambios en la vegetación a través del tiempo es la palinología. Esta disciplina se encarga de estudiar restos orgánicos, más o menos estructurados, preservados en sedimentos y rocas depositadas bajo condiciones anóxicas (Smol *et al.*, 2002; Traverse, 2007). Para reconstruir los cambios en la vegetación del pasado, los indicadores palinológicos más utilizados son el polen de plantas con flor y las esporas de helechos y briofitas. Su estudio ha permitido investigar las dinámicas de la vegetación y su relación con agentes externos como el clima y la presión antrópica en diferentes entornos biológicos y sedimentarios. De esa manera, la palinología ha mejorado nuestro entendimiento sobre patrones y procesos ecológicos tales como los cambios en la biogeografía de especies, el desarrollo de las comunidades actuales o la sensibilidad climática (Seppä, 2013).

Los granos de polen pueden clasificarse a nivel de especie, género o familia a partir de sus características morfológicas. En general, los granos de polen tienen un diámetro de entre 10 y 100 µm y en su mayoría son dispersados por acción del viento o por insectos (Bennett & Willis, 2001). En teoría, la mayoría de los granos son depositadas en un radio de 800 m (Birks & Birks, 1980), no obstante, en situaciones reales, su capacidad de dispersión es gobernada por la altura de la fuente de polen, el tamaño del grano, la topografía y posición geográfica de la región, y la velocidad y dirección del viento, siendo esta última especialmente importante en regiones montañosas (Birks & Birks, 1980; Markgraf, 1980) y en particular en los Andes tropicales (Hagemans *et al.*, 2019).

El tamaño del área de captación determina, en gran medida, la señal de polen recibida (Prentice, 1988; Seppä, 2013). Aquellas áreas de estudio al interior de zonas boscosas de entre 1 y 1000 ha capturan el polen proveniente de distancias de entre 20 y 30 km, reflejando la vegetación regional (Prentice, 1988). La naturaleza, densidad de la vegetación circundante y las propiedades de dispersión del polen influyen en la señal recibida. Una vez en el área de captación, los granos de polen son gobernados por procesos de sedimentación que determinan su distribución en el registro sedimentario (Birks & Birks, 1980). Así, la información taxonómica del polen es comparada con análogos actuales e integrada con información tafonómica antes de ser usada para reconstruir las comunidades bióticas, hábitats del pasado y paisajes que de otra forma serían desconocidos (Krassilov, 2003).

La información resultante es presentada en diagramas que tienen en cuenta el orden estratigráfico, es decir, contemplan el orden y los tiempos de sedimentación de los granos de polen y los materiales

orgánicos dentro del área de captación. De esta manera, la sucesión de cambios registrados para el sistema sedimentario permite reconstruir la historia ambiental del sitio de estudio, a partir de la reconstrucción más o menos consecutiva de paisajes, durante un contexto temporal definido. Así, pese a los factores que complican la transferencia de dichos materiales orgánicos desde su área de origen, la palinología ha demostrado ser la mejor fuente de información disponible para entender los procesos y tendencias de la vegetación a largo plazo.

1.2.2 Material carbonizado sedimentario

El material carbonizado sedimentario es producto de la combustión incompleta de la materia vegetal. Es negro, angular y mantiene la estructura celular original (Clark & Hussey, 1996). Ocurre naturalmente entre 200 y 600 °C y sus características dependen del tamaño, la intensidad, y la severidad del fuego que las produjo, así como del tipo de combustible incinerado (Mustaphi & Pisaric, 2014; Whitlock & Larsen, 2001). Durante y después de la combustión, este material puede ser transportado por masas de aire y otros procesos superficiales antes de ser incorporado en los sedimentos. De esta manera, la cantidad de material carbonizado que es acumulado en un momento dado puede reflejar la actividad del fuego alrededor del área de captación (Whitlock & Larsen, 2001). Tanto los eventos de fuego locales (dentro de la misma cuenca hidrográfica), como los regionales, contribuyen en la señal recibida. En ambos casos, el aumento en la actividad del fuego está asociado con una mayor concentración de partículas de todos los tamaños (Iglesias *et al*., 2015); no obstante, durante fuegos locales, una mayor proporción de partículas más grandes tiende a ser acumulada (Clark, 1988).

Además del tamaño de las partículas, la morfología del material carbonizado ha mostrado ser relevante en la reconstrucción de la actividad del fuego, especialmente porque permite reconstrucciones paleoecológicas más detalladas. Mustaphi & Pisaric, (2014) adelantaron una clasificación morfológica del material carbonizado macroscópico (>150 μm) recuperado de un lago canadiense. Allí, lograron discriminar entre siete clases morfológicas repartidas en 27 subclases, las cuales diferenciaron entre sí por su geometría, estructura y textura. De acuerdo con los autores, las variaciones guardaron relación con el tipo de material incinerado, y, aunque en todos los casos no fue fácil la asignación de una de estas clases a un único tipo de vegetación, lograron discriminar entre madera, hojas y partes herbáceas. De esta manera, la clasificación de las partículas a partir de su morfología ayuda a entender la proveniencia del material carbonizado acumulado.

1.2.3 Sedimentología física

La caracterización de los materiales acumulados dentro de un medio sedimentario puede aportar información valiosa sobre las condiciones ambientales que predominaron durante su depósito. Por ejemplo, el tamaño y la disposición de los sedimentos pueden reflejar la cantidad relativa y velocidad de agua en el medio, y el contenido y grado de preservación de la materia orgánica ayudan a entender la intensidad de la degradación. Por ello, el uso de «indicadores abióticos» (Birks & Birks, 1980) es un complemento importante en la reconstrucción de los ambientes del pasado.

Uno de los indicadores abióticos más usado como indicador paleoecológico es el magnetismo. La susceptibilidad magnética —la capacidad de un material a ser magnetizado— (Sandgren & Snowball, 2001) es muy sensible a cambios ambientales (Thompson & Oldfield, 1986). Por ejemplo, la meteorización puede ayudar a concentrar detritos magnéticos en los suelos (Maher, 1998), y la ocurrencia de fuegos intensos que exponen al sustrato a temperaturas altas pueden promover su respuesta magnética por medio de la formación de minerales ferrimagnéticos (Gedye *et al.*, 2000). De hecho, de acuerdo con Maher & Thompson, (1999) la fuente más probable de granos ferrimagnéticos son los horizontes orgánicos de los suelos en los que han ocurrido incendios con altas temperaturas.

Rosenbaum *et al.*, (1996) determinaron cuatro parámetros climáticos que controlan las propiedades magnéticas de los depósitos lacustres: (1) procesos de meteorización dentro del área de captación; (2) la facilidad con la que los materiales magnéticos son transportados por el medio; (3) frecuencia y magnitud de los procesos fluviales y eólicos capaces de transportarlos; y, (4) las condiciones de depósito. Dado que estos procesos actúan de manera conjunta, no siempre es posible dar lectura directa al magnetismo de los sedimentos. El número de procesos que influencian la presencia de minerales magnéticos durante y luego del depósito reduce la confiabilidad en las interpretaciones paleoambientales (Maher & Thompson, 1999). Sin embargo, su utilidad no debe pasarse por alto. Cuando es usado en compañía de otros indicadores puede ayudar a refinar el muestreo (Sandgren & Snowball, 2001), a confirmar procesos de erosión de los suelos, o hacer aproximaciones sobre la ocurrencia e intensidad de un evento de fuego.

1.3 Historia climática de los Andes Orientales colombianos durante el Holoceno

La mayor parte de la evidencia de cambios climáticos durante el Holoceno proviene de indicadores paleoecológicos como núcleos de hielo, sedimentos marinos y espeleotemas de latitudes altas. A partir de ellos, se hipotetizó una relativa estabilidad climática global para esta época. No obstante, núcleos de hielo recuperados en glaciares tropicales han demostrado cambios considerables en la temperatura y precipitación sobre los Andes (Thompson *et al.*, 1998). Así mismo, las estimaciones hechas a partir de datos paleoecológicos andinos, han revelado una gran variabilidad de su vegetación en los últimos 11700 años (*e.g.* González-Carranza *et al.*, 2012; Torres *et al.*, 2005; van't Veer *et al.*, 2000). Estos cambios han sido asociados a fluctuaciones climáticas marcadas y a características geográficas locales y regionales como cambios kilométricos de altura (Bush, 2002), área disponible de colonización, e inclinación e irregularidad en el terreno (Flantua *et al.*, 2019).

1.3.1 Holoceno Temprano (11700 – 8200 AP)

En el norte de los Andes, el inicio del Holoceno se caracteriza por el establecimiento gradual de los bosques andinos, dominados especialmente por bosques de *Quercus* (van Geel & van der Hammen, 1973). El dominio de elementos de bosque se da gracias al aumento en la temperatura que vino luego del último máximo glacial (LGM, por sus siglas en inglés), durante el cual la vegetación andina estuvo dominada por vegetación abierta asociada al páramo y compuesta principalmente por plantas de las familias Poaceae y Asteraceae. Este aumento en la temperatura, conocido como último tardiglaciar, fue rápido y permitió que géneros como *Quercus*, *Alnus*, *Hedyosmum*, *Myrica* y *Myrsine* reemplazaran al páramo a partir de 10500 AP (van’t Veer *et al.*, 2000). Además, la presencia de Cactaceae en los registros de polen de la Laguna de Fúquene (2.540 m), en la parte central de la Cordillera Oriental Colombiana, están relacionados con un aumento en la temperatura y una disminución en la precipitación que retuvieron el desarrollo de los bosques a partir de 10000 AP (van’t Veer *et al.*, 2000).

van’t Veer *et al.*, (2000) sugieren que, durante la transición entre el tardiglaciar y el Holoceno, la presencia de masas de aire seco controló la prevalencia de condiciones áridas en la parte central de la Cordillera Oriental Colombiana, y, en consecuencia, el rol de la migración anual de la ZCI fue secundario. Así, entre 10000 y 8500 AP, la sequía implicó la variación local de los niveles de agua y la vegetación de pantano. Después de este lapso, entre 8600 y 8200 AP, aumentó la humedad y las

asociaciones vegetales resultaron en bosques con una composición similar a la actual (van't Veer *et al.*, 2000).

1.3.2 Holoceno Medio (8200 – 4200 AP)

Globalmente, el Holoceno Medio ha sido definido a partir de la disminución abrupta de la temperatura alrededor de ~8200 AP después de lo cual ocurre un calentamiento progresivo (Walker *et al.*, 2018). Para los Andes tropicales, este calentamiento se mantiene durante más de 3 milenios. La señal obtenida del registro de $\delta^{18}O$ de núcleos de hielo de glaciares de los Andes peruanos sugiere que entre 8400 y 5200 AP se alcanzó el mayor calentamiento, con la aridez máxima entre 6500 y 5200 AP (Thompson *et al.*, 1995).

En la parte central de la Cordillera Oriental Colombiana, el inicio del Holoceno Medio ha sido asociado a condiciones húmedas y cálidas. Por ejemplo, Vélez *et al.*, (2006) sugieren que, desde 8680 AP, la expansión de *Alnus* (género típico de ambientes pantanosos), la acumulación de materia orgánica y la reducción de minerales magnéticos está relacionada con el aumento en la humedad atmosférica para la cuenca hidrográfica de la Laguna de Fúquene. En otro estudio en la misma cuenca, van't Veer *et al.*, (2000) llegaron a la misma conclusión luego de encontrar un aumento en *Potamogeton* (taxón asociado a aguas abiertas), y la colonización de *Quercus* de las laderas circundantes a partir de ~8500 AP. Comenzando en 7070 AP, Vélez *et al.*, (2006) proponen una reducción en la humedad que se mantiene por varios milenios. Esto a su vez concuerda con los hallazgos de Gómez *et al.*, (2007) quienes entre 5700 y 3500 AP dedujeron una disminución en los niveles de las aguas del Pantano de Vargas, que para ese momento era un pequeño lago en la parte central de la Cordillera Oriental Colombiana.

1.3.3 Holoceno Tardío (4200 AP – Presente)

La transición hacia el Holoceno Tardío está marcada por el inicio de un periodo árido de alrededor de 200 años, entre 4300 y 4100 AP (Walker *et al.*, 2018). Se ha sugerido que este evento tuvo un alcance global, y pese a que los mecanismos que lo causaron aún no se entienden por completo, hay evidencia que indica que pudo estar asociado a la migración pronunciada hacia el sur de la ZCIT o a un cambio en la circulación oceánica que permitió el comienzo de la configuración actual de ENOS (Gomez *et al.*, 2004). En el norte de los Andes, Muñoz *et al.*, (2017) estudiaron las condiciones climáticas de la Cordillera Occidental Colombiana durante el Holoceno y encontraron un periodo de calentamiento entre 4500 y 2500 AP. Este periodo coincide parcialmente con lo mencionado por

Bogotá-A *et al.*, (2011) quienes aseguran que uno de los registros utilizados en su trabajo (Fúquene-2), muestra que en la Cordillera Oriental Colombiana el período cálido duró hasta 3200 AP. Bird *et al.*, (2017) encontraron una distribución contraria entre la humedad de la parte central de la Cordillera Oriental Colombiana y su flanco Oriental a partir de 4700 AP. Estos autores sugieren la persistencia de un «efecto de isla seca», sobre la sección central de la Cordillera. Así, la variación de la humedad ha sido mediada por la topografía y la posición geográfica de esta región durante todo el Holoceno.

1.4 Intervención humana y la importancia del fuego

Poca duda existe sobre la presencia humana en el norte de los Andes durante todo el Holoceno. Correal, (1989) mostró que las sociedades de cazadores se resguardaron de condiciones climáticas adversas del Holoceno Temprano, en las formaciones rocosas de la parte central de la Cordillera Oriental Colombiana. Más aún, hay evidencia que sugiere asentamientos permanentes y el desarrollo de prácticas culturales bien establecidas por grupos de cazadores y recolectores a partir del Holoceno Medio (alrededor de 7500 AP) (Archila *et al.*, 2021). Van Geel & van der Hammen, (1973) asociaron el incremento súbito de *Dodonaea* y la disminución de *Quercus* y Urticaceae de uno de los registros de la Laguna Fúquene (5°27’ N; 73°44’W), con la intervención antrópica del Bosque Andino a partir de alrededor de 3000 AP. Más tarde, Cardale, (1987) encontró rastros de actividades agrícolas poco después de 2500 AP en la parte central de la Cordillera Oriental Colombiana. Gómez *et al.*, (2007) sugirieron la tala de bosques desde hace 4800 años, a partir de la reducción de *Quercus humboldtii* y el aumento de *Dodonaea* y Chenopodiaceae en un registro del Pantano de Vargas (5°47′ N, 73°06′ W). En este mismo estudio, los autores asociaron la aparición de *Zea mays* (maíz) y un aumento en el contenido de material carbonizado en el registro, con la siembra de cultivos y quemas de bosques poco después de 3800 AP (Gómez *et al.*, 2007).

El material carbonizado sedimentario ha estado presente en muchos de los registros estratigráficos que incluyen el Cuaternario del norte de América del Sur. Por ejemplo, Power *et al.*, (2010) sintetizaron la tendencia de la actividad del fuego y su relación con ecosistemas neotropicales, durante los últimos 21000 años. A partir de ello encontraron que la combustión de biomasa ha aumentado desde entonces. Según sus hallazgos, a la tendencia milenaria de aumento se superponen fluctuaciones constantes de aproximadamente 200 años (Power *et al.*, 2010). Los periodos en los que se ha incrementado la combustión de biomasa han coincidido con períodos de sequía, que a su vez, posiblemente promovieron la intensificación del fuego por medio de la reducción de la humedad en

el combustible y en los suelos, o favoreciendo la presencia de vegetación más inflamable (Power *et al.*, 2010).

Los registros más completos de material carbonizado sedimentario en los Andes tropicales están por debajo de los 2000 m de altitud (ver Power *et al.*, 2010) y han sido asociadas principalmente a la intervención antrópica. Por ejemplo, Berrío *et al.*, (2002) encontraron material carbonizado en muestras analizadas a 1020 m, en el valle del río Cauca. De acuerdo con esta investigación, su aparición está asociada con condiciones áridas, y luego de los 2300 AP, su presencia podría estar relacionada con la intensificación de actividades agrícolas y la manipulación humana del fuego. Además, aunque no es discutido en detalle por los autores, la concentración de material carbonizado en uno de los núcleos estudiados (Quilichao-1) parece mantenerse constante durante la mayor parte del periodo registrado (~13000 AP), con aumentos considerables entre 2700 y 2300 AP, y alrededor de 477.5 AP (Berrío *et al.*, 2002).

Los estudios de material carbonizado sobre los 2000 m de altitud en los Andes durante el Holoceno son escasos y su presencia ha sido asociada siempre a una intensificación de la intervención antrópica en diferentes momentos entre 5000 y 3000 AP (*e.g.* Gómez *et al.*, 2007; van der Hammen & González, 1965). Sin embargo, algunos de los datos disponibles podrían indicar que el fuego ha acompañado el desarrollo de los ecosistemas andinos antes de la presencia de grupos humanos. Por ejemplo, González-Carranza *et al*., (2012) sugieren la ocurrencia natural de fuego en el Páramo entre 11200 y 6450 AP a partir del aumento de material carbonizado en el registro de la Laguna La Cocha, a 2780 m, al sur de Colombia. También, el diagrama de porcentaje de polen presentado por Gómez *et al.*, (2007) muestra que en tres momentos entre 8290 y 4810 AP, la concentración de material carbonizado alcanzó niveles similares a los encontrados después de 4000 AP, cuando se asume la intervención antrópica en el Pantano de Vargas.

1.5 Comentarios finales

Los registros paleoecológicos disponibles para la Cordillera Oriental Colombiana durante el Holoceno dan cuenta de una gran variabilidad climática y ambiental. La historia de la vegetación al norte de los Andes documenta numerosos cambios en composición y estructura ecológica que coinciden con fluctuaciones en las condiciones de humedad, temperatura, precipitación, actividad del fuego o presencia humana. Esto sugiere una alta sensibilidad de estos ecosistemas ante variaciones de los procesos externos. Los estudios existentes han mostrado cambios ecológicos

importantes con transiciones que van de cientos a miles de años, recalcando la importancia de incluir una perspectiva temporal amplia para entender las dinámicas ecológicas actuales dentro del contexto andino. No obstante, la evidencia actual proviene de un número reducido de registros, lo que implica que el entendimiento de los procesos y patrones que actúan sobre la vegetación de los Andes Colombianos aún está limitada por la poca densidad espacial de los datos disponibles. Así, es necesario incluir nuevos sitios de estudio, que amplíen la cobertura espacial de los registros paleoecológicos y den cuenta de la heterogeneidad climática, biológica y de relieve propia de los Andes.

El conocimiento actual de la actividad del fuego en el largo plazo en los Andes colombianos se restringe temporalmente al Holoceno Tardío (últimos 4200 años). Todos los episodios allí registrados han sido asociados exclusivamente al desarrollo de los primeros asentamientos humanos. No obstante, dadas las particularidades topográficas de esta cadena montañosa y los contrastes asociados de clima y vegetación, los factores que condicionan la actividad de fuego en los Andes, pueden ser mucho más complejas de lo actualmente reconocido. De hecho, la creciente evidencia sobre rasgos funcionales de resistencia al fuego de la especie andina *Quercus humboldtii* (Salazar *et al*., 2020), plantea nuevos interrogantes sobre el papel del fuego en el desarrollo de éste y otros taxones andinos, más aún, teniendo en cuenta que géneros como *Quercus*, llevan en el norte de los Andes, por lo menos, 470000 años (H. Hooghiemstra, 2006). Así mismo, la presencia humana y el desarrollo de sus sociedades durante los últimos 12000 años, posiblemente ha modulado la actividad del fuego desde antes de lo reportado por registros instrumentales o históricos.

1.6 Objetivos de investigación

De acuerdo con las consideraciones anteriores, en esta investigación se han planteado tres preguntas de investigación:

1. ¿Cuáles han sido los cambios en la vegetación Altoandina de los Andes Orientales colombianos durante el Holoceno?
2. ¿Cuál ha sido la importancia de la actividad del fuego durante el desarrollo de la vegetación Altoandina en Colombia a lo largo del Holoceno?
3. ¿Qué factores han influenciado la composición de la vegetación actual en el área de Monquentiva?

Así, se busca ampliar la información sobre la respuesta de la vegetación Altoandina a presiones externas en el largo plazo. Para ello, se estudiará la vegetación durante el Holoceno por medio de indicadores paleoecológicos, haciendo énfasis en la relación entre cambios de vegetación y la ocurrencia de eventos de fuego. Específicamente, se busca:

a) Reconstruir los cambios en la vegetación Altoandina de los Andes Orientales colombianos durante el Holoceno.
b) Estimar la importancia de la presencia del fuego durante el desarrollo de la vegetación Altoandina durante el Holoceno.
c) Resumir los cambios ecológicos de los Andes Orientales Colombianos durante el Holoceno.

2. Materiales y Métodos

2.1 Área de estudio

El Pantano de Monquentiva (4°54’ N; 73°44’W) (Monquentiva, en adelante) está ubicado a ~3.000 m de altitud, sobre el flanco oriental de la Cordillera Oriental colombiana (CCO). Se encuentra en jurisdicción del Municipio de Guatavita, en el Departamento de Cundinamarca, a una distancia cercana a los 50 km lineales al nororiente de la ciudad de Bogotá y a 10 km al oriente de la cabecera municipal de Guatavita. Actualmente, hace parte de las zonas de restauración del Parque Natural Regional (PNR) Vista Hermosa, una iniciativa local de comienzos de la década de los 2000 que busca salvaguardar su biodiversidad, los valores culturales y los servicios ecosistémicos que esta zona provee.

