



Diversidad fósil en el valle de Cerrejón

Carlos Jaramillo, Edwin Cadena y Fabiany Herrera

Introducción

Los bosques neotropicales son los más diversos del planeta, poseen más de 90.000 especies de plantas, siendo la mayoría angiospermas o plantas con flor (Thomas, 1999). Cómo, cuándo y por qué se originaron estos bosques y la fauna que los habitan es aún un misterio; una gran cantidad de hipótesis han sido propuestas para explicar su gran diversidad (Gaston, 2000; Hoorn *et al.*, 2010; Jablonski, 1993; Leigh *et al.*, 2004; Leighton, 2005; Moritz *et al.*, 2000), desde considerar a los trópicos como regiones donde la extinción es mínima y las especies se van acumulando con el tiempo, hasta proponer que la alta diversidad es un fenómeno muy reciente y que ocurrió en los últimos dos millones de años como producto de las glaciaciones recientes (Haffer, 1969). Una característica prominente del bosque lluvioso neotropical es su carácter multiestratificado, es decir, compuesto por varios estratos de vegetación, con un dosel dominado por angiospermas. Cuándo y por qué esta estructura emergió es también un gran misterio, y su evolución pudo haber tenido consecuencias

drásticas en la dinámica hídrica, de nutrientes y de carbono para los ecosistemas tropicales, como lo indican algunos modelos climáticos (Boyce & Lee, 2010; Burnham & Graham, 1999; Burnham & Johnson, 2004). Esta serie de preguntas aún permanecen sin respuesta, a pesar de ser particularmente relevantes para entender el cambio climático actual.

La evolución de una especie ocurre a lo largo de grandes escalas de tiempo y por tanto, para poder entender los cambios en la diversidad, composición y estructura de las comunidades, y como estos se relacionan con cambios climáticos en el pasado se requieren herramientas que preserven la información del pasado, tales como el registro fósil. Las investigaciones paleontológicas en el Neotrópico han sido muy escasas, a pesar de que este territorio abarca una extensión casi tan grande como la de Estados Unidos y Canadá combinados. Siempre se había asumido que la falta de fósiles en el trópico era principalmente debido a que la preservación de materia orgánica es más baja que en zonas templadas. Sin

embargo, el registro fósil del Cerrejón ha demostrado que esto no es cierto, y que en el trópico la preservación de fósiles puede ser excelente.

Desde 2004, se ha adelantado un intenso programa de investigación, estudiando los restos fósiles que se han encontrado en los diversos tajos de la mina, lo que ha derivado en variadas publicaciones científicas (Anexo 1). El resultado de estos estudios indican que los fósiles, y el carbón mismo del Cerrejón, constituyen el bosque tropical más antiguo que se conoce hasta el momento en cualquier lugar del mundo (Wing *et al.*, 2009). Los fósiles indican que durante el Paleoceno, hace 60 millones de años, que es la edad de las rocas que se encuentran en el Cerrejón, el bosque era muy productivo y mantenía animales de gran tamaño, como tortugas, cocodrilos, peces y

serpientes (Bayona *et al.*, 2011; Cadena *et al.*, 2010, 2012a; Cadena *et al.*, 2012b; Hasting *et al.*, 2010; Hasting *et al.*, 2011; Head *et al.*, 2009a; Head *et al.*, 2009b). El bosque estaba además dominado por las mismas familias de plantas que dominan el trópico hoy (Carvalho *et al.*, 2011 ; Doria *et al.*, 2008; Gomez *et al.*, 2009; Herrera *et al.*, 2008; Herrera *et al.*, 2011 ; Jaramillo, 2011; Jaramillo & Cardenas, 2013; Jaramillo *et al.*, 2010; Jaramillo *et al.*, 2007; Jaramillo & Rueda, 2013; Pons, 1988; Stull *et al.*, 2012; Wing *et al.*, 2009).

Aunque el bosque fósil encontrado en el Cerrejón es muy similar a los bosques húmedos tropicales modernos, la temperatura y niveles de CO₂ en el cual vivieron no tenía condiciones como las actuales,



Mapa de ubicación de los hallazgos arqueológicos realizados en el valle del Cerrejón.



Hoja fósil de la familia Euphorbiaceae.



Hoja fosilizada de la familia Sapotaceae.



Hoja fósil de angiosperma indeterminada.

con una temperatura de $1,5^{\circ}\text{C}$ más alta y un nivel de CO_2 50% más alto que los niveles modernos (Jaramillo & Cardenas, 2013). A pesar de las altas temperaturas y niveles de CO_2 , el bosque era muy productivo, lo que podría sugerir que las plantas modernas poseen ya la variabilidad genética para soportar temperaturas y niveles de CO_2 altos, como los que estamos viviendo actualmente.