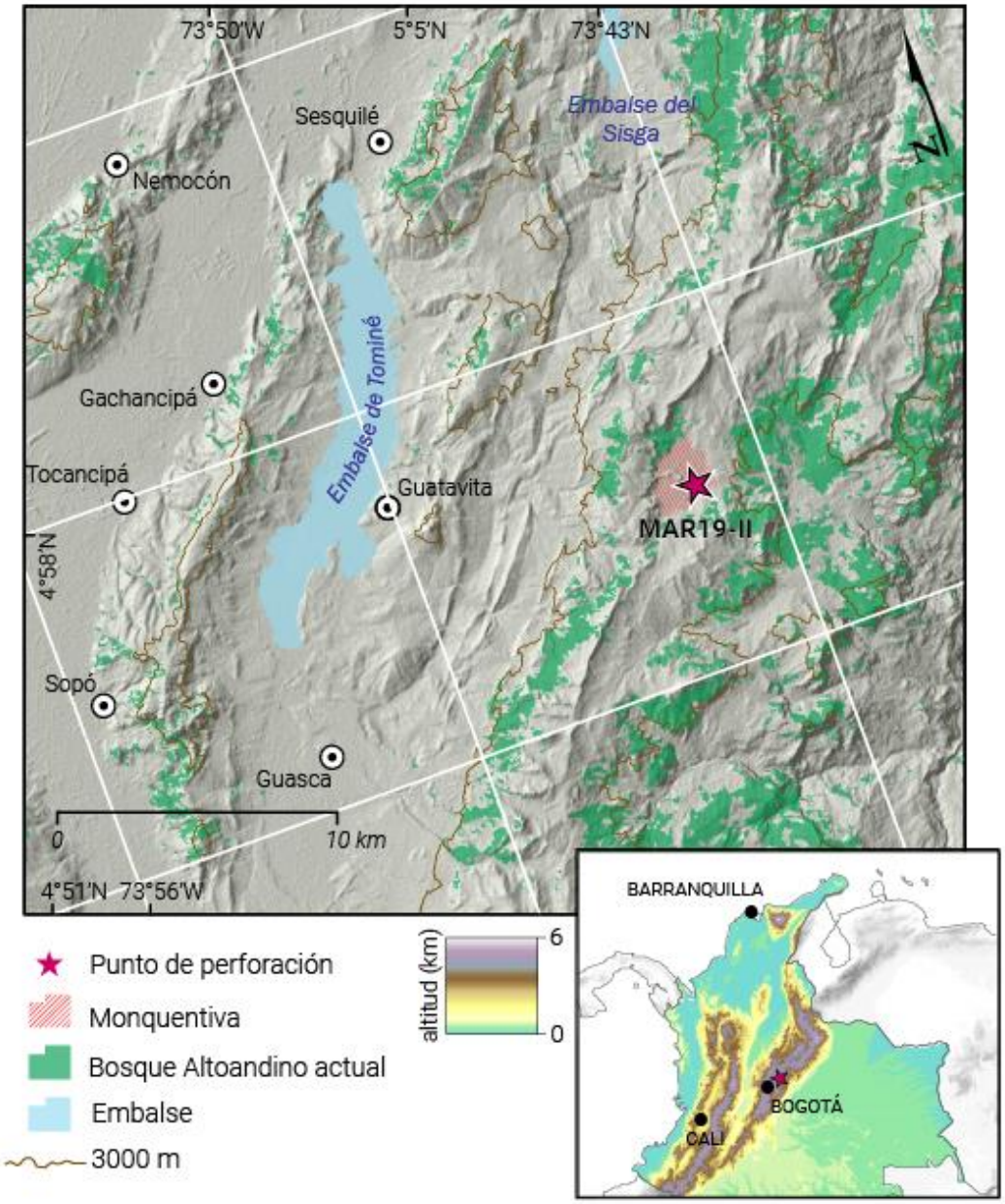
Monquentiva tiene una extensión aproximada de 370 ha, distribuida en un área con forma ovalada cuyo eje más largo alcanza los 2.8 km. Es una zona plana, con inclinaciones de menores a 5°, bañada por el río Lagunero, el cual, a su vez desemboca en el río Monquentiva. Dentro de la microcuenca del río Lagunero, las inclinaciones de las laderas oscilan alrededor de los 10°, por lo que su red de drenaje es la menos densa de la zona, y la velocidad de sus aguas, la más baja (CAR, 2011). Tanto el río Lagunero como el río Monquentiva alimentan las aguas del río Gachetá, que a su vez llega al río Guavio en el área hidrográfica del Orinoco.

2.1.1 Geología

El área de perforación se encuentra rodeada por laderas muy inclinadas o escarpadas (20 - 75°) y de hasta 400 m de altitud. Estas rocas, con dirección nororiente-suroccidente, son de edad cretácica y están ordenadas en capas gruesas y tabulares de cuarzoarenitas finas y bien cementadas de la Formación Arenisca Dura (Corredor & Terraza, 2015). Monquentiva corresponde a zonas bajas que han sido rellenadas por depósitos lacustres y fluvioglaciares resultantes de la actividad glaciar del Cuaternario. La forma y posición de estos depósitos es controlada estructuralmente por la presencia del Anticlinal de Río Blanco - Machetá y la Falla de Machetá, dos estructuras regionales importantes

para esta zona de la Cordillera Oriental. Hacia los bordes de Monquentiva hay un par de lomas residuales que sobresalen en el vallecito que domina la mayor parte del área de estudio.

Figura 2-1: Mapa de localización del área de estudio.



2.1.2 Clima

La precipitación promedio anual en la cuenca del río Monquentiva es de 1.425 mm, con un régimen de lluvia unimodal y el periodo más lluvioso es entre abril y noviembre, tiempo durante el cual la humedad máxima puede ser de hasta el 78% (CAR, 2007). La temperatura anual sobre esta cuenca es de 13 a 16°C, con valores máximos entre marzo y abril y noviembre y diciembre. En general, la amplitud de la temperatura en esta región de los Andes es de 2°C, con un gradiente térmico de 0.6° C por cada 100 m, de manera que la temperatura es próxima a los 11°C a 3.000 m (CAR, 2007; Pabón *et al.*, 2001).

Figura 2-2: Distribución temporal de la precipitación (barras azules) y de la temperatura (línea fucsia) en la microcuenca del río Monquentiva, a partir de los datos de las estaciones Potrerolargo (1987 – 2006; altitud: 2780m) y Gachetá (1972 – 2005; altitud: 1950 m).

2.1.3 Vegetación

En Monquentiva coexiste un mosaico de ecosistemas altoandinos que exhiben gradación altitudinal. Actualmente, el Bosque Altoandino es el grupo ecológico más importante. Estos bosques son multiestratificados y están dominados por los géneros *Weinmannia* spp., *Miconia* spp. y *Symplocos* sp., con la presencia importante de *Clusia* sp., *Drymis* sp., *Nectandra* sp., *Podocarpus* sp. y *Hedyosmum* sp. (Avella-M *et al.*, 2014). Sigue en orden de representatividad el Páramo Bajo (Subpáramo) dominado por frailejonales-pajonales, matorrales y bosques achaparrados. Se

concentran en esta franja asociaciones de *Aragoa abietina*, *Puya goudotiana*, *Hypericum goyanessi*, *Espeletia argéntea*, *Gaultheria anastomosans* y *Calamagrostis effusa*. (Avella-M *et al.*, 2014). También sobresale la vegetación de Turbera, en la cual se distingue un estrato rasante y otro herbáceo. El primero, está dominado por *Sphagnum magellanicum*, *Hydrocotyle* sp., *Blechnum schomburgkii* y *Azorella* sp. En el segundo domina *Symplocos theiformis* y *Monochaetum myrtoideum* (Avella-M *et al.*, 2014).

En el páramo, los matorrales, que llegan hasta los 3500 m de altitud, están dominados por hierbas y arbustos como *Arcytophyllum nitidum* y *Diplostephium phylicoides*, *Hypericum goyanesii*, *Baccharis vaccinifolia*, *Clethra fimbriata* y *Weinmannia rollottii* (Avella-M et al., 2014). *Chusquea teassellata*, y otras especies como *Paepalanthus columbiensis*, *Gaiadendron punctuatum*, *Pernettya prostrata*, *Pentacallia pulchella* y *Buchetia glutinosa* conforman la mayor parte de los chuscales. Los frailejonales, ubicados sobre los 3500 m, están dominados por plantas del género *Espeletia* (*e.g. Espeletia grandiflora* y *Espeletia barclayana*, *Espeletia argéntea*). A su vez, en los pajonales abundan las poáceas, especialmente, la especie *Calamagrostis effusa* (Avella-M *et al*., 2014).

2.1.4 Historia

Se cree Monquentiva fue antes una pequeña laguna. Hasta antes de la época colonial la planicie lacustre allí presente fue un sitio de encuentro para las comunidades indígenas que habitaban los Andes orientales, en cuyos intercambios era común la entrega de tributos (IAvH, 2012; Langebaek, 2019). Hacia el año 1630 EC (era común), el explorador europeo Gonzalo de Martos, en su búsqueda por el oro indígena de la cultura Muisca, desaguó la que hasta ese momento era conocida como «Laguna de Guasca», y con ello, se cree que dio paso a la formación de un humedal (IAvH, 2012). Más tarde, a mediados del siglo XX, los propietarios del predio canalizaron las aguas que por él fluían e iniciaron actividades pecuarias, agrícolas y ganaderas (Avella-M *et al.*, 2014). Hoy, el río Monquentiva sirve de sustento a las comunidades locales de la vereda Monquentiva por medio de la provisión de agua potable y de riego que mantiene numerosos predios de pastoreo para el ganado vacuno destinado a la producción lechera.

2.2 Trabajo de campo

El núcleo sedimentario MAR19-II fue colectado durante una comisión de campo llevada a cabo en la semana del 10 al 15 de junio de 2019. Para extraerlo, se utilizó un nucleador *Livingston* modificado, usando una plataforma de perforación de madera en superficie con incrementos

sucesivos en profundidad de 1 m mediante el uso de tubos de aluminio de 5 cm de diámetro y equipados con un pistón que minimiza la compresión de las muestras (Colinvaux *et al.*, 1999). La longitud total del núcleo, distribuida en cuatro segmentos, fue de 3,65 m con un recobro de material promedio total de 91,25%. Este núcleo fue luego transportado a los laboratorios de la Universidad de Exeter, Reino Unido, donde fue almacenado en un cuarto frío a 4°C para inhibir la actividad microbiana y el crecimiento de hongos.

Una vez en las instalaciones de la Universidad de Exeter, un corte longitudinal fue hecho en cada uno de los cuatro segmentos del núcleo MAR19-II, separándolo en dos partes iguales («*Archive*» y «*Working*»). Para cada uno de los segmentos, una de las mitades («*Working*») fue usada para adelantar los análisis. Su descripción inicial se hizo siguiendo el sistema modificado de Troels-Smith para la descripción de sedimentos, la cual tiene en cuenta sus características físicas, composición y el nivel de humificación (Kershaw, 1997). Del segmento superior de MAR19-II (Drive #1; 0 - 77cm) fueron extraídas muestras transversales cada 0.5 cm de los primeros 10 cm, y muestras en un intervalo de 1 cm para la porción restante del núcleo. Todos los análisis en esta investigación se realizaron en las muestras del Drive # 1. Estas muestras fueron almacenadas individualmente en bolsas plásticas selladas antes de continuar con el muestreo. De ellas, fue seleccionada una muestra cada 2 cm para adelantar los análisis para polen y material carbonizado, mientras que la susceptibilidad magnética fue medida en un intervalo constante de 1 cm, utilizando un sistema de medición *Bartington MS2* sobre las muestras en bolsas plásticas selladas.

2.3 Trabajo de Laboratorio

2.3.1 Palinología

Muestras de 0.5 cm^3 fueron tomadas a un intervalo de 2 cm para el Drive # 1 del núcleo MAR19-II, utilizando una jeringuilla adaptada de polipropileno. Las muestras fueron procesadas en el laboratorio de Geografía de la Universidad de Exeter usando una versión modificada del protocolo para la concentración de polen fósil desarrollada por Faegri & Iversen, (1964). Un número conocido de esporas exóticas de *Lycopodium clavatum* fue agregado en cada muestra para calcular su concentración original de polen (número de granos de polen/cm^3). Las sustancias húmicas y posibles carbonatos fueron removidos de las muestras utilizando ácido clorhídrico (HCl) e hidróxido de potasio (KOH) en baño María a 60°C y ultrasonido. Se usó ácido acético glacial ($C_2H_4O_2$) para remover los remanentes de agua en cada muestra antes de usar la mezcla para acetólisis — una (1)

parte de ácido sulfúrico concentrado [H_2SO_4] por cada nueve (9) partes de anhídrido acético [$C_4H_6O_3$]) —, la cual destruye el contenido celular y otros materiales orgánicos que pueden dificultar la identificación de los granos de polen. Luego de esto, las muestras fueron filtradas con una solución de Metatungstato de Sodio ($H_2Na_6O_{40}W_{12}$) con una densidad de 1.9 g/m^3, que permite filtrar y separar los granos de polen de la fracción mineral restante, antes de ser almacenadas en cuatro gotas de glicerol (Krukowski, 1988). El material residual fue montado en una lámina portaobjetos con una gota de glicerol y sellado con una lámina cubreobjetos.

El estudio de las muestras se realizó con un microscopio *Leica DM500* con objetivos de 40x y 100x aumentos. En cada caso, se identificaron granos de polen y esporas, y sus abundancias relativas fueron registradas. Para la construcción de matrices de porcentaje y concentración, un mínimo de 300 granos de polen fue contado en cada muestra. La identificación de polen y esporas se realizó con la ayuda de claves taxonómicas y otras publicaciones (*e.g.* Henry Hooghiemstra, 1984; Velásquez, 1999); bases de datos en línea y material de referencia disponible en el Laboratorio de Paleoecología y Palinología de la Universidad Nacional de Colombia. Los granos de polen encontrados fueron clasificados en grupos de vegetación siguiendo los grupos identificados en (Avella-M *et al.*, 2014; Cuatrecasas, 1958; Gómez *et al.*, 2007; Henry Hooghiemstra & van der Hammen, 1993; Rangel-Ch *et al.*, 1997; Rangel-Ch, 2000).

2.3.2 Material carbonizado sedimentario

Muestras de 1 cm^3 a un intervalo constante de 2 cm, que coinciden con las muestras palinológicas, fueron usadas para los análisis de material carbonizado. La totalidad de las muestras fueron procesadas siguiendo la metodología usada en los laboratorios de Geografía Física de la Universidad de Exeter. Las muestras fueron disgregadas y lavadas con una solución de Pirofosfato de Sodio ($Na_4P_2O_7$) al 5% durante 12 horas. Posteriormente, fueron puestas en baño María a 75°C durante 15 minutos antes de ser centrifugadas suavemente y tamizadas utilizando una malla de 180 µm. Después, se utilizaron 15 ml de una solución diluida de Peróxido de Hidrógeno (H_2O_2) durante la noche, antes de tamizar las fracciones restantes de 102 µm y 64 µm. Finalmente, las muestras fueron transferidas sobre una placa de Petri plástica donde la totalidad de partículas fueron contadas para determinar su concentración (número de partículas/cm^3).

La clasificación de los tamaños que permiten diferenciar entre fuegos locales y regionales a partir del material carbonizado sedimentario no ha sido unificada. No obstante, la importancia de separar

estos fragmentos en diferentes fracciones para reconstruir las historias de fuego, ha sido señalada (Whitlock & Larsen, 2001). Por ejemplo, Millspaugh & Whitlock, (1995) determinaron que las partículas mayores a 125 µm representaban bien los fuegos al interior de la cuenca hidrográfica, luego de estudiar la ocurrencia de fuego en el Parque Natural de Yellowstone, EEUU. De manera similar, Gardner & Whitlock, (2001), estudiaron los sedimentos de 36 lagos en Oregón, EEUU, y confirmaron que hay una relación entre las partículas macroscópicas (>125 µm) y los fuegos locales. En otra investigación, Ohlson & Tryterud, (2000) analizaron el transporte de partículas de material carbonizado mayores a 500 µm en los bosques escandinavos, y encontraron que todas ellas estaban al interior de las áreas quemadas, mostrando que su origen debía ser muy local. Clark *et al.*, (1998) analizaron el transporte de partículas a partir de un incendio experimental en Siberia. De esto concluyeron que las partículas en la fracción de tamaño entre 180 y 250 µm residen en la atmósfera solamente durante algunos minutos mostrando, nuevamente, que partículas grandes de materiales carbonizados indican un área fuente cercana. Este trabajo tiene en cuenta lo descrito por Whitlock & Larsen, (2001) y sigue los hallazgos de Clark *et al.*, (1998) para definir la señal mayor a 180 µm como señal local de fuego, y el intervalo [64 – 102] µm como señal regional. Las partículas menores a 64 µm no fueron incluidas para minimizar el efecto de las partículas que pudieron haberse roto durante el tratamiento químico.

Los fragmentos mayores a 180 µm fueron clasificados de acuerdo con las siete categorías definidas por Mustaphi & Pisaric, (2014). Estas categorías incluyen 27 subclases morfológicas diferenciadas entre sí a partir de su geometría, textura y lustre (**Tabla 2-1**). Dicha clasificación se llevó a cabo en un estereoscopio con un objetivo de 20x aumentos e incluyó todos los fragmentos encontrados en las muestras.

Tabla 2-1: Morfotipos de los fragmentos mayores a 180 µm. Tipo A (polígonos irregulares), B (polígonos en bloque), C (largos con características complejas), D (largos y simples), E (esferoidales), F (irregulares) y G (vidriosos) (Mustaphi & Pisaric, 2014).

Morfotipo	Morfología	Combustible
A1 Polígono foliado	Con foliaciones, crenulado, lignificado.	Madera
A2 Polígono con espacios vacíos	Huecos finos o moderados	Material herbáceo
A3 Polígonos sólidos	Polígonos sólidos y cerrados.	Hojas y madera descompuesta (traducción aproximada para *punky wood*).

Morfotipo	Morfología	Combustible
A4 Polígono enrejado	Polígono con patrón de malla reticulada.	Hojas
A5 Polígonos enrejados con venación	Polígono con patrón reticulado y venación alrededor o a través de la enmallado.	Hojas de vegetación caducifolia.
A6 Polígono con marco.	Delgado, dominado por huecos. Apariencia «burbujeante».	
B1 Bloques	Tridimensional, con textura en superficie.	Madera.
B2 Cuadrilateral con textura	Bidimensional, con textura visible en superficie.	Madera, hojas de Poaceae.
B3 Cuadrilateral uniforme	Bidimensional, plana.	Hojas, ramas.
B4 Cuadrilateral con vacíos ovalados.	Bidimensional, opaco, con huecos ovalados.	Hojas, hojas de Poaceae.
B5 Cuadrilateral enrejado	Bidimensional o tridimensional, reticulado.	Pastos, hojas.
B6 Cuadrilateral, delgado, con enrejado muy frágil	Bidimensional, muy fina, translúcido.	Hojas.
C1 Agujas de coníferas incineradas	Con estructura interna reticulada, con venas.	Agujas de coníferas.
C2. Fragmentos incinerados de agujas de coníferas	Con estructura interna reticulada, con venas.	Fragmentos de agujas.
C3 Segmentado	Tridimensional, repetitivo.	Pequeñas ramas.
C4 Segmentado	Tridimensional, con ramificaciones en más de un lado.	Ramas, material leñoso y herbáceo.
C5 Delgado y ramificado	Bidimensional, muy delgado y ramificado.	Venas de hojas.
C6 Grueso y ramificado	Tridimensional, grueso y con ramificaciones.	Ramas, raíces de plantas herbáceas, estolones.
C7 Con ramificaciones cortas	Largas, con ramificaciones cortas, filamentos o espinas.	Ramas finas, raicillas.
D1 Lineal	Muy delgada y larga.	Hojas de monocotiledóneas.
D2	Delgada, larga y plana.	Hojas

Morfotipo	Morfología	Combustible
Plano, lineal		
D3 Plana, lineal, con huecos.	Delgada, larga y plana, con huecos ovalados.	Hojas de Poaceae.
E1 Esferoidal	Tridimensional, redondeada.	Formas homogéneas pueden ser semillas quemadas.
E2 Esferoidal con vesículas	Tridimensional, redondeada, con vesículas.	Savia, resina, cera.
E3 Aglomerado	Forma compleja, con forma «similar a una mora»	
F1 Abultado	De apariencia irregular y áspera.	Masas de raíces.
G1 Vidrioso	Homogénea, material denso y frágil que se fragmenta con energía.	Resinas, fitolitos, semillas.

2.4 Análisis de datos

2.4.1 Modelo de edad

El marco temporal del núcleo MAR19-II fue establecido mediante la datación por radiocarbono de siete muestras, seis de ellas dentro del Drive # 1. Las edades fueron obtenidas mediante la técnica de espectrometría de masas por aceleración (AMS, por sus siglas en inglés) en el laboratorio *Centre for Climate, the Environment, and Chronology* (CHRONO) de la Universidad de Queen's en Belfast, Irlanda del Norte. Las fechas obtenidas para cada muestra fueron calibradas con la curva de calibración de radiocarbono IntCal20 (Reimer *et al.*, 2020) para tener en cuenta la variación en la concentración atmosférica de ^{14}C a lo largo del tiempo debido a cambios en la actividad solar (Stuiver & Quay, 1980). Cada una de las edades de radiocarbono obtenidas fue calibrada usando el paquete *clam* (Blaauw, 2010) en el software estadístico de libre distribución R (R Core Team, 2020) para estimar la temporalidad del núcleo. Posteriormente, el paquete *rbacon* (Blaauw & Christeny, 2011), fue usado en el mismo software estadístico para generar el modelo edad – profundidad.

Las edades calibradas del modelo edad - profundidad fueron usadas junto con los conteos de polen y el material carbonizado para generar diagramas estratigráficos en el programa C2 versión 1.7.7 (Juggins, 2007). Estos diagramas ilustran las variaciones temporales tanto a nivel ecológico como de forma individual para cada especie. Adicionalmente, se definieron zonas locales de polen para los diagramas de polen mediante un análisis CONISS - *Constrained Incremental Sums of Squares*

Cluster Analysis (Grimm, 1987) para delimitar las zonas ecológicas más importantes a partir de los cambios composicionales de las comunidades vegetales.

2.4.2 Ordenación multivariada

Las técnicas multivariadas ofrecen la posibilidad de interpretar de forma resumida los datos para reconstruir las diferentes etapas ambientales reflejadas por los indicadores, especialmente, cuando se dispone de un conjunto de datos extenso de taxones fósiles (Birks & Grodon 1985). El análisis multivariado de datos paleoecológicos usualmente conduce a la calibración de las señales de ensambles de polen en términos de las variables ecológicas o ambientales de interés, permitiendo interpretaciones *a priori* de los resultados derivados de las sucesiones sedimentarias.

Un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA, por sus siglas en inglés) fue usado para resumir los cambios ecológicos encontrados. El DCA es una técnica de ordenación que, a diferencia de otras, también usadas en estudios paleoecológicos (ver Birks & Birks, 1980), no supone una respuesta lineal de las especies a los gradientes ambientales que pueda conducir a un sesgo en la interpretación de los resultados (Hill & Gauch, 1980). El DCA produce valores tanto para especies como para muestras (Hill & Gauch, 1980). El puntaje asignado a cada especie indica su posición relativa dentro de un espacio reducido con respecto a la forma en la que varía en el tiempo. Luego, el significado de cada uno de los ejes del DCA se deduce a partir del conocimiento previo de la distribución de las especies dentro de los gradientes ambientales actuales (Correa-Metrio *et al.*, 2014). Debido a que estos mismos puntajes son usados después para ordenar las muestras, cuando éstos son ubicados estratigráficamente es posible entender las variaciones de las variables ambientales en el tiempo (Correa-Metrio *et al.*, 2014)

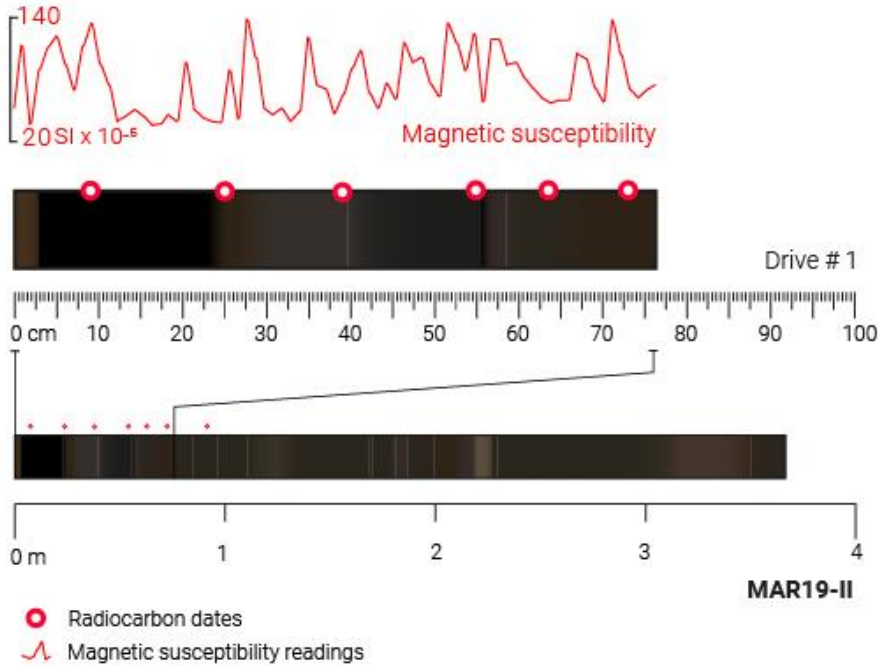
El DCA es relativamente fácil de interpretar debido a que sus ejes están definidos en número de desviaciones estándar (SD). Así, su interpretación puede hacerse directamente en términos de cambios en las comunidades ecológicas, siendo del 100% en 4 SD y de ~50% cuando SD es igual a 1 (Correa-Metrio *et al*., 2014). El DCA ha demostrado ser útil para encontrar relaciones temporales entre taxones de polen y variables ambientales. Por ejemplo, con un DCA, las afinidades ecológicas resultantes dependen únicamente de la variabilidad dentro del conjunto de datos (Urrego *et al.*, 2016), lo que implica que dos especies cualesquiera puedan ser asociadas entre sí, aun cuando en la actualidad no exista dicha relación (Urrego *et al*., 2016). Esto convierte al DCA en una herramienta especialmente útil para entender la novedad ecológica dentro de los registros paleoecológicos.

3. Results

3.1 Core description

The Drive #1 of the core MAR19-II is 77 cm long, with five distinguishable layers to the naked eye. This drive is composed of a dark-brown peat, with a homogeneous structure and no major signs of perturbation. From bottom to top, the first 13 cm (77 to 64 cm) are composed of a very dark brown (Munsell Colour: 10YR/2/22), plastic and humid peat, where magnetic susceptibility (MS) fluctuates between 52.6 and 132.3 SI x 10^{-5}. From 64 to 59 cm there is a faint-laminated section, where MS increased steadily from 51.3 to 88.3 SI x 10^{-5}. Next, there is a reddish black (2.5YR/2.5/1) layer with a weak layered structure between 59 and 56 cm. This section is followed by a thick layer of black and homogenous peat that continues until 27 cm (**Figure 3-1**).

Figure 3-1: Stratigraphic changes recorded for the Drive # 1 and colour changes noticed for the whole MAR19-II core. Radiocarbon dates used to build the age-depth model (red circles) and magnetic susceptibility reading for Drive # 1.



Between 56 and 27 cm, peaks above 100 SI x 10^{-5} occur every 5 - 7 cm, with a MS high-point of 133.7 SI x 10^{-5} at 28 cm. From 27cm, a very dark brown peat marks a transition towards a clayey, black and homogeneous layer of decomposed peat (23 - 3 cm). Within this layer, MS ranges from 129.3 SI x 10^{-5} at 10 cm to 34.4 SI x 10^{-5}at 13 cm. The last 3 cm are composed of a dark brown (7.5YR/3/3), fibrous, fresh and humid peat with a thin layer of moss at the top 2 cm, where the MS decreased from 107.5 to 45 SI x 10^{-5}.

3.2 Chronology

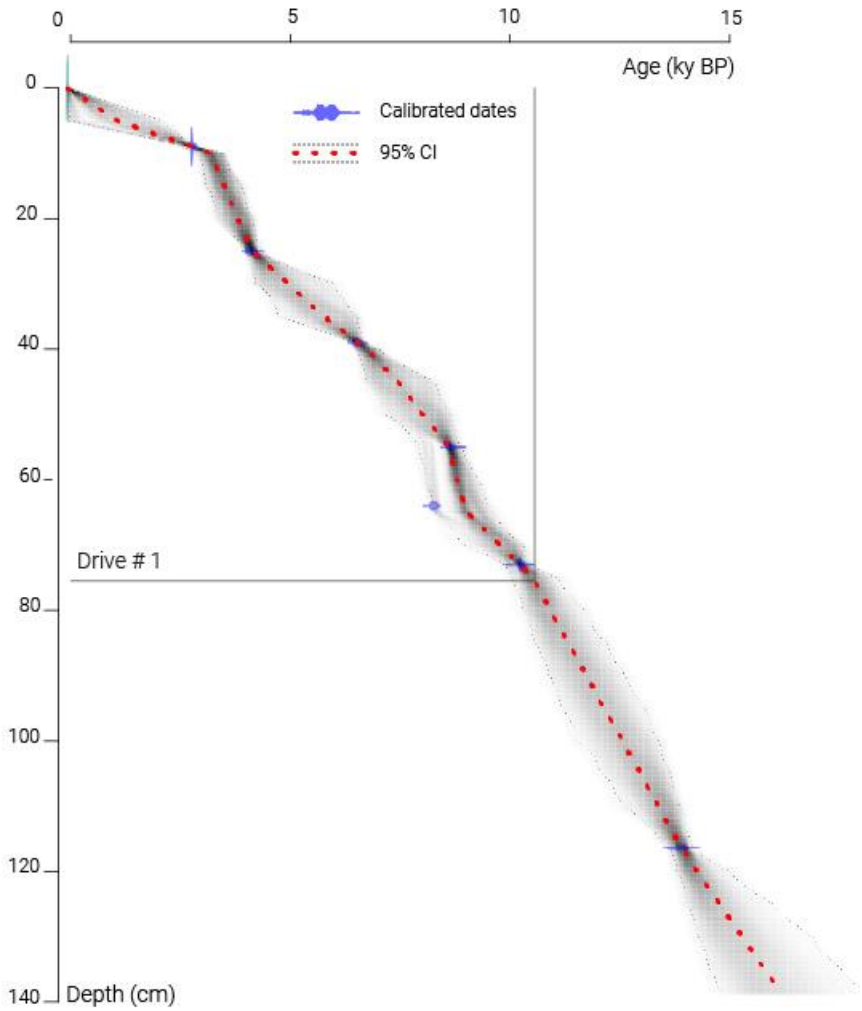
The core chronology stands on seven AMS radiocarbon dates obtained from bulk sediment samples, which were significantly different from each other (**Table 3-1**). Six out of seven dates come from Drive # 1 (**Figure 3-1**). The basal age for the Drive # 1 spanned ca. 10700 years, thus registering most of the Holocene epoch. The resulting age-depth model (**Figure 3-2**; Blaauw & Christeny, 2011) was created assuming a probability with gamma distribution for calibrated ages within a 95% confidence interval. The ages are reported in calendar years before present (BP), with the present defined as 1950 CE (Common Era) to account for the increase in radiocarbon levels in the atmosphere due to nuclear tests that took place in the mid-20th century (Rafter & Fergusson, 1957). The peat sedimentation rate remained relatively constant along the sedimentary succession (10-15 cm/kyr), except during the last 9 cm (ca. 2700 years), when the sedimentation rate decreased sharply (3 cm/kyr). Pollen and charcoal counts were conducted at an average resolution of c. 281 years and magnetic susceptibility was performed at an average resolution of c. 140 years.

Table 3-1: Radiocarbon dates obtained for MAR19-II. Calibrated range (2σ) were generated using clam package (Blaauw, 2010)and IntCal20 calibration curve (Reimer et al., 2020)

LabID	CoreID	Driver	Depth (cm)	Age (BP)	Error	Age (Calibrated range, 2σ)
Surface	MAR19-II	1	0	-69	63	
UBA-44495	MAR19-II	1	9	2647	25	2738 - 2781
UBA-44496	MAR19-II	1	25	3750	28	4068 - 4157
UBA-42144	MAR19-II	1	39	5734	36	6441- 6634
UBA-43589	MAR19-II	1	55	7868	37	8582 - 8778
UBA-44497	MAR19-II	1	64	7449	37	8184 - 8350
UBA-44498	MAR19-II	1	73	9077	46	10176 - 10303

UBA-44500	MAR19-II	2	116.4	11981	63	13752 - 14047

Figure 3-2: Age-depth model made using *rbacon* package. The age-depth model was built with 95% confidence intervals (CI) (dotted grey lines). The panel shows the most probable age (dotted red line), the probability distribution of calibrated ^{14}C ages (grey fill, likelihood increases with darker colour), and calibrated 14C dates used to construct the age-depth model (floating blue markers) (Blaauw & Christeny, 2011). Driver # 1 is highlighted.



3.3 Palynology

The pollen record was composed of 83 pollen types, nine pteridophyte spore types, five algae and four fungi spore types. The average count was 609 (minimum 376; maximum 2393) and the average pollen sum was 384 (min. 258; max. 612). **Table 3-2** summarises all the ecological groups identified. Samples were rich in pollen from High Andean ecosystems taxa. A distinction between “Wetland”

and “Peatland” has been made. “Wetland” refers to flooded or liable to flooding areas, which harbour assemblages of vegetation adapted to waterlogged soils conditions (Cronk & Fennessy, 2001). In contrast, “Peatland” refers to those areas where plant materials accumulate due to slow decomposition (Moore, 1989). “Wetland” and “Peatland” are used as equivalents to the Spanish words “humedal” and “turbera”, respectively. The vegetation included in the groups “Peatland”, “Wetland”, “Aquatic”, “Pteridophytes spores”, “Fungi”, and “Algae” constitute the record of local vegetation since their presence can be explained from the ecological conditions of Monquentiva (see (Avella-M et al., 2014). The groups “Andean Forest”, “High Andean Forest”, “Subpáramo” and “Páramo” represent the regional vegetation since they are settled both inside and outside the Monquentiva area. Disturbance taxa were grouped within the category “Degraded soils indicators”. The groups marked with an asterisk (*) correspond to the pollen species included within the pollen sum (**Table 3-2**).

Poaceae, Asteraceae, *Weinmannia*, *Hedyosmum*, *Alnus*, Apiaceae, *Miconia* and *Morella* were the most abundant taxa. Among pteridophytes, *Cyathea* and *Polypodium* had remarkable values. Herbs like *Plantago*, *Valeriana*, and *Isoëtes* were also prolific. Less common, but relevant elements for Andean contexts were *Quercus humboldtii*, *Clusia* and *Galium*. The most representative pollen and spores’ taxa from the Drive #1 of the MAR19-II core (i.e., those present at >10% of the pollen sum) are shown in **Figure 3-4** and **Figure 3-5**. The pollen record was divided into five local pollen zones (ML1 to ML5) following the grouping from CONISS (Grimm, 1987) (**Figure 3-3**).

Table 3-2: Phytoecological classification of pollen taxa found in MAR19-II, Drive # 1.

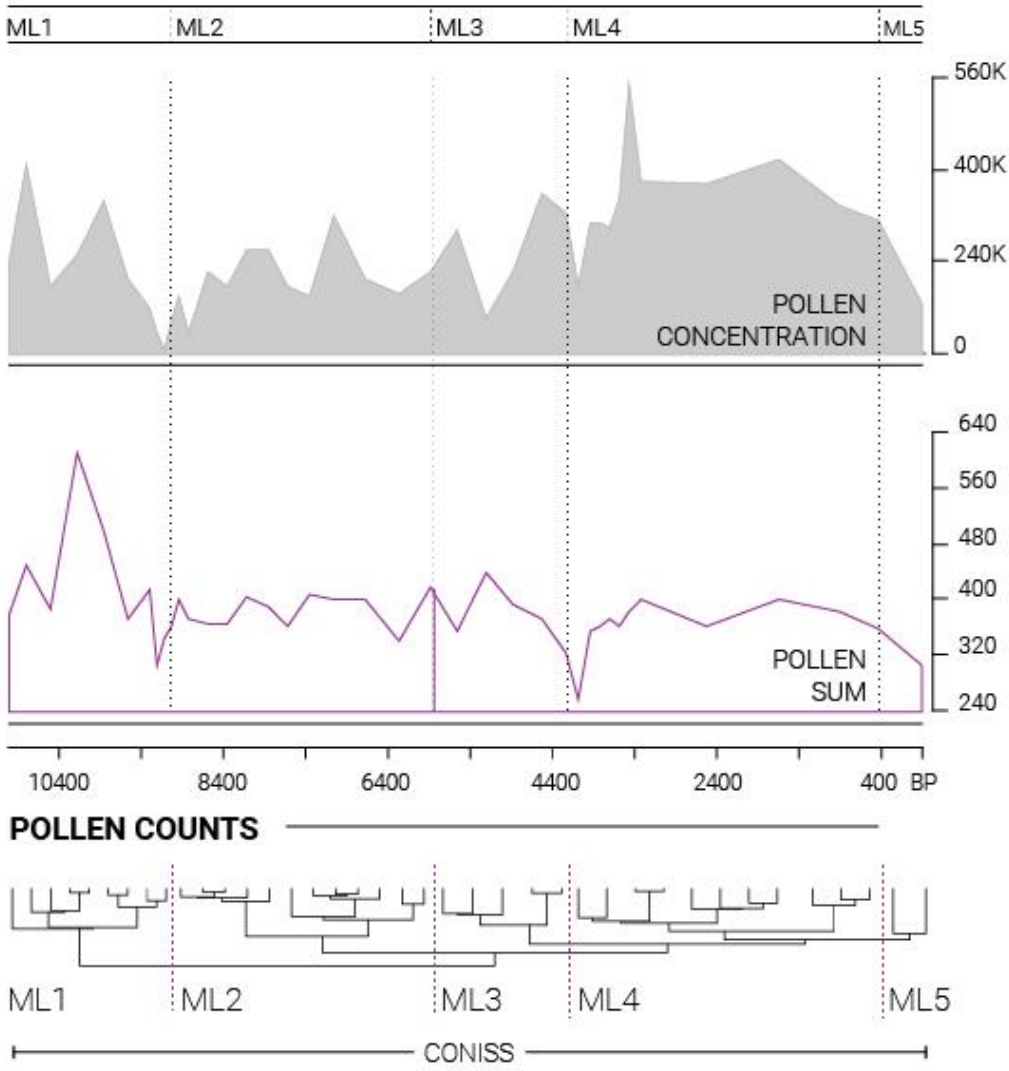
Ecological group	Botanical name
Andean Forest*	*Acalypha*, *Alchornea*, Acanthacea, Actinidiaceae, *Maclura*, *Urtica*, Urticaceae/Moraceae.
High Andean Forest*	*Alnus*, *Bocconia*, *Clusia*, *Cyathea*, *Cybianthus*, *Dalea*, *Eugenia*, *Galium*, *Geissanthus*, *Gordonia fruticosa*, *Hedyosmum.*, *Melastomataceae*, *Miconia.*, *Morella*, *Muehlenbeckia*, *Myrsine* , *Myrcianthes*, *Peperomia*, *Pilea*, *Piper*, *Palicurea*, *Podocarpus*,, *Quercus humboldtii*, *Sapium*, Solanaceae, *Solanum*, *Stemmadenia*, *Styloceras*, *Symplocos*, *Syphocampylus*, *Thalictrum*, *Tiliaceae*, *Viburnum*, *Vallea*, *Vicia*, *Weinmannia*, *Ilex*.

Ecological group	Botanical name
Subpáramo*	Asteraceae, *Ambrosia*, *Clethra*, *Hypericum*, *Gaultheria*, *Sericotheca*, *Valeriana*.
Páramo*	*Acaena*, Apiaceae, *Arenaria*, *Calliandra*, *Caryophyllaceae*, *Cerastium*, Brassicaceae, *Draba*, *Digitalis*, *Gentiana*, *Gentianella*, *Geranium*, *Lupinus*, *Myrteola*, *Oxalis*, *Paepalanthus*, Poaceae, *Puya*, Scrophulariaceae, *Stellaria cf. S. ovata*.
Peatland*	*Plantago*, *Plantago australis*, *Plantago rigida*.
Wetland*	*Begonia*, Cyperaceae, *Hydrocotyle*, *Polygonum*, *Ranunculus*.
Pteridophyte spore	*Azolla*, *Cyptoteris*, *Jamesonia*, *Lycopodium clavatum*, *Lycopodium foveolate Microgramma*, *Monolete psilado*, *Pilularia*, *Polypodium*, *Pteridophyta*, *Selaginella*, *Trilete equinulado*, *Vittaria*.
Aquatic plants	*Myriophyllum*, *Isoëtes*.
Bryophyte spores	*Sphagnum*.
Degraded soils indicator	Amaranthaceae/Chenopodaceae, *Rumex*, *Dodonaea*
Fungi	Fungi, *Gelasinospora adjuncta*, *Glomus*, *Tilletia sphagni*.
Algae	*Botryococcus*, *Debarya*, *Mougeotia*, *Spirogyra*, *Zygnema*.

3.3.1 Zone ML1 (77 to 59 cm; 10700 – 8700 BP)

Within this zone, pollen concentration declined from c. 410.000 to c. 90.000 grains/cm^3, hitting a low point at ca. 8800 BP (**Figure 3-3**). This zone had the highest concentration values of the entire record for Poaceae (59%), *Acaena* (6%), *Puya* (2%), *Gaultheria* (3%), *Alnus* (20%) and *Podocarpus* (4%). While aquatic plants peaked at interval 64 - 65 cm (ca. 9000 BP), ferns were almost absent.

Figure 3-3: Pollen counts for Monquentiva in terms of pollen concentration (grey filled polygon) and pollen sums (purple outlined silhouette). Monquentiva Local pollen zones (ML 1 to ML 5) from CONISS analysis at the lower-most panel.



3.3.2 Zone ML2 (59 to 35 cm; 8700 – 5700 BP)

Local pollen zone ML2 was characterised by the fluctuation of the pollen concentration between nearly 118.000 and ~ 321.000 grains/cm^3. While Poaceae steadily decreased (from 47 to 8%), *Valeriana* (10 to 26%) and *Clethra* (0 to 3.3%) expanded (**Figure 3-4**). Halfway through this zone, *Alnus* concentration values had already dropped to the low levels it maintained throughout the record. Arboreal taxa such as *Weinmannia* and *Hedyosmum* fluctuated between 2% and 11%, and 0.5% and 4%, respectively (**Figure 3-5**). Also, at the beginning of his zone, *Isoëtes* spores abruptly decreased down to 4% while *Plantago* surged from 2 to 12% (**Figure 3-6**).

Figure 3-4: Regional taxa. Páramo (a) and Subpáramo (b): Pollen taxa changes registered in Monquentiva. Values are listed as percentages. No number at the *y*-axis top indicates lower than 10%. Monquentiva local pollen zones (ML) at the top edge.