El registro fósil es útil precisamente porque permite observar las consecuencias que han tenido los cambios en las condiciones climatológicas que ha sufrido el planeta. Es imposible encapsular un bosque entero para simular el calentamiento global, pero se puede usar la historia geológica de la tierra para aprender de los experimentos naturales y entender cómo la biota ha respondido a estos cambios.

El clima

Una variedad de técnicas han sido utilizadas para determinar el paleoclima (temperatura, niveles de CO_2 y precipitación) del Cerrejón durante el Paleoceno (hace 60 millones de años). Para estimar la temperatura media anual, se utilizaron tres técnicas distintas: la primera de ellas está basada en la gigante serpiente fósil *Titanoboa*, ya que la longitud de una serpiente es directamente proporcional a la

temperatura ambiental en la cual vive, es decir, que a mayor temperatura ambiental, mayor será la longitud (Head *et al.*, 2009a; 2009b). Una segunda técnica utilizó las hojas fósiles, ya que la temperatura ambiental está directamente relacionada a la proporción de hojas con bordes enteros: una mayor presencia de hojas con borde entero o liso en un bosque, es indicio de una mayor temperatura ambiental (Peppen *et al.*, 2011 ; Wing *et al.*, 2009). Y una tercera técnica, llamada TEX_{86} , que consiste en analizar el número de anillos ciclopentanos en las membranas lipídicas del picoplancton marino Crenarchaeota, en la que un mayor número de anillos revela una mayor temperatura ambiental (Jaramillo *et al.*, 2010; Schouten *et al.*, 2007). Los estimados realizados indican una paleotemperatura media anual de $\sim 29,5^{\circ}\text{C}$ para el Cerrejón y regiones cercanas, que es $1,5\text{-}2^{\circ}\text{C}$ más caliente que la temperatura media de la región de la mina en la actualidad. El Paleoceno se caracterizó además por tener altos niveles de CO_2 ($\sim 400\text{-}450$ ppm), superiores a los niveles actuales (270 ppm en la etapa preindustrial) (Royer, 2010).

Los niveles de precipitación han sido estimados usando el método del área de las hojas (Wilf *et al.*, 1998). La cantidad de precipitación anual está directamente relacionada al tamaño de las hojas, siendo

que mayor presencia de hojas de gran tamaño indica mayor precipitación. Usando esta correlación, se estimó una precipitación para el bosque fósil del Cerrejón de ~ 4 metros anuales (Wing *et al.*, 2009), valor similar a lo observado en bosques húmedos modernos de la Amazonia y la región del Chocó. Es probable que esta alta precipitación haya sido vital para la supervivencia de los bosques bajo altas temperaturas ambientales.

La composición florística del bosque, el paleoclima del Cerrejón y las condiciones geológicas que se encontraban en la Guajira hace 60 millones de años fueron la combinación perfecta para la acumulación de incalculables cantidades de materia orgánica que dieron lugar a las vastas capas de carbón que son explotadas hoy en la región.

Dos de las grandes preguntas aún por resolver, son ¿Cuándo y por qué la región del Cerrejón se transformó del bosque lluvioso que estaba presente durante el Paleoceno a los bosques xerofíticos con bajas precipitaciones que existen en la actualidad? Es posible que este cambio tan radical del paisaje haya ocurrido hace apenas unos pocos millones de años, como lo sugieren las nuevas investigaciones que se están adelantando en la Alta Guajira, donde el registro fósil indica que la península de la Guajira tenía unos niveles de precipitación mucho mayor a los actuales hasta hace apenas unos 3-5 millones de años, y su transformación hacia ambientes mucho más secos pudo haber sido el producto del comienzo de la glaciación en el hemisferio norte hace 2,7 millones de años (Moreno *et al.*, 2013).

El bosque

La primera evidencia de plantas fósiles en la mina del Cerrejón fue reportada en 1970 a partir de algunos restos de hojas hallados en núcleos de roca. El esfuerzo de colección se ha incrementado notoriamente durante la última década, con la colección de cerca de 5.000 especímenes de plantas fósiles, que incluyen abundantes hojas, frutos, semillas, troncos, flores y polen. La preservación de los fósiles del Cerrejón es excelente, lo que ha facilitado su estudio e identificación, de hecho más de 15 artículos científicos relacionados a las plantas fósiles del Cerrejón han sido publicados en los últimos 10 años (Tabla 1). Estos estudios han permitido avanzar en el conocimiento de tres grandes tópicos: el origen y la



Hoja fósil de la familia Meliaceae.



Hoja fosilizada de ejemplar de la familia Arecaceae.

Tabla 1. Publicaciones científicas derivadas de los fósiles del Cerrejón.