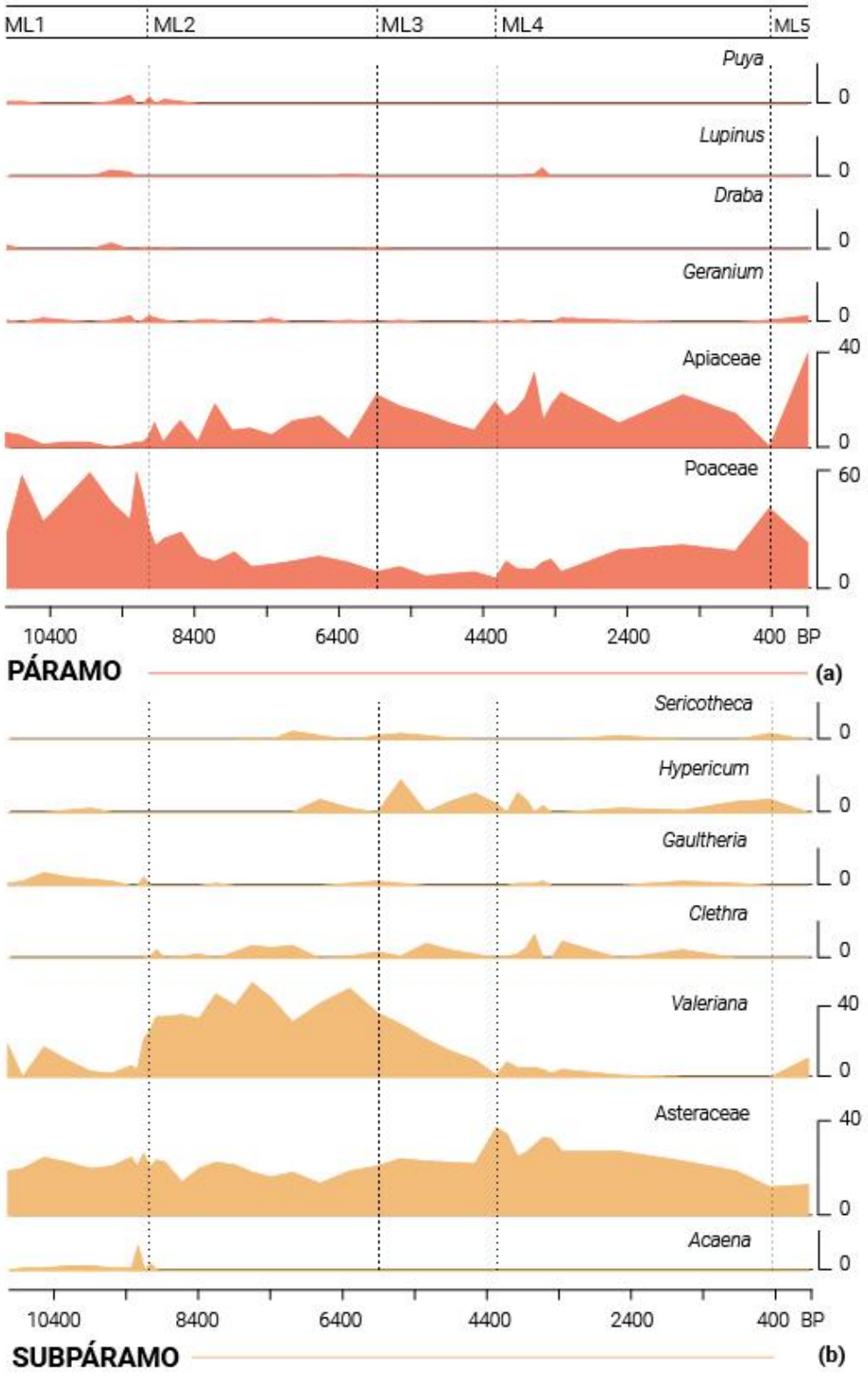
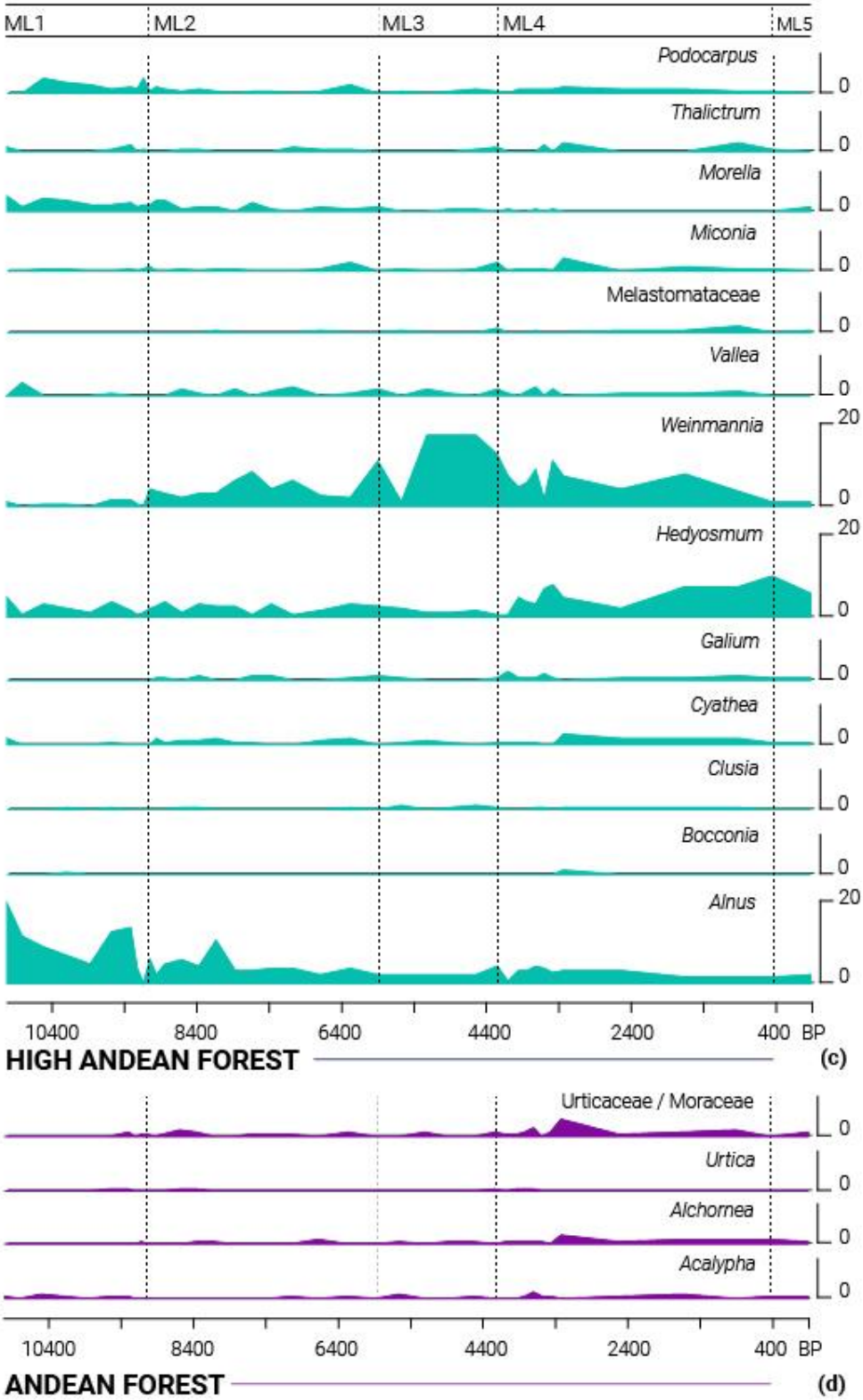


Figure 3-5: Regional taxa. High Andean Forest (c) and Andean Forest (d). Pollen taxa changes registered for Monquentiva. Values are listed as percentages. No number at the *y*-axis top indicates lower than 10%. Monquentiva local pollen zones (ML) at the top edge.



3.3.3 Zone ML3 (35 to 25 cm; 5700 – 4100 BP)

Pollen concentration fluctuated between ~225.000 at and 328.000 grains/cm^3.Within the zone ML3, *Valeriana* declined from 18% to 1%, *Hypericum* fell from 8% to 2% and Poaceae hit a low point of 5.5%. Conversely, *Weinmannia* peaked at 17% and Asteraceae rose to 37% at around 4100 BP. In the meantime, a surge of mosses and some ferns took place (e.g., *Sphagnum* from 1% to 19%, and *Polypodium* up to 8.5%) (**Figure 3-7**).

3.3.4 Zone ML4 (25 to 2.5 cm; 4100 - 440 BP)

Within this zone, pollen concentration reached its maximum at around 2300 BP. At the intersection of ML3 and ML4, *Rumex* was recorded for the first time within the MAR19-II core. *Hedyosmum* and *Weinmannia* oscillated between 1 and 12%, being the two main arboreal taxa for the local zone ML4. Poaceae recovered from 5% to almost a quarter and Asteraceae remained relatively stable with values around 29%. In this zone, fungi reached their highest values, along with a peak of *Polypodium* (22%) and other ferns (**Figure 3-8**).

3.3.5 Zone ML5 (2.5 to 0 cm; 440 BP - present)

During this time, pollen concentration fell by half to around 170.000 grains/cm^3. This pollen zone is characterised mainly by the presence of Poaceae (40%), Asteraceae (13%), *Hypericum* (3%), and *Hedyosmum* (10%). Within this zone, while *Weinmannia* experienced a fall (down to 1%), fungal remains and mosses flourished. At the same time, *Isoëtes* spores recovered, and *Sphagnum* peaked.

Figure 3-6: Local taxa. Aquatic plants (a); Peatland (b); degraded soils indicators (c); Fungi (d). Ecological groups not included in the pollen sum are listed as counts. No number at the *y*-axis top indicates either lower than 10% or less than 10 grains per sample as appropriate. Monquentiva local pollen zones (ML) at the top edge.

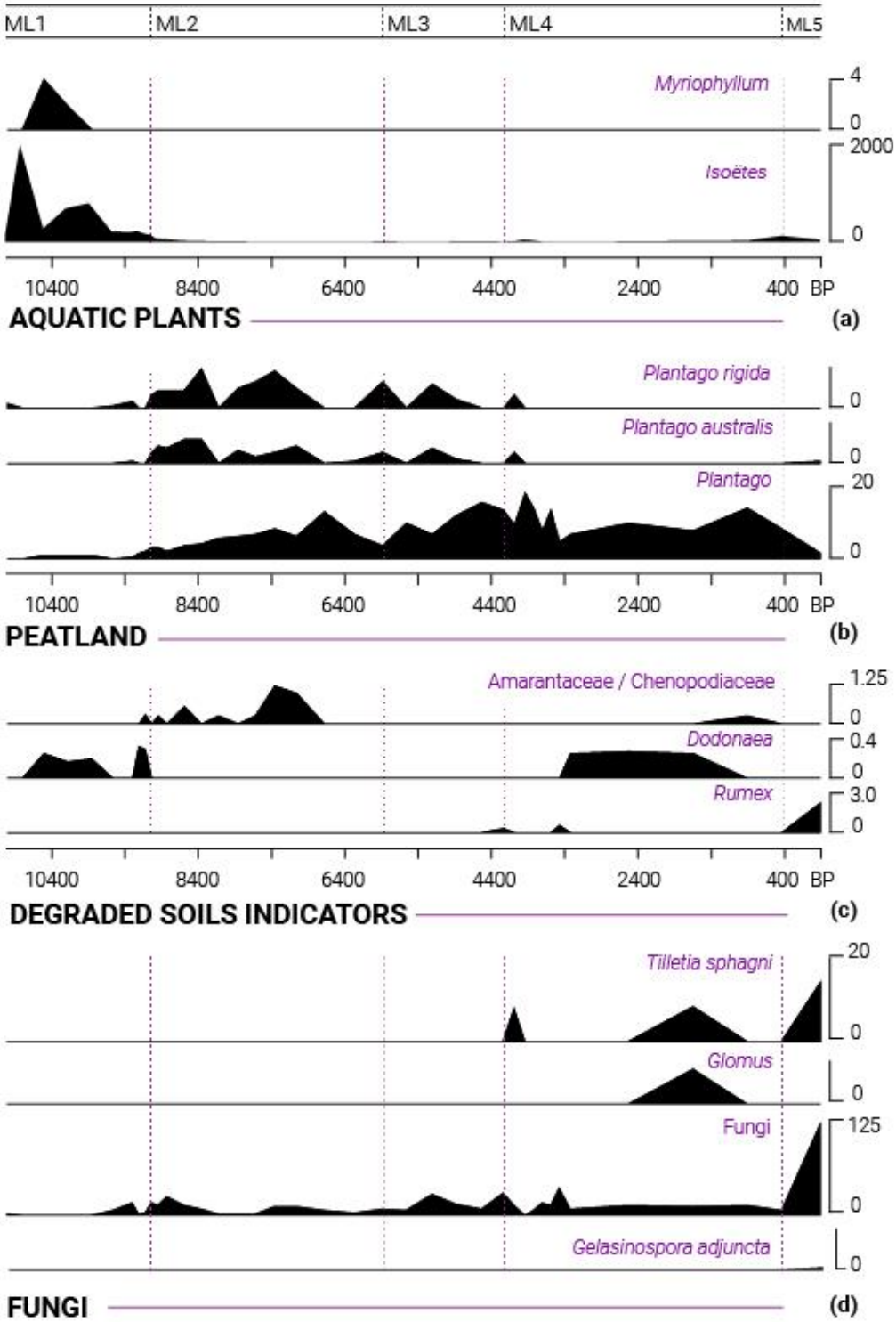


Figure 3-7: Local taxa. Bryophyte spores (e); Wetland (f); Algae (g). Ecological groups not included in the pollen sum are listed as counts. No number at the *y*-axis top indicates either lower than 10% or less than 10 grains per sample as appropriate.

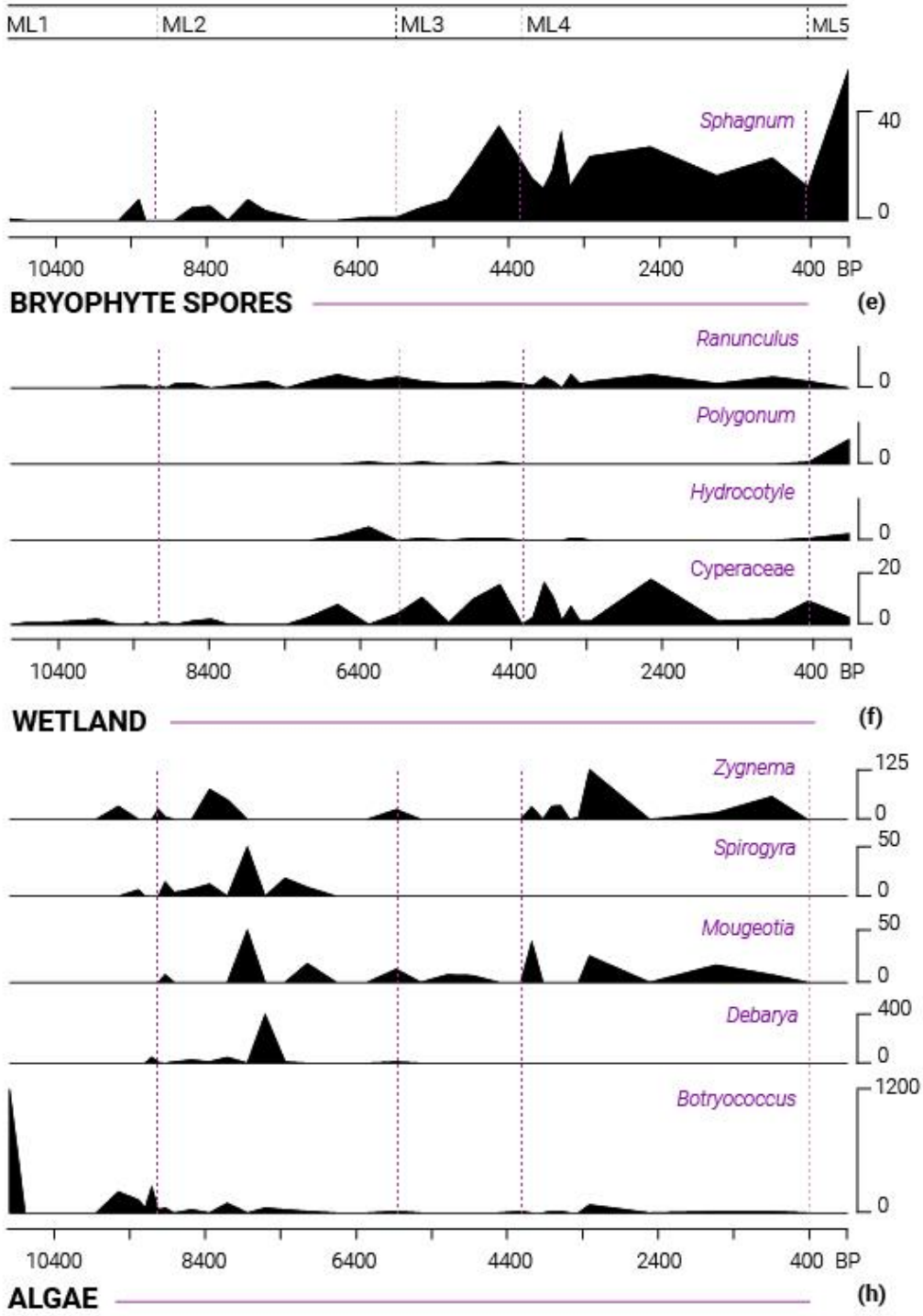
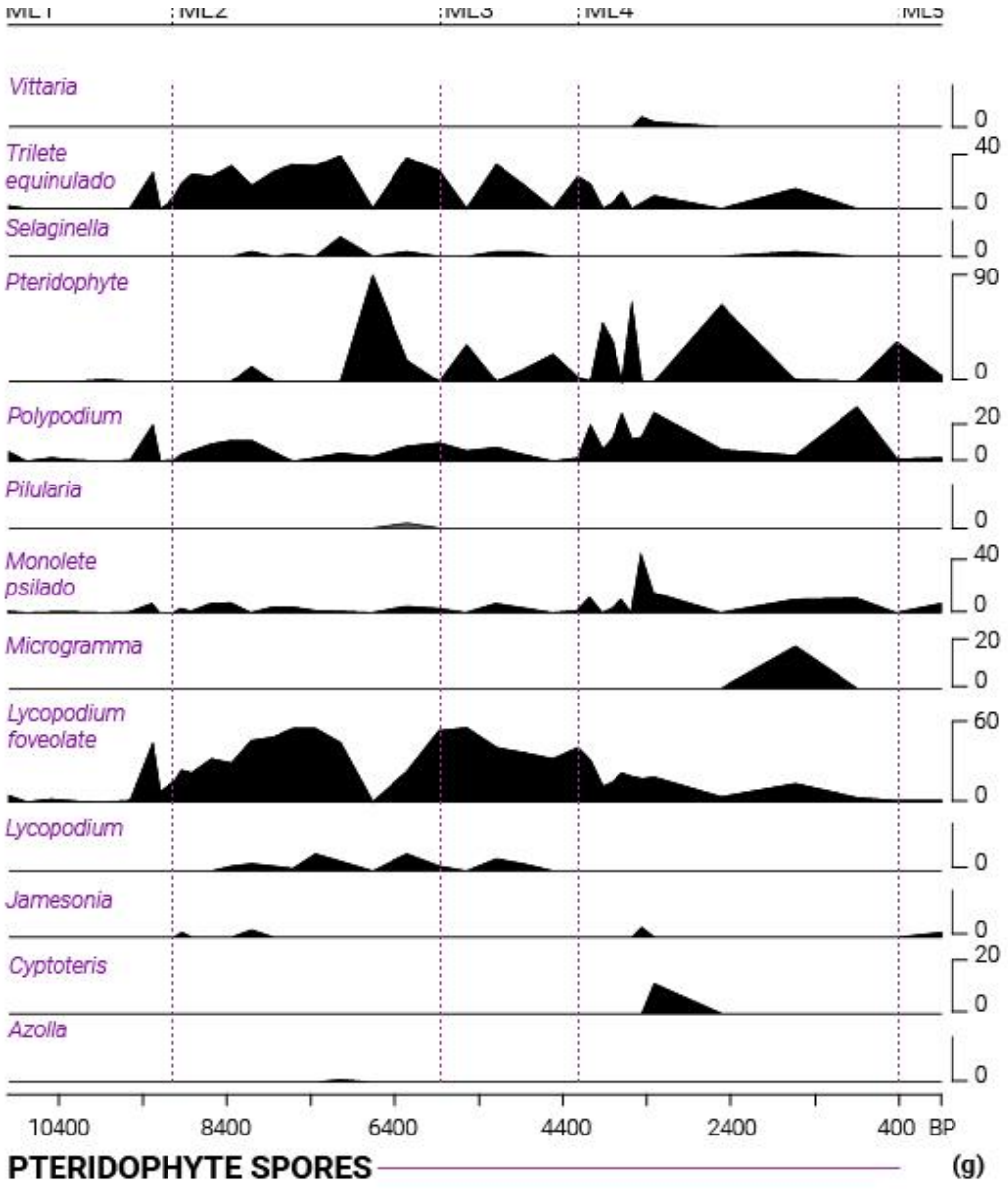


Figure 3-8: Local taxa. Pteridophyte spores (g). Ecological groups not included in the pollen sum are listed as counts. No number at the *y*-axis top indicates less than 10 grains per sample.



3.4 Charcoal

Charcoal concentrations in the core MAR19-II showed two main stages: one of low and stable concentrations from ca. 10700 to ca. 4100 BP followed by another of high and variable concentrations from ca. 4100 BP to present. Throughout the first stage, charcoal concentrations

remained low, but peaks were evident at around 8700, 7000, 6400 and 5400 BP. During the second stage, charcoal concentrations grow exponentially, with remarkable amounts at 3800, 2500 and 440 BP, where amounts and classes of macroscopic (>180 µm) charcoal increased considerably (**Figure 3-9**). Within the entire 10700-year record, 23 charcoal morphotypes were observed, being classes A, B and D the most prolific of all charcoal recorded: D2 (28.81%), A3 (15.83%), B3 (14.80%), B2 (11.34%), B1 (11.08%) and D1 (6.67%). All the samples studied had some amount of charcoal, but morphotypes from class F (Mustaphi & Pisaric, 2014) were not observed.

Before 8700 BP charcoal concentration was the lowest of the record and did not exhibit major changes. Apart from a slight increase in the microcharcoal (64 -102 µm) counts at ca. 8900 BP, and the abundance of morphotypes A2 and B3, charcoal amounts did not show a distinct signal (**Figure 3-10**). During most of the Middle Holocene microcharcoal increased dimly, but macrocharcoal concentration increased considerably three times at around 8700, 7000 and 6400 BP, being A3, B2 and D2 the most relevant types during those periods. Also, the type B1 was recorded for the first time. Starting at 5700 BP, while microcharcoal concentrations almost tripled, macrocharcoal particles, mostly composed of A3, B2, B3 and D4 types, remained uniform with minor oscillations. From ca. 4100 BP onwards, microcharcoal concentration grew exponentially, reaching its maximum value at 440 BP. Similarly, macrocharcoal concentration rose steeply with two notable peaks around 3800 and 3200 - 2400 BP. During this interval, the most prominent macroscopic charcoal types were A3, B1, B2, B3, D1 and D2. Finally, after 440 BP, charcoal concentration experienced a ten-fold decrease, but types D2, B1, B2, B3 and A3 remained important (**Figure 3-10** and **Figure 3-11**).

Figure 3-9: Charcoal counts for Monquentiva. **(a)** Regional signal (>180 µm) and **(b)** Local signal (64 -102 µm).

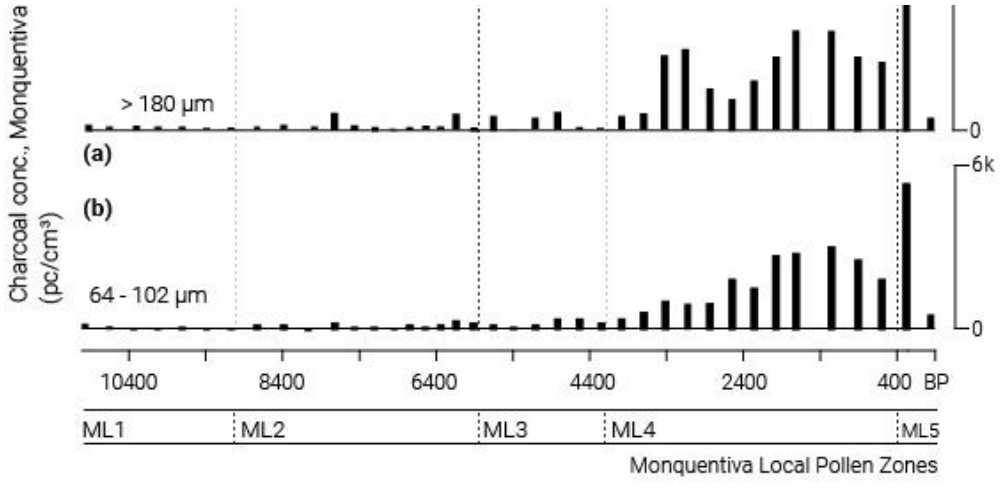


Figure 3-10: Local charcoal signal (>180 µm) variation by morphotype. Class A (Polygonal charcoal) and Class B (Ortho-angular polygons).

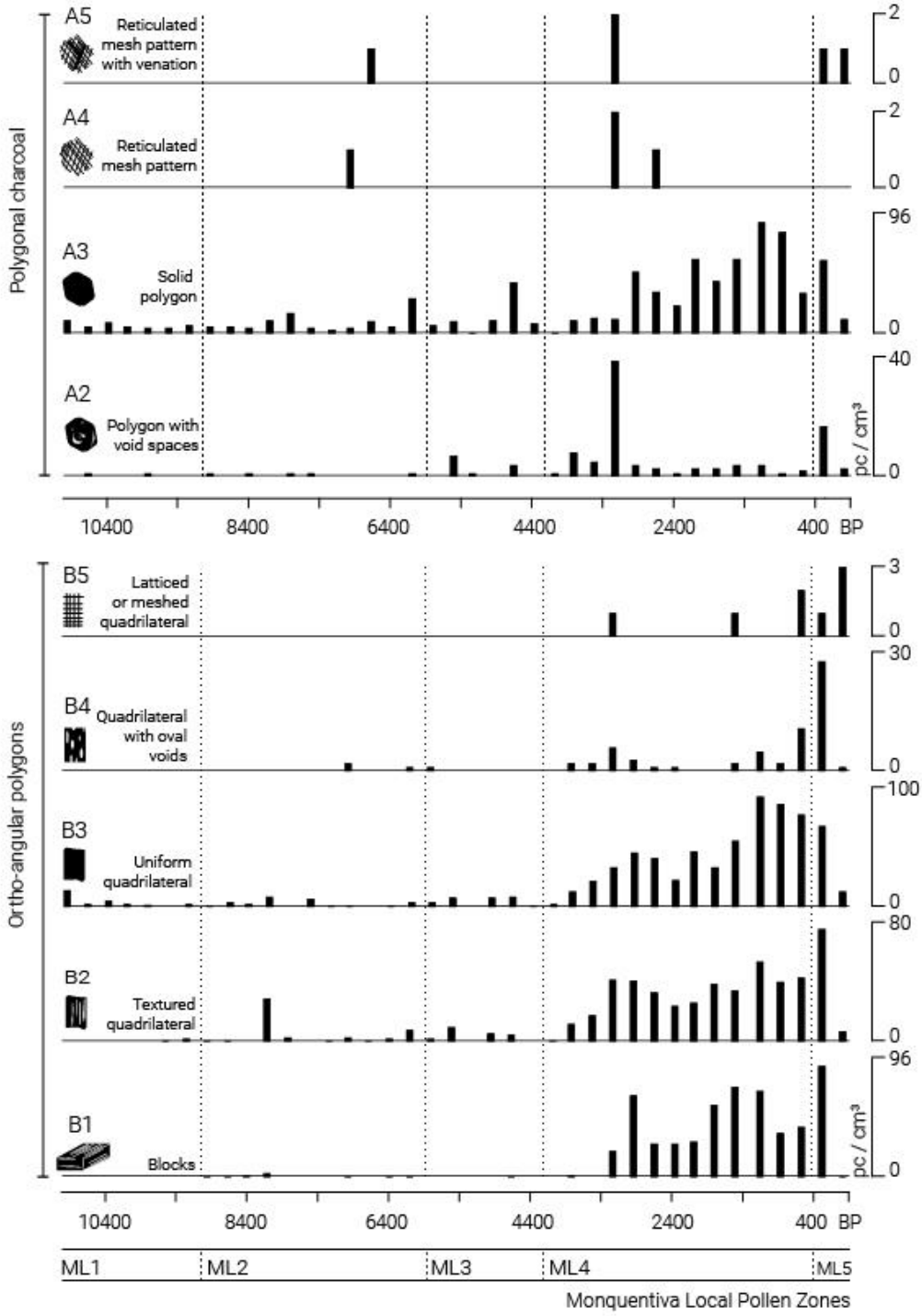
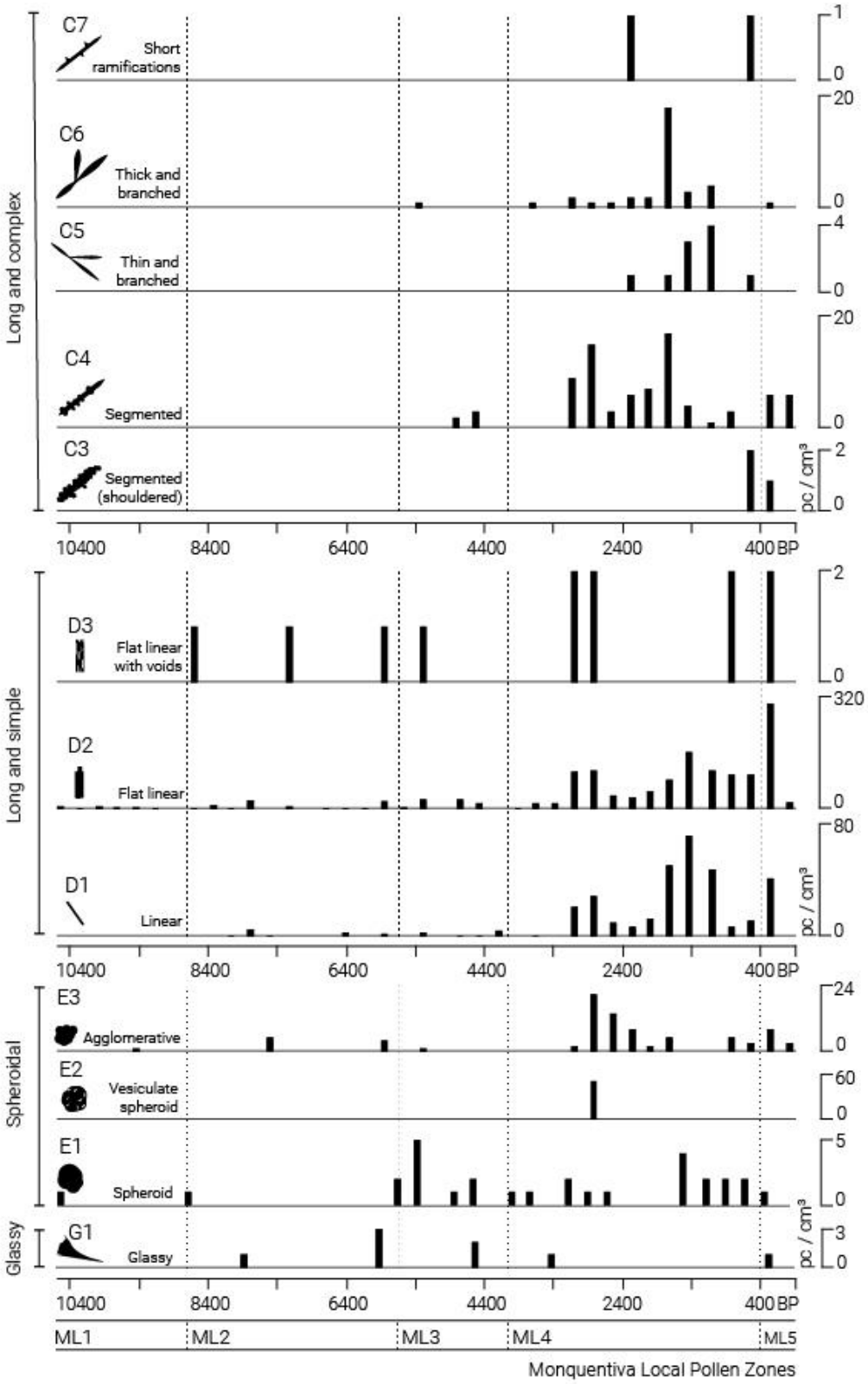


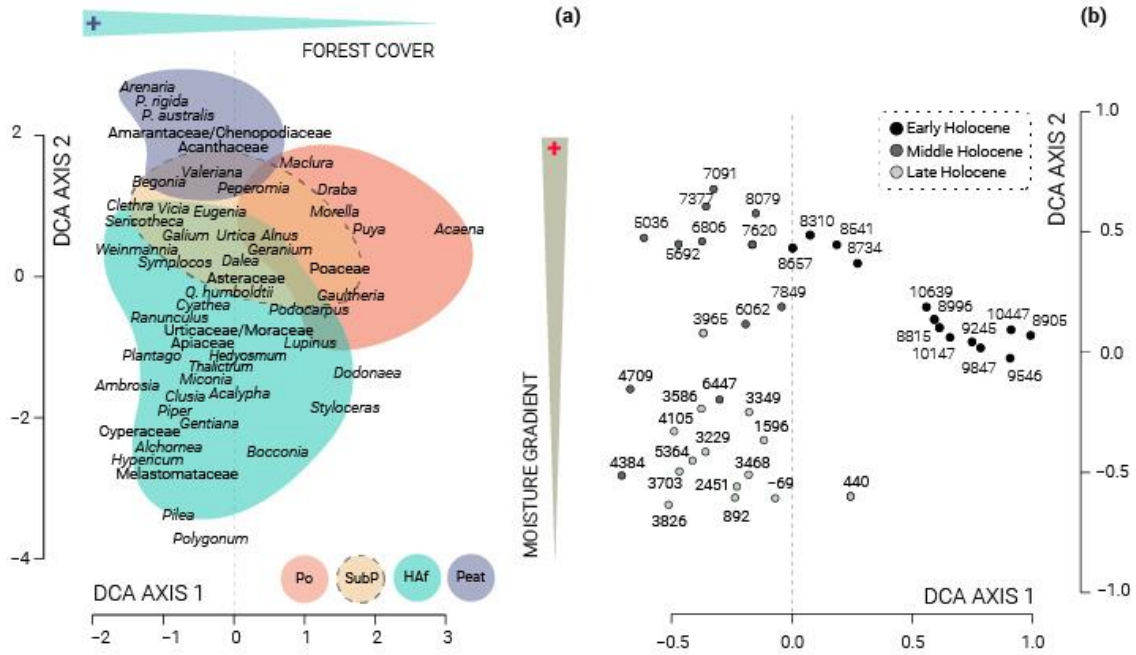
Figure 3-11: Local charcoal signal (>180 µm) variation by morphotype. Class C (Long and complex), Class D (Long and simple) and Classes E (Spheroidal) and G (Glassy).



3.5 Multivariate analysis

The detrended correspondence analysis (DCA) of the fossil pollen record produced a split of different taxa along Axis 1 (eigenvalue 0.22, axis length 1.74) and Axis 2 (eigenvalue 0.15, axis length 1.42). The pollen taxa that characterised the Axis 1 such as *Acaena*, *Puya*, Poaceae and *Styloceras*, were ordinated at the positive end, and *Weinmannia*, *Miconia*, *Symplocos* and *Valeriana* at the negative end. Along Axis 2, *Arenaria*, Acanthaceae, *Valeriana* and *Alnus* attained the higher DCA values, whereas *Pilea*, *Bocconia*. *Clusia* and *Quercus humboldtii* were distributed over the negative extreme of the second Axis (**Figure 3-12a**). Results from DCA ordination for the site displayed a clear separation between samples from the Early Holocene (i.e. positive end) and the Late Holocene (i.e. negative end) (**Figure 3-12b**).

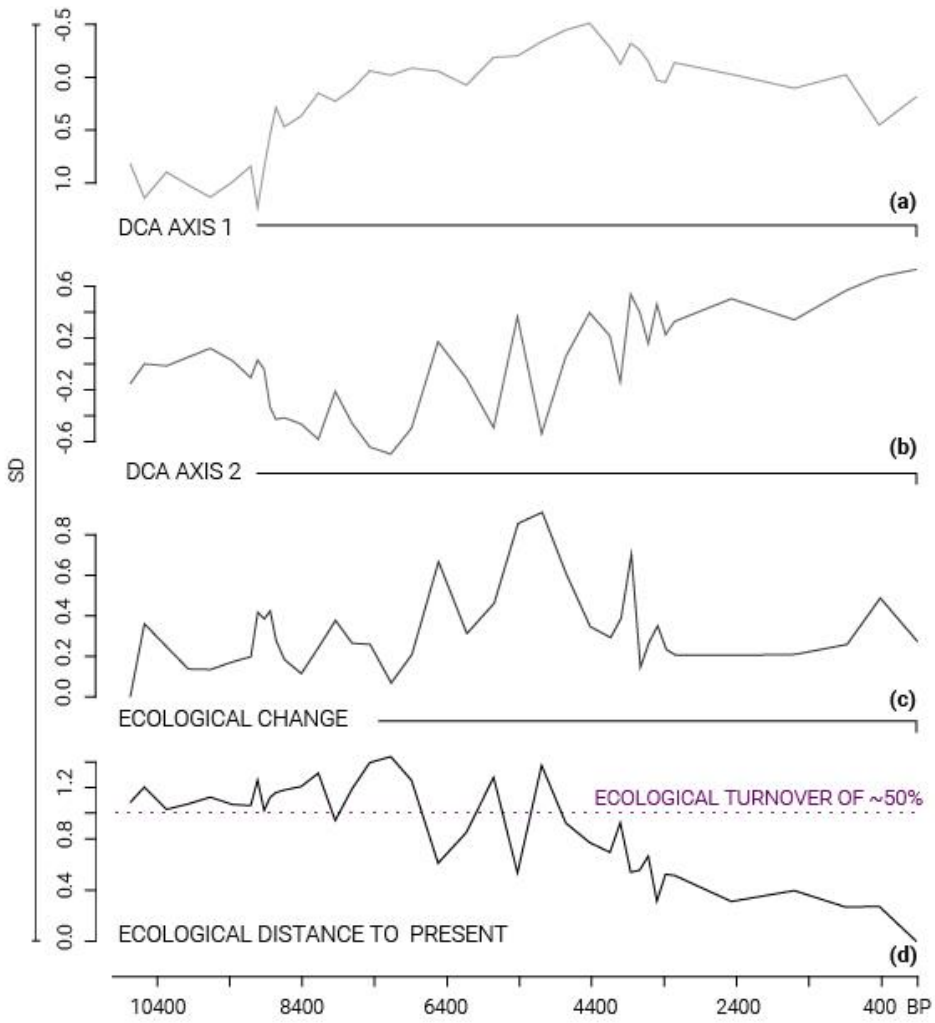
Figure 3-12: Detrended correspondence analysis (DCA) of fossil pollen from Monquentiva. (a) DCA ordination of Monquentiva pollen taxa (floating names). Colour codes: **Peat:** peatland/wetland (cold blue); **Po:** Páramo (warm red); **SubP:** Subpáramo (light orange); **HAf:** High Andean forest (bluish cyan). Triangles show interpreted environmental gradients: forest cover (cyan) and moisture (dark redish yellow). (b) Ordination of samples. Ages reported in years before present (BP).



The DCA sample scores plotted against age showed positive values for the Axis 1 until ca. 8000 BP. After ca. 8000 BP, scores maintained negative values hitting a low point at ca. 4400 BP (**Figure 3-13a**). In contrast, Axis 2 exhibited a fluctuating pattern which started having positive DCA score

values after ca. 4000 BP (**Figure 3-13b**). The Euclidean distance between contiguous samples showed highly variable scores between ca. 6500 and 5000 BP with values up to 0.9 standard deviation (SD). Apart from this 1500-years period, such values remained below 0.6 SD (**Figure 3-13c**). The distance between the oldest (Early Holocene; ca. 10700 BP) and the most recent sample (Present) was 1.2 SD, with a sustained difference lower than 1.0 SD from 4000 BP, and a sharp decline starting at the early stages of the Late Holocene (3800 BP) (**Figure 3-13d**).

Figure 3-13: Stratigraphic plot of DCA scores and ecological change metrics derived from them. (a) DCA scores of axis 1; (b) DCA scores of axis 2; (c) Euclidean distance between contiguous samples; (d) Euclidean distance between the most recent sample and all the others. Units are standard deviation (SD). 1 SD equals to an ecological turnover of ~50% (dotted purple line).



4. Discussion

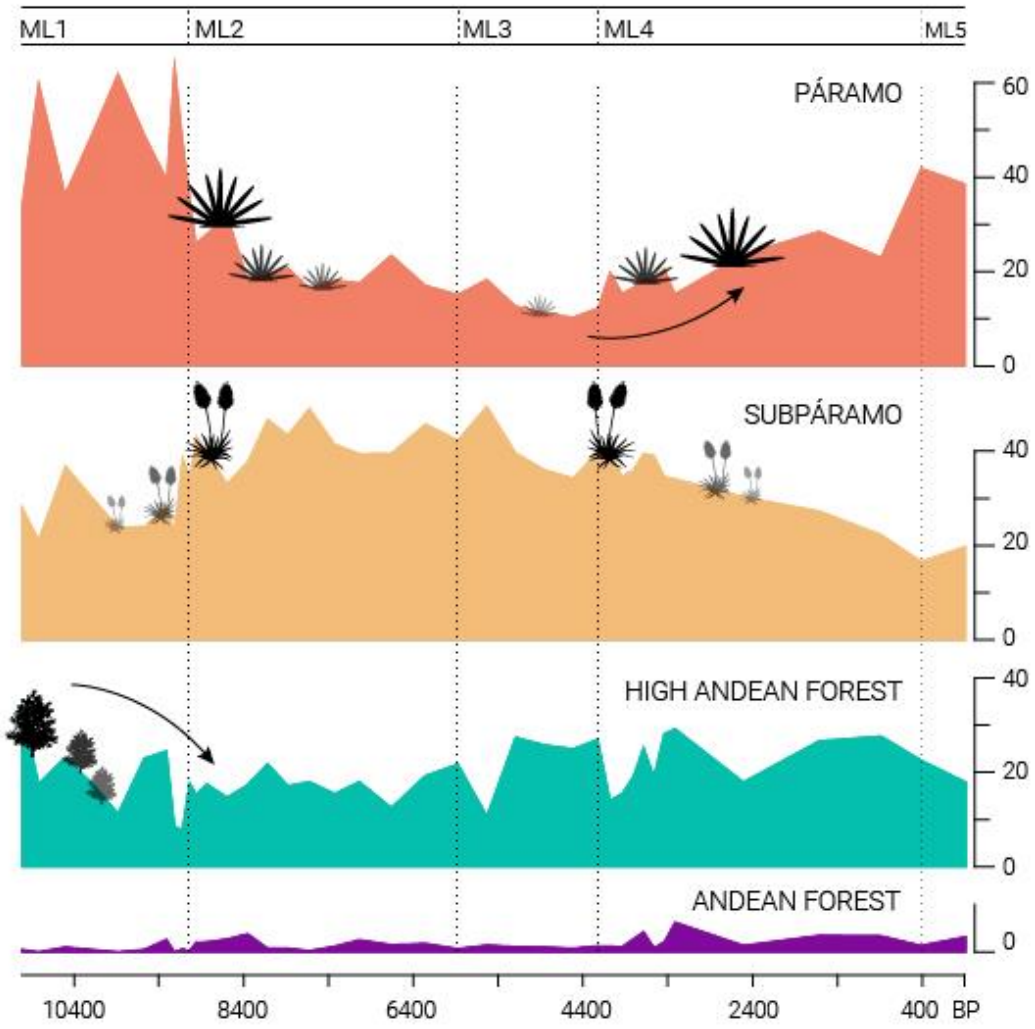
Monquentiva held vast biodiversity throughout the Holocene, as reflected in the numerous pollen and spore taxa identified in all samples studied. The high frequency of pollen associated with diverse ecological groups revealed the persistence of mixed Andean communities. The recombination of their pollen assemblages through time unveils the essential responsiveness of Monquentiva plant communities to the successive shifts in regional and local environmental conditions. Furthermore, fire activity as a relevant Holocene driver of change elucidated long-term feedbacks between climate, fire, human presence and the High Andean vegetation in the Colombian Cordillera Oriental.

4.1 Regional and local vegetation changes through the Holocene in Monquentiva

At 10700 BP. Poaceae, *Puya*, *Geranium* and other open vegetation associated with the Páramo dominated the Monquentiva area until its progressive decline after ca. 8700 BP (**Figure 4-1**). The high presence of *Alnus* before ca. 8700 BP might indicate poorly drained soils (van ’t Veer et al., 2000) or just be the result of over-representation as *Alnus* is known to be a generous pollen producer (Weng et al., 2004). However, its occurrence along other Andean Forest elements such as *Acalypha* and Urticaceae/Moraceae probably suggested the existence of open areas as pollen from forests at lower altitudes could be transported upslope through rising air masses (Hagemans et al., 2019; Weng et al., 2004). Although Páramo vegetation around Monquentiva is important today (Avella-M et al., 2014), it occupies a smaller area than it did at the start of the Holocene. The dominance of Páramo over other ecological groups during the Early Holocene was likely related to decreased temperatures at the latter stages of the El Abra Stadial (11000 to 10000 BP); equivalent to the European Younger Dryas (van der Hammen & Hooghiemstra, 1995). This event is known for being a cooling phase of up to 4° C compared to the temperature of the preceding Guantiva Interstadial in northern South America (Kuhry et al., 1993). Lower mean annual temperature values are supported by the predominance of Poaceae and Asteraceae in the record (**Figure 4-1**). Although the abundance of these taxa might also reflect an increase in aridity, and not necessarily a decrease in temperature

(Markgraf, 1993), the presence of *Acaena*/*Polylepis* suggested the occurrence of a cold phase during the Early Holocene in Monquentiva, as it is an indicator of cold conditions in the CCO (van't Veer et al., 2000).

Figure 4-1: Regional ecological groups in Monquentiva. Plant silhouettes' size and fade indicates rise/fall trend. Arrows show main trend direction. Values are percentages. Upper panel shows Monquentiva Local pollen zones (ML 1 to ML 5).



Unlike the inner sections of the CCO, Monquentiva and the eastern CCO flank appear to have been wet enough before 8700 BP to maintain permanent water bodies. The persistence of aquatic vegetation such as *Isoëtes* and *Myriophyllum*, the presence of *Botryococcus* and high-water levels in Monquentiva contrasted with low water levels in the Fúquene area (5°27' N, 73°44' W; ~2500 m). These conditions have been explained by a dry phase in the central part of the CCO as suggested by

a hiatus in the sedimentary record (van't Veer et al., 2000; Vélez et al., 2006) and revealed the contrasting pattern in the distribution of humidity in the mountain ranges of the Northern Andes. Uneven Andean moisture distribution in Colombia is easily explained by the orographic control of the CCO on the regional atmospheric circulation. Today, this control leads to the discharge of wet trade winds on its eastern flank, and a moisture deficit on its highest and central parts (Saylor et al., 2009). Although atmospheric circulation patterns over the Andes during most of the Quaternary times still need to be better understood (see Henry Hooghiemstra & Flantua, 2019), the persistence of this hydroclimatic pattern in the long term has already been suggested to explain the antiphase behaviour between the central part of the CCO and its eastern flank during the Late (Bird et al., 2017), and Early Holocene (Martin et al., 1997; van't Veer et al., 2000), even imposing its influence over the migration patterns of the ITCZ (van't Veer et al., 2000)

Between 8700 and 5700 BP the history of Monquentiva was marked by the expansion of Subpáramo vegetation at the expense of the Páramo. Arboreal taxa such as *Weinmannia*, *Hedyosmum*, *Vallea* and *Galium* were the most prominent elements of these forests. Since *Weinmannia* has a poor dispersion outside forested areas (Olivera-Moscol et al., 2009) its pollen abundance indicated a local presence and marks the development and ascent of the High Andean Forest on the surrounding slopes. The new conditions resulted in a decrease in water levels and the emergence of wetland areas over which *Plantago* pads were installed around seasonally flooded patches and shallow waters with Cyperaceae, *Ranunculus* and *Hydrocotyle* (**Figure 3-6** and **Figure 3-7**). The flat areas, seasonally flooded, restricted the distribution of Poaceae but favoured the expansion of *Valeriana* and the development of wetland vegetation for about 3000 years (**Figure 4-2**). It is probable that these reduced water levels were a response to the onset of Mid-Holocene warmer temperatures (Marchant et al., 2001), which in turn enhanced the accumulation of organic matter as suggested by the black and homogenous peat layer found in the sedimentary succession starting at 8600 BP (Depth 56 cm) (see **Figure 3-1**).

Between 5700 and ca. 4200 BP dryness in Monquentiva increased. The sustained drop of *Valeriana* along with the rise of Cyperaceae suggested a contraction of the water body and the subsequent allocation of water in small local patches (van't Veer et al., 2000). The surge of *Sphagnum* further supported this inference since it likely indicated the expansion of available areas with waterlogged soils to be colonised around small water puddles, similar to what is found in the study site today (see Avella-M et al., 2014). By 5700 BP, the expansion of *Weinmannia* also indicated warmer temperatures. *Weinmannia*-dominated forests were surrounded by grasses and shrubs, possibly

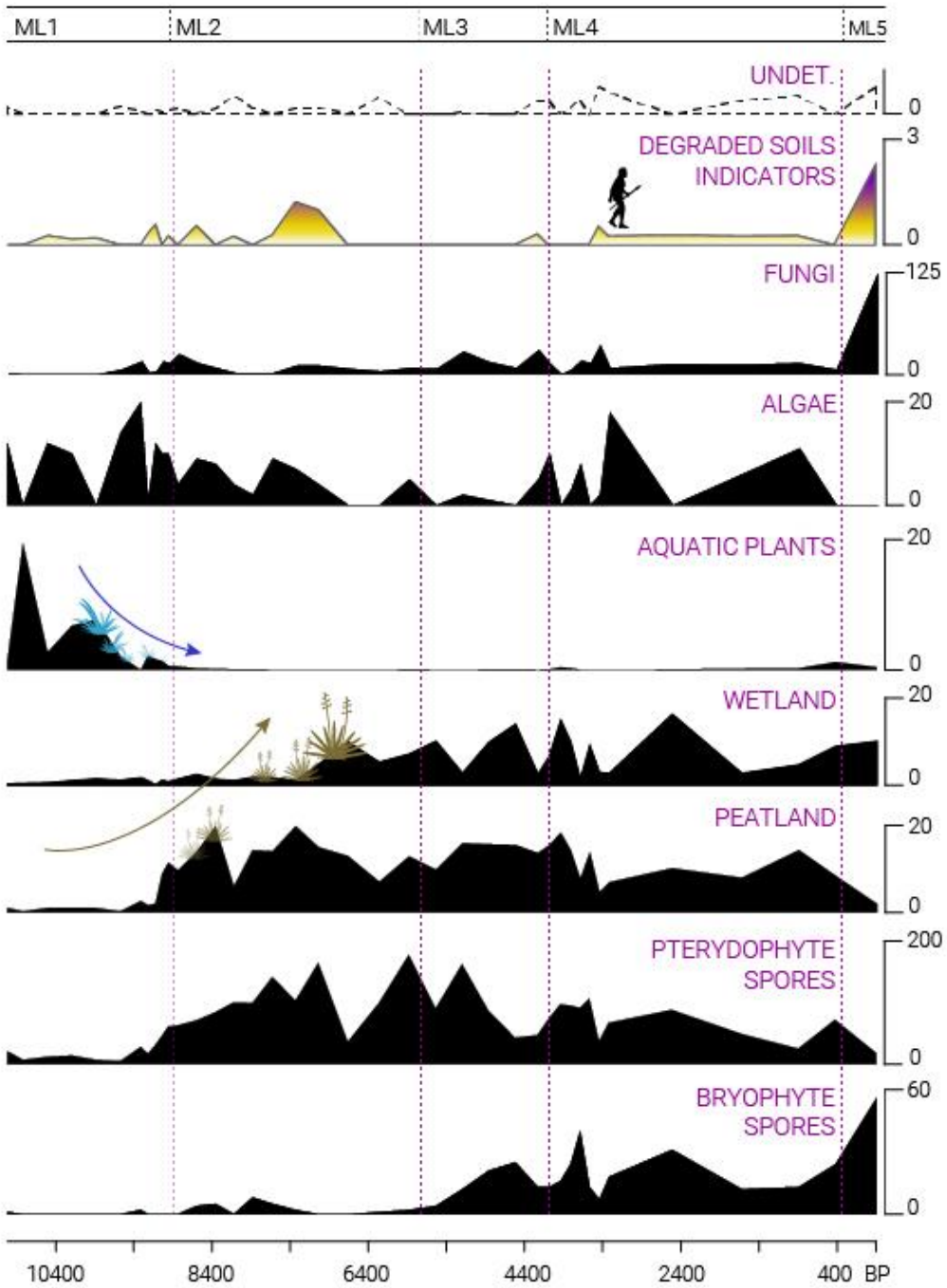
associated with “matorrales” and “frailejonales” (Avella-M et al., 2014), as indicated by the spread of *Hypericum* and Asteraceae. The prevalence of warmer and drier conditions during the latter stages of the Mid-Holocene has also been recorded regionally in several sites over Colombian Highlands and Lowlands (Marchant et al., 2001) and farther south in the Central Andes (Thompson et al., 1995). Temperature fluctuations during this time are thought to be discrete in comparison to full glacial conditions (Marchant et al., 2001), hence the effect of moisture fluxes and the regional atmospheric circulation control of the CCO probably exerted a critical role in the contrasting responses of the vegetation in the Northern Andes through this period.

The beginning of the Late Holocene (4200 BP) was marked by the prevalence of High Andean forests, which were dominated by *Hedyosmum*, *Podocarpus* and *Weinmannia*. The presence of these three taxa indicated forest advancing fronts (Bogotá-A, 2011), and consequently, its development across the surrounding slopes of the Monquentiva area. After a period of ~1000 years, the sharp recovery of Páramo vegetation coincided with the drop of Supáramo vegetation and the attenuation of warm and dry conditions. This is supported by the increasing trend of *Botryococcus* and *Isoëtes* (**Figure 4-2**). The prevalence of wetter conditions at around 3200 BP coincided with recorded variations in moisture contents at the eastern slopes of the CCO from ~3500 BP (i.e. Ubaque lake; Bird et al., 2017) but differed to those at the inner parts of the Andes (see González-Carranza et al., 2012). This contrasting scenario revealed that climate fluctuations were the most relevant driver in the composition and distribution of vegetation in CCO through the Middle and the early stages of the Late Holocene.

During the last 440 years, the reorganization of the vegetation coincided with a pollen concentration decline (see **Figure 3-3**). The onset of these changes concurred with the arrival of European expeditions to the Americas (Martin, 2005), and its persistence was probably related to the burgeoning of human activities in the following centuries (Etter & van Wyngaarden, 2000). Written records suggest European presence in Monquentiva resulted in the drainage of an ancient lake called “Laguna de Guasca” (IAvH, 2012). This episode probably represented the strongest human signal for this site, and the paleoecological proxies further improved the reconstruction of the appearance of such a water body. The co-occurrence of *Isoëtes*, *Sphagnum*, Cyperaceae, and *Plantago* indicated wetland conditions against deep waters before 440 BP (**Figure 4-2**). Thus, instead of deep waters extending over the whole Monquentiva area, foreign seekers likely found shallow waters with seasonally flooded plains. Such low-standing waters would ease the European quest to seize Muisca objects and the alteration of local water flows (IAvH, 2012), which in turn, switched the vegetation

composition (**Figure 4-1** and **Figure 4-2**) and altered the Monquentiva sedimentary system from 400 BP onwards (see **Figure 3-1**).

Figure 4-2: Local ecological groups in Monquentiva. Plant silhouettes' size and fade indicates rise/fall trend. Arrows show main trend directions. Values are percentages for those groups included in the pollen sum (Wetland, Peatland and Degraded Soils Indicators). Human shape indicates interpreted onset of persistent anthropogenic intervention. Upper panel shows Monquentiva Local pollen zones (ML 1 to ML 5).



4.2 Fire history through the Holocene in Monquentiva

Charcoal concentrations in Monquentiva showed sustained fire activity in this part of the CCO throughout the Holocene. Charcoal variations suggested a moderate fire history during the Early and Middle Holocene, with sizable events around 8700, 7000, 6400, and 5400 BP (**Figure 4-4a**). The first of these episodes coincided with the minimum values of *Isoëtes* and the beginning of the spread of *Plantago* so it was likely related to the warmer and drier conditions that came after the El Abra Stadial (van der Hammen, 1974). This first fire event seemed to have acted locally on grasslands and scrublands, as indicated by the low frequency of woody materials and the dominance of morphotypes D2 and B2, derived from monocotyledonous leaves (Mustaphi & Pisaric, 2014). During the subsequent events, the relative intensity of the fires remained the same, but their frequency increased, with one fire episode every 600 - 1000 years (**Figure 4-4b**). The concentration of types A3 (punky wood and leaves), B2 and D2 were higher during the Middle Holocene, which suggests the source of the burning biomass remained outside forest-covered areas.

While humans have transformed their surroundings since their arrival to the northernmost Andes (Correal, 1989; Gnecco, 2003; Gnecco & Mora, 1997) their use of fire on the highlands appears to have been widespread only after ca. 4000 BP. Both cultural and economic incentives might explain the pattern. Increased sedentism in the CCO by ca. 5000 BP (Archila et al., 2021) precedes copious consumption of animal proteins and cultivated plants by early Andean occupants (Delgado, 2012). Such changes coincided with agricultural activities in the CCO at around 3800 BP (Gómez et al., 2007) and early Late Holocene fires in Monquentiva (**Figure 4-4b**). In contrast, archaeological evidence throughout most of the Early and Middle Holocene suggest food foraging was the primary subsistence strategy (Delgado, 2018), which potentially limited their intentional burning practices. Likewise, Mid-Holocene human presence was likely restricted as warmer and drier conditions caused demographic contractions and populations displacements of hunter-gatherer groups (Delgado, 2012). Thus, fires before ca. 4100 BP in the Monquentiva area seemed to be climate-driven and not ignited by people.

Starting at 4100 BP, there was an increase in the frequency and intensity of fires in Monquentiva. Charcoal records showed a high point at ~3800 BP followed by a subtle decline towards the present until ~440 BP when fires escalated exponentially. In addition, the concentration of morphotypes A2 (herbaceous material; up to 10.8%), B1 (wood; up to 17.09%), B3 (wood and leaves; up to 23.71%) and C4 (woody material; up to 4.80%) increased considerably (**Figure 3-10** and **Figure 3-11**). This

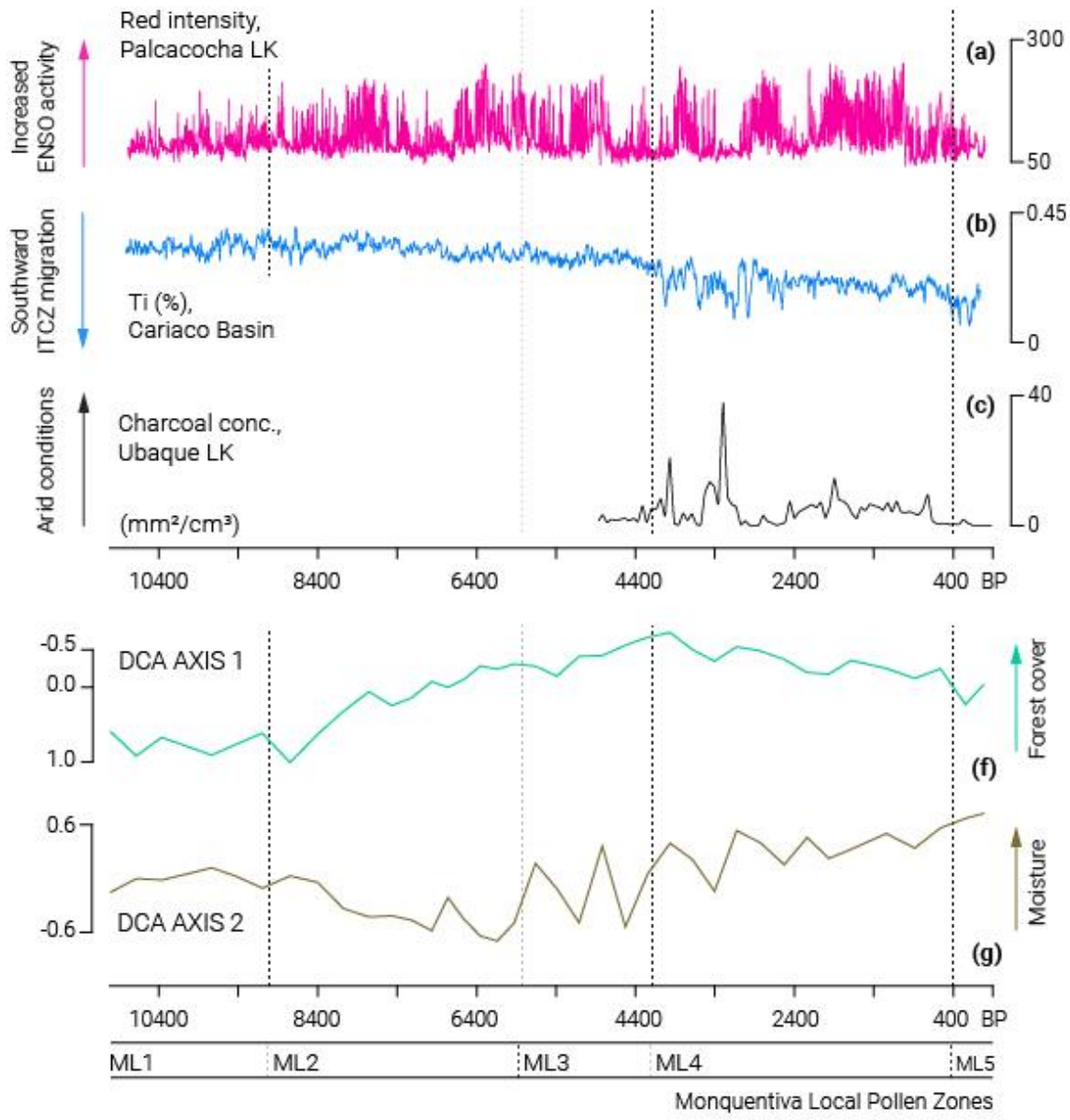
change in macroscopic charcoal morphotype suggested a shift in fuel source. The occurrence of morphotypes derived from wood and woody materials point to these fires burning the shrubby Subpáramo communities, and the arboreal taxa of the surrounding Andean forests, apart from acting over the open Páramo vegetation

More frequent and intense fires in Monquentiva during the Middle and Late Holocene might reflect the marked influence of ENSO. Fire events at higher frequencies from 7000 BP, their surge at 4100 BP, and two notable peaks at 3800 and 2400 BP in this part of the CCO coincided with regional changes in ENSO activity (Haug et al., 2001; Moy et al., 2002; Toth et al., 2012). The influence of Holocene ENSO on hydroclimatic patterns at the Northern Andes have already been detected in other parts of the eastern flank of the CCO (Bird et al., 2017), and it is believed to be a substantial control on fire activity over long temporal scales (Gagan et al., 2004). The general trend of ENSO during the Holocene were severe events at ~1500 year intervals starting at 7000 BP, followed by an increase in ENSO activity between ~4100 BP and ~1200 BP, and a subsequent reduction towards the present (Hagemans et al., 2021; Moy et al., 2002). Also, the concentration of Titanium in the sediments of the Cariaco Basin (Haug et al., 2001) indicated an increase in runoff variability after 3800 - 2800 BP. This is thought to be linked to an extreme southward migration of the ITCZ due to the warming of sea surface temperatures of Eastern Pacific waters in response to more frequent ENSO events (Haug et al., 2001).

Although a climate-driven origin of the Late Holocene fires is plausible, anthropic fire manipulation could better explain the presence of local fires in Monquentiva as human permanent residencies have been recorded in the CCO since ca. 7500 BP (Archila et al., 2021). The presence of *Rumex* from ~4100 BP in the study site could indicate the presence of degraded soils due to anthropic intervention. Likewise, the development of crops and the increase in plant consumption between 4000 and 3500 BP by early Andes occupants (van der Hammen et al., 1990) could partially explain the raise of Apiaceae and Chenopodiaceae/Amaranthaceae in the pollen record of Moquentiva around 3800 BP (**Figure 3-4** and **Figure 3-6**). Regionally, the increase in charcoal concentration and the presence of *Zea mays* in the Pantano de Vargas (~2500 m; Gómez et al., 2007) suggested pre-Hispanic societies established crops and used fire on a regular basis in the CCO after 3800 BP. Although no maize pollen grains were found in Monquentiva, their non-appearance cannot be used as an indicator of absence of humans in this section of the CCO. Instead, its absence might be the result of the poor stratigraphical representation derived from short pollen dispersal distances of corn (Taylor et al., 2013). Even more, no maize grains could also exemplify the highly mobile nature of

early human groups (Rothhammer & Dillehay, 2009) and the possibility they likely had of reaching lower zones with better climatic conditions to stock up on this resource (Langebaek, 2019).

Figure 4-3: Climatic history of Monquentiva in terms of fire activity and environmental gradients. (a) Red Intensity variation from Palcacocha Lake (Moy et al., 2002). (b) Ti (%) values from Cariaco Basin (Haug et al., 2001). (c) Charcoal concentration from Ubaque Lake (Bird et al., 2017). (f) Interpreted DCA Axis 1 (Forest cover). (g) Interpreted DCA Axis (Moisture gradient).



Whether Holocene fires in Monquentiva had a natural origin or were induced by people could not be resolved solely from the charcoal record. Instead, the use of multiple sources of information (i.e., pollen, sediments characteristics) allowed for a good explanation of the increased fire activity

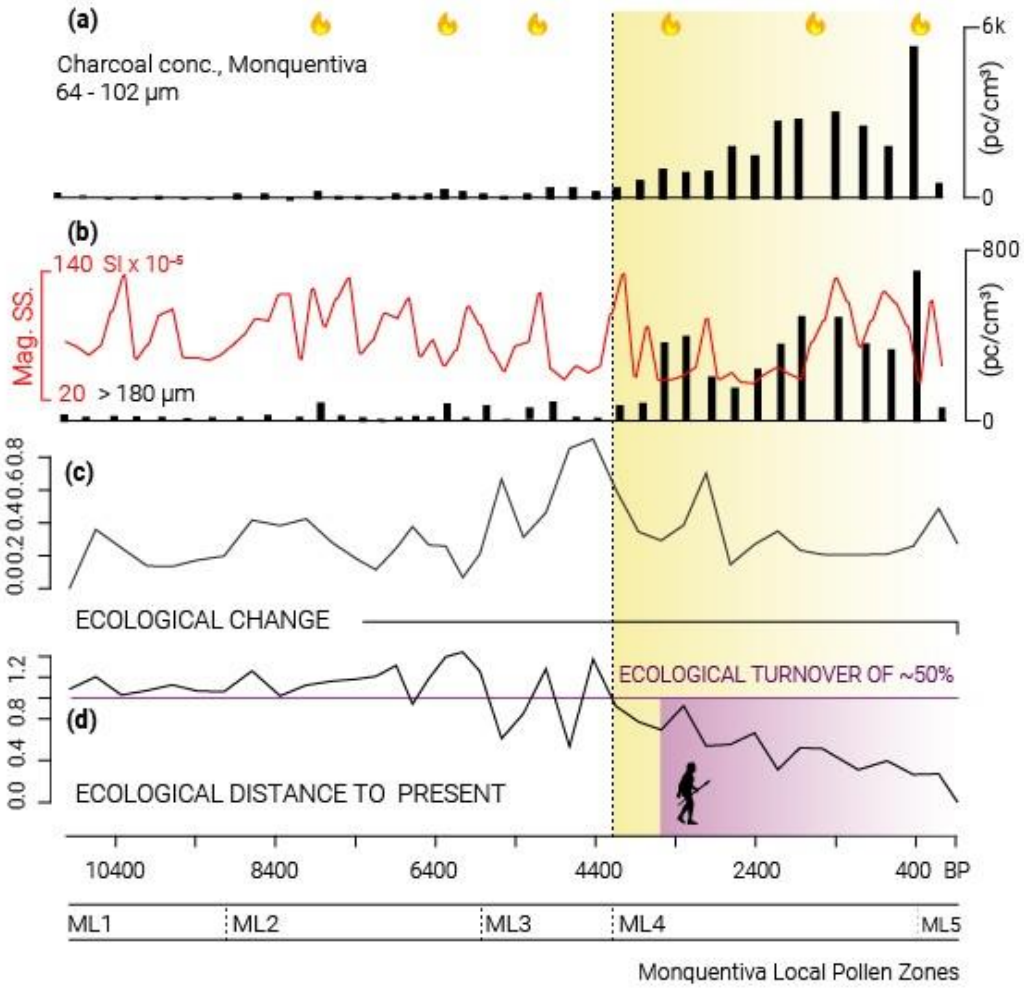
recorded after 4100 BP: The dry conditions of the Middle Holocene reduced the water levels at the eastern flank of the CCO, allowing the expansion of Subpáramo vegetation after ~5700 BP (see **Figure 4-1**). This episode of drier conditions was enough to change the composition of plant communities, favouring the development of the open vegetation that today lies above the upper forest limit. This open vegetation is better adapted to dry conditions and known today to be fire-prone (Horn & Kappelle, 2009; Ramsay, 2014). Thus, fuel availability likely increased around Monquentiva. Such climatic conditioning continued long after ~4100 BP when ENSO activity increased (Gomez et al., 2004; Haug et al., 2001; Moy et al., 2002) enhancing drought and ultimately fire activity. From ~4100 BP onwards, the human presence (*Rumex*) and then the intensification of human activities (*Dodonaea* at 3800 BP), resulted in widespread fires. The coupled climate-human influence continued throughout the Late Holocene and reached a high point at around 440 BP, likely related to the arrival of European expeditions to South American territories (Etter & van Wyngaarden, 2000). Thus, increased drought due to the intensification of ENSO appears to have been the first conditioning factor causing fires at 4100 BP, and human intervention probably served as a local fires' amplifier after 3800 BP.

4.3 Ecological novelty in Monquentiva

According to the ecological turnover between consecutive samples, the largest change in the vegetation record came after ca. 5400 BP (**Figure 4-4c**). The ecological distances of up to ~0.9 standard deviations (SD) from ca. 5400 BP indicated the temporary establishment of plant communities with a species turnover close to 50%. These highly variable communities were likely the result of individualistic responses of pollen taxa to the Mid-Holocene changing environmental conditions. As climate shifted and fire occurred more frequently, rearrangement of species promoted their co-occurrence at different proportions as novel communities (Williams & Jackson, 2007). The Mid-Holocene novel communities of Monquentiva were characterised by high abundance of Asteraceae and *Weinmannia*, and the lowest values of Poaceae and *Valeriana* (**Figure 3-4** and **Figure 3-5**). This episode seemed to represent well regional Mid-Holocene rapid rates of change in

the forest composition (Urrego et al., 2010) and extreme dry phases in the High Central Andes (Baker et al., 2001).

Figure 4-4: Environmental history of Monquentiva. **(a)** Regional fire signal. Fire icons indicate most evident fire events. **(b)** Local fire signal. Magnetic susceptibility readings (Mag. SS.) in red. **(c)** Euclidean distances between consecutives samples as a metric for ecological change from the DCA ordination. Units are standard deviations (SD). **(d)** Euclidean distance between the most recent sample and all the others as a metric for ecological novelty (yellowish shade). Human shape indicates extended anthropogenic intervention (purplish shade). Local pollen zones (ML) at the bottom panel.



The last 4000 years were marked by the return of relatively stable ecological conditions, as indicated by low ecological distances between consecutive pollen assemblages (**Figure 4-4c**). These low-varying DCA values suggested plant communities may have adapted to more frequent fires and human presence. The ecological distance between the most recent sample and all the others suggested that plant communities that exist today in Monquentiva are novel (**Figure 4-4d**).

Compositionally, these communities formed in this part of the CCO only after a marked unstable period between around 7000 and 5000 BP when ecological distances reached up to 1.4 SD. This 2000-year period might represented the occurrence of the shifting conditions needed for the emergence of current ecological communities and a prelude of what has been called an “alternative stable state” (Scheffer et al., 2001) that has lasted in Monquentiva until today.

Under current conditions of climate destabilisation, long-term ecological responsiveness to external changes such as those described for the Monquentiva area demand urgent actions. The increased likelihood of a more frequent and intense ecological turnover in the coming decades seems imminent as uncontrolled human-induced changes are now widespread in regions of high biological diversity and complexity. Current land-use changes in the tropical Andes (Etter et al., 2008; Rodríguez Eraso et al., 2013), fragmentation of the Amazonian forests (Armenteras et al., 2017), uncontrolled fires (Armenteras et al., 2019), and other alarming dynamics will surely prompt instability as it has been registered for the Middle Holocene if no concrete management actions are taken. Conservation efforts must therefore include explicit management strategies (e.g., fire control and prevention, ecosystem services supply, etc.) that consider the complexities of Andean ecosystems, thus promoting their survival and the maintenance of their associated cultural heritage.

5. Conclusions

The use of multiple sources of information including pollen, charcoal and physical sedimentology allowed for rigorous inferences about the environmental history of the Pantano de Monquentiva. Monquentiva, at ca. 3.000 m.a.s.l. on the eastern flank of the Colombian Cordillera Oriental, provided new evidence about species rearrangement and the emergence of novel communities as a result of the interplay between climate, fire and human presence throughout the Holocene.

The moisture received on the eastern flank of the Colombian Cordillera Oriental during the Early Holocene was enough to keep high water bodies. In the central regions of this mountain range, humidity was lower, demonstrating the spatial heterogeneity of environmental conditions on this part of the Andes and the importance of climate patterns on the composition of Andean plant communities over long temporal scales. The Mid-Holocene drier and warmer conditions coincided with compositional changes of local vegetation and the development of a wetland area in Monquentiva. At the end of the Middle Holocene, the rapid expansion of the High Andean Forest and the Subpáramo at the expense of the Páramo caused a compositional change in the vegetation that produced the most marked ecological instability of the Holocene in this region. This period of ecological variability in Monquentiva was consistent with a higher frequency of ENSO and increased fire activity, suggesting causality. Starting at the Late Holocene, more frequent and intense fires and ENSO events were related to the emergence of novel plant communities with a composition that has remained until today.

Changes in the charcoal record can be interpreted as changes in the fire activity around Monquentiva, but its origin (i.e., natural vs. anthropic) cannot be fully discerned. Fire has been a decisive ecological factor during most of the Holocene epoch, but its importance is much more noticeable since 4100 BP. Fire is perhaps one of the most important ecological factors in the conformation of current plant communities. Although human occupation appears to be coeval with the intensification of the fires, a ~300-year lag between increased charcoal concentrations and clear human indicators in the pollen

record suggest that human fires accelerated the ecological change that had begun millennia earlier, due to the intensification of ENSO events. At around ~440 BP, fire episodes on the Pantano de Monquentiva peaked, which might be related to the cultural interaction and land use changes that resulted from the interplay between pre-Hispanic communities and European explorers.

References

Aceituno, F. J., Loaiza, N., Delgado-Burbano, M. E., & Barrientos, G. (2013). The initial human settlement of Northwest South America during the Pleistocene/Holocene transition: Synthesis and perspectives. *Quaternary International*, *301*, 23–33. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.05.017

Archibald, S., Lehmann, C. E. R., Belcher, C. M., Bond, W. J., Bradstock, R. A., Daniau, A. L., Dexter, K. G., Forrestel, E. J., Greve, M., He, T., Higgins, S. I., Hoffmann, W. A., Lamont, B. B., McGlinn, D. J., Moncrieff, G. R., Osborne, C. P., Pausas, J. G., Price, O., Ripley, B. S., … Zanne, A. E. (2018). Biological and geophysical feedbacks with fire in the Earth system. *Environmental Research Letters*, *13*(3). https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa9ead

Archila, S., Groot, A. M., Ospina, J. P., Mejía, M., & Zorro, C. (2021). Dwelling the hill: Traces of increasing sedentism in hunter-gatherers societies at Checua site, Colombia (9500-5052 cal BP). *Quaternary International*, *578*(18), 102–119. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.07.040

Armenteras, D., Schneider, L., & Dávalos, L. M. (2019). Fires in protected areas reveal unforeseen costs of Colombian peace. *Nature Ecology & Evolution*, *3*(1), 20–23. https://doi.org/10.1038/s41559-018-0727-8

Armenteras, D., Sebastian Barreto, J., Tabor, K., Molowny-Horas, R., & Retana, J. (2017). Changing patterns of fire occurrence in proximity to forest edges, roads and rivers between NW Amazonian countries. *Biogeosciences*, *14*(11), 2755–2765. https://doi.org/10.5194/bg-14-2755-2017

Avella-M, A., Torres-R, S., Gómez-A, W., & Pardo-P, M. (2014). Los páramos y bosques altoandinos del pantano de Monquentiva o pantano de Martos (Guatavita, Cundinamarca, Colombia): caracterización ecológica y estado de conservación. *Biota Colombiana*, *15*(1), 3–39.

Baker, P. A., Seltzer, G. O., Fritz, S. C., Dunbar, R., Grove, M., Tapia, P. M., Cross, S., Rowe, H., & Broda, J. (2001). The History of South American Tropical Precipitation for the Past 25,000 Years. *Science*, *291*(5504), 640–643. https://doi.org/10.1126/science.291.5504.640

Barthlott, W., Rafiqpoor, D., Kier, G., & Kreft, H. (2005). Global Centers of Vascular Plant Diversity. *Nova Acta Leopoldina*, *92*(342), 61–83.

Bennett, K. D., & Willis, K. J. (2001). Pollen. In J. P. Smol, H. J. B. Birks, & W. M. Last (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators.* (Vol. 3, pp. 5–32). Kluwer Academic Publishers.

Bernal, R., Gradstein, S. R., & Celis, M. (2015). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/en/

Berrío, J. C., Hooghiemstra, H., Marchant, R., & Rangel, O. (2002). Late-glacial and Holocene history of the dry forest area in the south. *Journal of Quaternary Science*, *17*(7), 667–682. https://doi.org/10.1002/jqs.701

Bird, B. W., Rudloff, O., Escobar, J., Gilhooly, W. P., Correa-Metrio, A., Vélez, M., & Polissar, P. J. (2017). Paleoclimate support for a persistent dry island effect in the Colombian Andes during the last 4700 years. *The Holocene*, *28*(2), 217–228. https://doi.org/10.1177/0959683617721324

Birks, H. J. B., & Birks, H. H. (1980). *Quaternary Palaeoecology*. The Blackburn Press.

Blaauw, M. (2010). Methods and code for "classical" age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology*, *5*(5), 512–518. https://doi.org/10.1016/j.quageo.2010.01.002

Blaauw, M., & Christeny, J. A. (2011). Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis*, *6*(3), 457–474. https://doi.org/10.1214/11-BA618

Bogotá-A, R. G. (2011). *Pleistocene Centennial-scale vegetation, environmental and climatic change in the Colombian Andes: based on biotic and abiotic analyss from Lake Fúquene sediments*. Universiteit van Amsterdam.

Bogotá-A, R. G., Groot, M. H. M., Hooghiemstra, H., Lourens, L. J., Linden, M. Van Der, & Berrio, J. C. (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), 3321–3337. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.08.003

Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). *Fire as a global ' herbivore ': the ecology and evolution of flammable ecosystems*. *20*(7). https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025

Boom, A., Marchant, R., Hooghiemstra, H., & Sinninghe Damsté, J. S. (2002). CO2- and temperature-controlled altitudinal shifts of C4- and C3-dominated grasslands allow reconstruction of palaeoatmospheric pCO2. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *177*(1–2), 151–168. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00357-1

Bush, M. B. (2002). Distributional change and conservation on the Andean flank: A palaeoecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, *11*(6), 463–473. https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00305.x

CAR. (2007). *Elaboración del Diagnostico, Prospectiva y Formulación Cuenca Hidrográfica del Río Gacheta Subcuenca Río Monquentiva*.

CAR. (2011). *Estudios básicos para establecer la factibilidad de declarar el Páramo de Monquentiva (Municipio de Guatavita) como nueva área natural protegida*.

Cardale, M. (1987). En busca de los primeros agricultores del altiplano cundiboyacense. *Maguaré*, *5*, 6.

Cincotta, R. P., Wisnewski, J., & Engelman, R. (2000). Human population in the biodiversity hotspots. *Nature*, *404*(6781), 990–992. https://doi.org/10.1038/35010105

Clark, J. S. (1988). Particle motion and the theory of charcoal analysis: Source area, transport, deposition, and sampling. *Quaternary Research*, *30*(1), 67–80. https://doi.org/10.1016/0033-5894(88)90088-9

Clark, J. S., & Hussey, T. C. (1996). Estimating the mass flux of charcoal from sedimentary records: Effects of particle size, morphology, and orientation. *Holocene*, *6*(2), 129–144. https://doi.org/10.1177/095968369600600201

Clark, J. S., Lynch, J., Stocks, B. J., & Goldammer, J. G. (1998). Relationships between charcoal particles in air and sediments in west-central Siberia. *Holocene*, *8*(1), 19–29. https://doi.org/10.1191/095968398672501165

Colinvaux, P., De Oliveira, P. E., & Moreno, E. (1999). *Amazon Pollen manual and Atlas* (1er ed.). Harwood Academic Publishers.

CONDESAN. (2012). *20 years of sustainable mountain development in the Andes - from Rio 1992 to 2012 and beyond-* (C. Devenish & C. Gianella (Eds.)). http://www.mountainpartnership.org/publications/publication-detail/en/c/170308/

Correa-Metrio, A., Dechnik, Y., Lozano-García, S., & Caballero, M. (2014). Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological changes from fossil data sets. *Boletin de La Sociedad Geologica Mexicana*, *66*(1), 135–143. https://doi.org/10.18268/BSGM2014v66n1a10

Correal, G. (1989). Aguazuque: evidencias de cazadores, recolectores y plantadores en la altiplanicie de la Cordillera Oriental. *Fundacion de Investigaciones Arqueologicas Nacionales. Banco de La República.*, 271.

Correal, G., van der Hammen, T., & Hurt, W. (1976). La ecología y tecnología de los abrigos rocosos en El Abra, Sabana de Bogotá, Colombia. *Boletín de La Sociedad Geográfica Colombiana*, *XXX*(109), 76–99.

Correal, G., Van der Hammen, T., & Lerman, J. C. (1969). Artefactos líticos de abrigos rocosos en: el Abra Colombia: Informe preliminar. In *Revista Colombiana de Antropología* (pp. 11–46).

Corredor, V. E., & Terraza, R. (2015). Geología de la Plancha 228 Bogotá Noreste. In *Memoria técnica*.

Cronk, J. K., & Fennessy, M. S. (2001). Wetland Plants: Biology and Ecology. In *Delta* (1st ed.). CRC Press.

Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Parte I. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, *40*, 221–264. https://doi.org/10.18257/raccefyn.570

Delcourt, H. R., Delcourt, P. A., & Webb III, T. (1983). Dynamic Plant Ecology: The Spectrum of Vegetational Change in Space and Time. *Quaternary Science Reviews*, *1*, 153–175.

Delgado, M. (2012). Mid and Late Holocene population changes at the Sabana de Bogotá (Northern South America) inferred from skeletal morphology and radiocarbon chronology.

Quaternary International, *256*, 2–11. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.10.035

Delgado, M. (2018). Stable isotope evidence for dietary and cultural change over the Holocene at the Sabana de Bogotá region, Northern South America. *Archaeological and Anthropological Sciences*, *10*(4), 817–832. https://doi.org/10.1007/s12520-016-0403-3

Etter, Andres, McAlpine, C., & Possingham, H. (2008). Historical Patterns and Drivers of Landscape Change in Colombia Since 1500: A Regionalized Spatial Approach. *Annals of the Association of American Geographers*, *98*(1), 2–23. https://doi.org/10.1080/00045600701733911

Etter, Andrés, & van Wyngaarden, W. (2000). Patterns of Landscape Transformation in Colombia, with Emphasis in the Andean Region. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, *29*(7), 432–439. https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.7.432

Faegri, K., & Iversen, J. (1964). *Textbook of Pollen Analysis* (Segunda Ed). Hafner Publishing Co.

Flantua, S. G. A., O'Dea, A., Onstein, R. E., Giraldo, C., & Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, *46*(8), 1808–1825. https://doi.org/10.1111/jbi.13607

Gagan, M. K., Hendy, E. J., Haberle, S. G., & Hantoro, W. S. (2004). Post-glacial evolution of the Indo-Pacific Warm Pool and El Niño-Southern oscillation. *Quaternary International*, *118–119*, 127–143. https://doi.org/10.1016/S1040-6182(03)00134-4

Gardner, J. J., & Whitlock, C. (2001). Charcoal accumulation following a recent fire in the Cascade Range, northwestern USA, and its relevance for fire-history studies. *Holocene*, *11*(5), 541–549. https://doi.org/10.1191/095968301680223495

Gedye, S. J., Jones, R. T., Tinner, W., Ammann, B., & Oldfield, F. (2000). The use of mineral magnetism in the reconstruction of fire history: A case study from Lago di Origlio, Swiss Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *164*(1–4), 101–110. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00178-4

Gentry, A. H. (1992). Tropical Forest Biodiversity: Distributional Patterns and Their Conservational Significance. *Oikos*, *63*(1), 19. https://doi.org/10.2307/3545512

Gnecco, C. (2003). Against ecological reductionism: Late Pleistocene hunter-gatherers in the tropical forests of northern South America. *Quaternary International*, *109–110*, 13–21. https://doi.org/10.1016/S1040-6182(02)00199-4

Gnecco, C., & Mora, S. (1997). Late Pleistocene/early Holocene tropical forest occupations at San Isidro and Peña Roja, Colombia. *Antiquity*, *71*(273), 683–690. https://doi.org/10.1017/S0003598X00085409

Gómez, A., Berrío, J. C., Hooghiemstra, H., Becerra, M., & Marchant, R. (2007). A Holocene pollen record of vegetation change and human impact from Pantano de Vargas, an intra-Andean basin of Duitama, Colombia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *145*(1–2), 143–157. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.10.002

Gomez, B., Carter, L., Trustrum, N. A., Palmer, A. S., & Roberts, A. P. (2004). El Nino-Southern Oscillation signal associated with middle Holocene climate change in intercorrelated terrestrial and marine sediment cores, North Island, New Zealand. *Geology*, *32*(8), 653–656.

https://doi.org/10.1130/G20720.1

González-Carranza, Z., Hooghiemstra, H., & Vélez, M. I. (2012). Major altitudinal shifts in Andean vegetation on the Amazonian flank show temporary loss of biota in the Holocene. *Holocene*, *22*(11), 1227–1241. https://doi.org/10.1177/0959683612451183

Gornitz, V. (Ed.). (2008). *Encyclopedia of paleoclimatology and Ancient Environments*. Springer.

Grimm, E. C. (1987). CONISS : A FORTRAN 77 PROGRAM FOR STRATIGRAPHICALLY CONSTRAINED CLUSTER ANALYSIS BY THE METHOD OF INCREMENTAL SUM OF SQUARES *. *Computers & Geosciences*, *13*(I), 13–35. https://doi.org/10.1016/0098-3004(87)90022-7

Groot, M. H. M., Bogotá, R. G., Lourens, L. J., Hooghiemstra, H., Vriend, M., Berrio, J. C., Tuenter, E., Van Der Plicht, J., Van Geel, B., Ziegler, M., Weber, S. L., Betancourt, A., Contreras, L., Gaviria, S., Giraldo, C., González, N., Jansen, J. H. F., Konert, M., Ortega, D., … Westerhoff, W. (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. https://doi.org/10.5194/cp-7-299-2011

Hagemans, K., Nooren, K., de Haas, T., Córdova, M., Hennekam, R., Stekelenburg, M. C. A., Rodbell, D. T., Middelkoop, H., & Donders, T. H. (2021). Patterns of alluvial deposition in Andean lake consistent with ENSO trigger. *Quaternary Science Reviews*, *259*. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.106900

Hagemans, K., Tóth, C. D., Ormaza, M., Gosling, W. D., Urrego, D. H., León-Yánez, S., Wagner-Cremer, F., & Donders, T. H. (2019). Modern pollen-vegetation relationships along a steep temperature gradient in the tropical andes of Ecuador. *Quaternary Research (United States)*, *92*(1), 1–13. https://doi.org/10.1017/qua.2019.4

Haug, G. H., Hughen, K. A., Sigman, D. M., Peterson, L. C., & Röhl, U. (2001). Southward migration of the intertropical convergence zone through the holocene. *Science*, *293*(5533), 1304–1308. https://doi.org/10.1126/science.1059725

Hill, M. O., & Gauch, H. G. J. (1980). Detrended Correspondence Analysis : An Improved Ordination Technique. *Vegetatio*, *42*(1), 47–58. https://doi.org/10.2307/20145789

Hooghiemstra, H. (2006). Immigration of Oak into Northern South America: a Paleo-Ecological Document. In *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (Vol. 185, pp. 17–28). https://doi.org/10.1007/3-540-28909-7_2

Hooghiemstra, Henry. (1984). *Vegetation and climatic history of the High Plain of Bogotá: A continuous record of the last 3.5 million years* (J. Cramer Vaduz (Ed.)). Dissertationes Botanicae, Vol. 79.

Hooghiemstra, Henry, & Flantua, S. G. A. (2019). *Colombia in the Quaternary: An Overview of Environmental and Climatic Change*. *4*(September).

Hooghiemstra, Henry, & van der Hammen, T. (1993). Late quaternary vegetation history and paleoecology of Laguna Pedro Palo (subandean forest belt, Eastern Cordillera, Colombia). *Review of Palaeobotany and Palynology*, *77*(3–4), 235–262. https://doi.org/10.1016/0034-

6667(93)90006-G

Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., & Antonelli, A. (2010). Amazonia Through Time : Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, *330*(November), 927–931.

Horn, S. P., & Kappelle, M. (2009). Fire in the páramo ecosystems of Central and South America. In *Tropical Fire Ecology* (1st ed., Issue January, pp. 505–539). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8_18

IAvH. (2012). Informe técnico de avance. In *Formulación de un sistema de monitoreo participativo del Pantano de Martos*.

Iglesias, V., Yospin, G. I., & Whitlock, C. (2015). Reconstruction of fire regimes through integrated Paleoecological proxy data and ecological modeling. *Frontiers in Plant Science*, *5*(JAN), 1–12. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00785

J.Martin, G. (2005). The Age of Exploration. In *All possible Worlds* (Fourth, p. 537). Oxford University Press.

Josse, C., Cuesta, F., Barrena, V., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., Ferreira, W., Peralvo, M., Saito, J., & Tovar, A. (2009). *Ecosistemas de los del Norte y Andes Centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN-Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTA-UNALM,ICAE-ULA, CDC-UNALM, RUMBOL SRL.

Juggins, S. (2007). C2 user guide: Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualization. *University of Newcastle, Newcastle upon Tyne, UK*, 1–73. http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:C2+Software+for+ecological+and+palaeoecological+data+analysis+and+visualisation#0

Kershaw, A. (1997). A modification of the Troels-Smith system of sediment description and portrayal. *Quaternary Australasia*, *15*(2), 63–68. http://giantsstudio.com/aqua1/wp-content/uploads/2012/06/QA_Vol-15_No-2_1997.pdf#page=66

Krassilov, V. a. (2003). *Terrestrial Paleoecology and Global Ghange*. Pensoft.

Krukowski, S. T. (1988). Sodium metatungstate: a new heavy-mineral separation medium for the extraction of conodonts from insoluble residues. *Journal of Paleontology*, *62*(2), 314–316. https://doi.org/10.1017/S0022336000030018

Kuhry, P., Hooghiemstra, H., van Geel, B., & van der Hammen, T. (1993). The El Abra stadlal in the Eastern Cordillera of Colombia (South America). *Quaternary Science Reviews*, *12*(5), 333–343. https://doi.org/10.1016/0277-3791(93)90041-J

Langebaek, C. H. (2019). *Los Muiscas: la historia milenaria de un pueblo chibcha* (Primera). Penguin Random House Grupo Editorial S.A.S.

Last, W. M., & Smol, J. P. (2002). Tracking Environmental Change Using Lake Sediments Volume 1: Basin Analysis, Coring, and Chronological Techniques. In *Developments in*

Paleoenvironmental Research (Vol. 1). Kluwer Academic Publishers. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5725-0_3

Maher, B. A. (1998). Magnetic properties of modern soils and quaternary loessic paleosols: Paleoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *137*(1–2), 25–54. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(97)00103-X

Maher, B. A., & Thompson, R. (Eds.). (1999). *Quaternary Climates, Environments and Magnetism*. Cambridge University Press. http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2011.03.003%0Ahttps://doi.org/10.1016/j.gr.2017.08.001%0Ahttp://dx.doi.org/10.1016/j.precamres.2014.12.018%0Ahttp://dx.doi.org/10.1016/j.precamres.2011.08.005%0Ahttp://dx.doi.org/10.1080/00206814.2014.902757%0Ahttp://dx.

Marchant, R., Behling, H., Berrio, J. C., Cleef, A., Duivenvoorden, J., Hooghiemstra, H., Kuhry, P., Melief, B., Geel, B. Van, Hammen, T. Van der, Reenen, G. Van, & Wille, M. (2001). Mid- to Late-Holocene pollen-based biome reconstructions for Colombia. *Quaternary Science Reviews*, *20*(12), 1289–1308. https://doi.org/10.1016/S0277-3791(00)00182-7

Markgraf, V. (1980). Pollen dispersal in a mountain area. *Grana*, *19*(2), 127–146. https://doi.org/10.1080/00173138009424995

Markgraf, V. (1993). Younger Dryas in southernmost south America — An update. *Quaternary Science Reviews*, *12*(5), 351–355. https://doi.org/10.1016/0277-3791(93)90043-L

Martin, L., Bertaux, J., Corrège, T., Ledru, M. P., Mourguiart, P., Sifeddine, A., Soubiès, F., Wirrmann, D., Suguio, K., & Turcq, B. (1997). Astronomical forcing of contrasting rainfall changes in tropical South America between 12,400 and 8800 cal yr B.P. *Quaternary Research*, *47*(1), 117–122. https://doi.org/10.1006/qres.1996.1866

Millspaugh, S. H., & Whitlock, C. (1995). A 750-year fire history based on lake sediment records in central Yellowstone National Park, USA. *Holocene*, *5*(3), 283–292. https://doi.org/10.1177/095968369500500303

Moore, P. D. (1989). The ecology of peat-forming processes: a review. *International Journal of Coal Geology*, *12*, 89–103.

Mora, A., Parra, M., Strecker, M. R., Sobel, E. R., Hooghiemstra, H., Torres, V., & Jaramillo, J. V. (2008). Climatic forcing of asymmetric orogenic evolution in the Eastern Cordillera of Colombia. *Bulletin of the Geological Society of America*, *120*(7–8), 930–949. https://doi.org/10.1130/B26186.1

Moy, C. M., Seltzer, G. O., Rodbell, D. T., & Anderson, D. M. (2002). Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. *Nature*, *420*(6912), 162–165. https://doi.org/10.1038/nature01194

Muñoz, P., Gorin, G., Parra, N., Velásquez, C., Lemus, D., Monsalve, M. C., & Jojoa, M. (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*, 159–178. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.11.021

Mustaphi, C. J. C., & Pisaric, M. F. J. (2014). A classification for macroscopic charcoal

morphologies found in Holocene lacustrine sediments. *Progress in Physical Geography*, *38*(6), 734–754. https://doi.org/10.1177/0309133314548886

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, *403*(6772), 853–858. https://doi.org/10.1038/35002501

Ohlson, M., & Tryterud, E. (2000). Interpretation of the charcoal record in forest soils: Forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *Holocene*, *10*(4), 519–525. https://doi.org/10.1191/095968300667442551

Olivera-Moscol, M., Duivenvoorden, J. F., & Hooghiemstra, H. (2009). Pollen rain and pollen representation across a forest-páramo ecotone in northern Ecuador. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *157*(3–4), 285–300. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.05.008

Pabón, J. D., Eslava, J. A., & Gómez, R. E. (2001). Generalidades de la distribución espacial y temporal de la temperatura del aire y de la precipitación en Colombia. *Meteorología Colombiana*, *4*, 47–59.

Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2009). A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. *BioScience*, *59*(7), 593–601. https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.10

Poveda, G., Mesa, O. J., Salazar, L. F., Arias, P. A., Moreno, H. A., Vieira, S. C., Agudelo, P. A., Toro, V. G., & Alvarez, J. F. (2005). The Diurnal Cycle of Precipitation in the Tropical Andes of Colombia. *Monthly Weather Review*, *133*(1), 228–240. https://doi.org/10.1175/MWR-2853.1

Poveda, G., Waylen, P. R., & Pulwarty, R. S. (2006). Annual and inter-annual variability of the present climate in northern South America and southern Mesoamerica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *234*(1), 3–27. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.10.031

Power, M. J., Bush, M., Behling, H., Horn, S., Mayle, F., & Urrego, D. (2010). Paleofire activity in tropical America during the last 21 ka: A regional synthesis based on sedimentary charcoal. *PAGES News*, *18*(2), 73–75. https://doi.org/10.22498/pages.18.2.73

Prentice, C. (1988). Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis. In B. Huntley & T. I. Webb (Eds.), *Vegetation history* (pp. 17–42). Kluwer Academic Publishers. https://doi.org/10.1007/978-94-009-3081-0_2

R Core Team. (2020). *A Language and Environment for Statistical Computing* (4.0.0; p. https://www.R-project.org). R Statistical Foundation for Statistical Computing. http://www.r-project.org

Rafter, T. A., & Fergusson, G. J. (1957). “Atom bomb effect” - Recent increase of carbon-14 content of the atmosphere and biosphere. *Science*, *126*(3273), 557–558. https://doi.org/10.1126/science.126.3273.557

Ramsay, P. M. (2014). Giant rosette plant morphology as an indicator of recent fire history in Andean páramo grasslands. *Ecological Indicators*, *45*, 37–44. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.003

Rangel-Ch., J. O. (2015). La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional.

Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, *39*(51), 176. https://doi.org/10.18257/raccefyn.136

Rangel-Ch, J. O., Lowy-C, P. D., & Aguilar-P, M. (1997). Distribucion de los tipos de Vegetación en las regiones. In *Colombia Diversidad Biotica II Tipos de vegetación en Colombia: Vol. II* (1st ed., pp. 383–402). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Rangel-Ch, O. (2000). La región paramuna y franja aledaña en Colombia. In O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna* (pp. 1–23).

Reimer, P. J., Austin, W. E. N., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., Butzin, M., Cheng, H., Edwards, R. L., Friedrich, M., Grootes, P. M., Guilderson, T. P., Hajdas, I., Heaton, T. J., Hogg, A. G., Hughen, K. A., Kromer, B., Manning, S. W., Muscheler, R., … Talamo, S. (2020). The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0-55 cal kBP). *Radiocarbon*, *62*(4), 725–757. https://doi.org/10.1017/RDC.2020.41

Robinson, P. J., & Handerson-Sellers, A. (1999). *Contemporary climatology* (2nd ed.). Routledge. http://dx.doi.org/10.1016/j.jsames.2011.03.003%0Ahttps://doi.org/10.1016/j.gr.2017.08.001%0Ahttp://dx.doi.org/10.1016/j.precamres.2014.12.018%0Ahttp://dx.doi.org/10.1016/j.precamres.2011.08.005%0Ahttp://dx.doi.org/10.1080/00206814.2014.902757%0Ahttp://dx.

Rodríguez Eraso, N., Armenteras-Pascual, D., & Alumbreros, J. R. (2013). Land use and land cover change in the Colombian Andes: dynamics and future scenarios. *Journal of Land Use Science*, *8*(2), 154–174. https://doi.org/10.1080/1747423X.2011.650228

Rosenbaum, J. G., Reynolds, R. L., Adam, D. P., Drexler, J., Sarna-Wojcicki, A. M., & Whitney, G. C. (1996). Record of middle Pleistocene climate change from Buck Lake, Cascade Range, southern Oregon - Evidence from sediment magnetism, trace-element geochemistry, and pollen. *Bulletin of the Geological Society of America*, *108*(10), 1328–1341. https://doi.org/10.1130/0016-7606(1996)108<1328:ROMPCC>2.3.CO;2

Rothhammer, F., & Dillehay, T. D. (2009). The late pleistocene colonization of South America: An interdisciplinary perspective. *Annals of Human Genetics*, *73*(5), 540–549. https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.2009.00537.x

Salazar, N., Meza, M. C., Espelta, J. M., & Armenteras, D. (2020). Post-fire responses of Quercus humboldtii mediated by some functional traits in the forests of the tropical Andes. *Global Ecology and Conservation*, *22*(March), e01021. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01021

Sandgren, P., & Snowball, I. (2001). Application of Mineral Magnetic Techniques to Paleolimnology. In *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods* (Vol. 2, pp. 217–237). Kluwer Academic Publishers. https://doi.org/10.1007/0-306-47670-3_8

Sarmiento, G., Gaviria, S., Hooghiemstra, H., Berrio, J. C., & Van der Hammen, T. (2008). Landscape evolution and origin of Lake Fúquene (Colombia): Tectonics , erosion and sedimentation processes during the Pleistocene. *Geomorphology*, *100*(3–4), 563–575. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2008.02.006

Saylor, J. E., Mora, A., Horton, B. K., & Nie, J. (2009). Controls on the isotopic composition of surface water and precipitation in the Northern Andes, Colombian Eastern Cordillera.

Geochimica et Cosmochimica Acta, *73*(23), 6999–7018. https://doi.org/10.1016/j.gca.2009.08.030

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, *413*(6856), 591–596. https://doi.org/10.1038/35098000

Seddon, A. W. R., Mackay, A. W., Baker, A. G., Birks, H. J. B., Breman, E., Buck, C. E., Ellis, E. C., Froyd, C. A., Gill, J. L., Gillson, L., Johnson, E. A., Jones, V. J., Juggins, S., Macias-Fauria, M., Mills, K., Morris, J. L., Nogués-Bravo, D., Punyasena, S. W., Roland, T. P., … Witkowski, A. (2014). Looking forward through the past: Identification of 50 priority research questions in palaeoecology. *Journal of Ecology*, *102*(1), 256–267. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12195

Seppä, H. (2013). Pollen Analysis, Principles. In *Encyclopedia of Quaternary Science: Second Edition* (2nd ed., Issue December 2013). Elsevier B.V. https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53643-3.00171-0

Smol, J., Birks, J., & Last, W. (Eds.). (2002). *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3. Terrestrial, Algal and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers.

Stuiver, M., & Quay, Pa. D. (1980). Changes in Atmospheric Carbon-14 Attributed to a Variable Sun. *Science*, *207*(4426), 11–19.

Taylor, Z., Horn, S., & Finkelstein, D. (2013). Maize pollen concentrations in Neotropical lake sediments as an indicator of the scale of prehistoric agriculture. *The Holocene*, *23*(1), 78–84. https://doi.org/10.1177/0959683612450201

Thompson, L. G., Davis, M. E., E., M.-T., Sowers, T. A., Henderson, K. A., Zagorodnov, V. S., Lin, P. N., Mikhalenko, V. N., Campen, R. K., Bolzan, J. F., Cole-Dai, J., & Francou, B. (1998). A 25,000-Year Tropical Climate History from Bolivian Ice Cores. *Science*, *282*(5395), 1858–1864. https://doi.org/10.1126/science.282.5395.1858

Thompson, L. G., Mosley-Thompson, E., Davis, M. E., Lin, P.-N., Henderson, K. A., Cole-Dai, J., Bolzan, J. F., & Liu, K. -b. (1995). Late Glacial Stage and Holocene Tropical Ice Core Records from Huascaran, Peru. *Science*, *269*(5220), 46–50. https://doi.org/10.1126/science.269.5220.46

Thompson, R., & Oldfield, F. (1986). *Environmental magnetism*. Allen & Unwin Ltd.

Torres, V., Vandenberghe, J., & Hooghiemstra, H. (2005). An environmental reconstruction of the sediment infill of the Bogotá basin (Colombia) during the last 3 million years from abiotic and biotic proxies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *226*(1–2), 127–148. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.05.005

Toth, L. T., Aronson, R. B., Vollmer, S. V., Hobbs, J. W., Urrego, D. H., Cheng, H., Enochs, I. C., Combosch, D. J., Van Woesik, R., & Macintyre, I. G. (2012). ENSO drove 2500-year collapse of Eastern Pacific coral reefs. *Science*, *336*(6090), 81–84. https://doi.org/10.1126/science.1221168

Traverse, A. (2007). *Paleopalynology*.

Urrego, D. H., Bush, M. B., & Silman, M. R. (2010). A long history of cloud and forest migration

from Lake Consuelo, Peru. *Quaternary Research*, *73*(2), 364–373. https://doi.org/10.1016/j.yqres.2009.10.005

Urrego, D. H., Hooghiemstra, H., Rama-Corredor, O., Martrat, B., Grimalt, J. O., Thompson, L., Bush, M. B., González-Carranza, Z., Hanselman, J., Valencia, B., & Velásquez-Ruiz, C. (2016). Millennial-scale vegetation changes in the tropical Andes using ecological grouping and ordination methods. *Climate of the Past*, *12*(3), 697–711. https://doi.org/10.5194/cp-12-697-2016

van't Veer, R., Islebe, G. A., & Hooghiemstra, H. (2000). Climatic change during the Younger Dryas chron in northern South America: A test of the evidence. *Quaternary Science Reviews*, *19*(17–18), 1821–1835. https://doi.org/10.1016/S0277-3791(00)00093-7

Van Boxel, J. H., González-Carranza, Z., Hooghiemstra, H., Bierkens, M., & Vélez, M. I. (2014). Reconstructing past precipitation from lake levels and inverse modelling for Andean Lake La Cocha. *Journal of Paleolimnology*, *51*(1), 63–77. https://doi.org/10.1007/s10933-013-9755-1

van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene Changes of Vegetation and Climate in Tropical South America. *Journal of Biogeography*, *1*(1), 3. https://doi.org/10.2307/3038066

van der Hammen, T., Correal, G., & van Klinken, G. J. (1990). Isotopos estables y dieta del hombre prehistórico en la Sabana de Bogotá (un estudio inicial). *Boletín de Arqueología*, *5*(2), 1–10. http://publicaciones.banrepcultural.org/index.php/fian/article/view/5282%0Ahttp://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:No+Title#0

Van der Hammen, T., & González, E. (1965). A pollen diagram from "Laguna de la Herrera" (Sabana de Bogotá). *Leidse Geologische Mededelingen*, *32*, 183–191.

van der Hammen, T., & Hooghiemstra, H. (1995). The El Abra stadial, a younger dryas equivalent in Colombia. *Quaternary Science Reviews*, *14*(9), 841–851. https://doi.org/10.1016/0277-3791(95)00066-6

Van Geel, B., & Van der Hammen, T. (1973). Upper quaternary vegetational and climatic sequence of the fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *14*(1), 9–92. https://doi.org/10.1016/0031-0182(73)90064-3

Velásquez, C. (1999). Atlas palinologico de la flora vascular paramuna de colombia: Angiospermae. *Colciencias*, 1–2.

Vélez, M. I., Hooghiemstra, H., Metcalfe, S., Wille, M., & Berrío, J. C. (2006). Late Glacial and Holocene environmental and climatic changes from a limnological transect through Colombia, northern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *234*(1), 81–96. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.10.020

Walker, M., Head, M. J., Berkelhammer, M., Björck, S., Cheng, H., Cwynar, L., Fisher, D., Gkinis, V., Long, A., Lowe, J., Newnham, R., Rasmussen, S. O., & Weiss, H. (2018). Formal ratification of the subdivision of the Holocene Series/ Epoch (Quaternary System/Period): Two new Global Boundary Stratotype Sections and Points (GSSPs) and three new stages/ subseries. *Episodes*, *41*(4), 213–223. https://doi.org/10.18814/epiiugs/2018/018016

Weng, C., Bush, M. B., & Chepstow-Lusty, A. J. (2004). Holocene changes of Andean alder (Alnus acuminata) in highland Ecuador and Peru. *Journal of Quaternary Science*, *19*(7), 685–691. https://doi.org/10.1002/jqs.882

Whitlock, C., & Larsen, C. (2001). Charcoal as a Fire Proxy. In J. P. Smol, H. J. B. Birks, & W. M. Last (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators* (Vol. 3, pp. 75–97). Kluwer Academic Publishers. https://doi.org/10.1007/0-306-47668-1_5

Williams, J. W., & Jackson, S. T. (2007). Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *5*(9), 475–482. https://doi.org/10.1890/070037

Williams, J. W., Jackson, S. T., & Kutzbach, J. E. (2007). Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*(14), 5738–5742. https://doi.org/10.1073/pnas.0606292104

Willis, K. J., & Birks, H. J. B. (2006). What Is Natural? The Need for a Long-Term Perspective in Biodiversity Conservation. *Science*, *314*(5803), 1261–1265. https://doi.org/10.1126/science.1122667