- Bayona, G., Cardona, A., Jaramillo, C., Mora, A., Montes, C., Valencia, V., Ayala, C., Montenegro, O., and Ibañez, M. 2012. Early Paleogene magmatism in the northern Andes: insights on the effects of Oceanic Plateau-continent convergence. *Earth and Planetary Science Letters* 331-332: 97-111.
- Cadena, E., Bloch, J., and Jaramillo, C., 2012. New Bothremydid turtle (Testudines, Pleurodira) from the Paleocene of North-Eastern Colombia. *Journal of Paleontology* 86: 689-699.
- Cadena, E., Bloch, J., Jaramillo, C. 2010 New Podocnemidid turtle (Testudines; Pleurodira) from the middle-late Paleocene of tropical South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 367-382.
- Cadena, E., Ksepka, D.T., Jaramillo, C., Bloch, J.I. 2012 New pelomedusoid turtles (Testudines, Panpleurodira) from the late Palaeocene Cerrejón Formation of Colombia and implications for phylogeny and body size evolution. *Journal of Systematic Paleontology* 10: 313-331.
- Carvajal-Ortiz, H., Mora, G., and Jaramillo, C. 2009 A molecular evaluation of bulk organic carbon isotope chemotratigraphy for terrestrial correlations: an example from two Paleocene-Eocene tropical sequences. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 277: 173-183.
- Carvalho, M., Herrera, F., Jaramillo, C., Wing, S., and Callejas, R. 2011 Paleocene Malvaceae from northern South America and their biogeographical implications. *American Journal of Botany* 98: 1337-1355.
- Cernusak, L. A., Winter, K., Dalling, J. W., Holtum, J. A. M., Jaramillo, C., Körner, C., Leakey, A. D. B., Norby, R. J., Poulter, B., Turner, B. L., and Wright, S. J., 2013, Tropical forest responses to increasing atmospheric CO₂: current knowledge and opportunities for future research: *Functional Plant Biology* v. 40, p. 531-551.
- Doria, G., Jaramillo, C., and Herrera, F. 2008 Menispermaceae from the Cerrejón formation, middle to late Paleocene. *American Journal of Botany* 95: 954-973.
- Feild, T.S., Brodribb, T.J., Iglesias, A., Chatelet, D.S., Baresh, A., Upchurch, G.R., Gomez, B., Mohr, B.A.R., Coiffard, C., Kvaček, J., and Jaramillo, C. 2011 Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution. *PNAS* 108: 8363-8366.
- Gómez, N., Jaramillo, C., Herrera, F., Wing, S.L., and Callejas, R. Palms (Arecaceae) from a Paleocene rainforest of northern Colombia. 2009 *American Journal of Botany*, 96: 1300-1312.
- Hasting, A., Bloch, J., and Jaramillo, C. 2011 A new longirostrine dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of north-eastern Colombia: biogeographic and behavioral implications for New World Dyrosauridae. *Palaeontology* 54: 1095-1116.
- Hasting, A., Bloch, J., Cadena, E., and Jaramillo, C. 2010. A new small short-snouted Dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of northeastern Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 139-162.
- Hasting, A., Bloch, J., Cadena, E., and Jaramillo, C., 2010, A new small short-snouted Dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of northeastern Colombia: *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 30, p. 139-162.
- Head, J., Bloch, J., Hasting, A., Bourque, J., Cadena, E., Herrera, F., Polly, P.D., and Jaramillo, C. 2009, Reply. *Nature* 460: E4-E5, doi:10.1038/nature08225.
- Head, J., Bloch, J., Hasting, A., Bourque, J., Cadena, E., Herrera, F., Polly, P.D., and Jaramillo, C. 2009 Giant Boine Snake From A Paleocene Neotropical Rainforest Indicates Hotter Past Equatorial Temperatures. *Nature* 457: 715-718.
- Herrera, F., Jaramillo, C., Dilcher, D., Wing, S.L., Gomez, C. 2008 Fossil Araceae from a Paleocene neotropical rainforest in Colombia. *American Journal of Botany*, 95: 1569-1583.
- Herrera, F., Manchester, S.R., Hoot, S.B., Wefferling, K. Carvalho, M. and Jaramillo, C. 2011 Phytogeographic Implications of fossil endocarps of Menispermaceae from the Paleocene of Colombia. *American Journal of Botany* 98: 2004-2017.

Tabla 1. Continuación.

- Hoorn, C., Wesselingh, F., Steege, H.t., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J.G., Stadler, T., Sarkinen, T., and Antonelli, A., 2011, Origins of Biodiversity, Response: Science 331: 399-400.
- Hoorn, C., Wesselingh, F., Steege, H.t., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J.G., Stadler, T., Sarkinen, T., and Antonelli, A., 2010, Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution and biodiversity: Science 330: 927-931.
- Jaramillo, C. 2008 Five Useful Techniques To Analyze Palynological Data. 2008 The Palaeobotanist 57: 529-537.
- Jaramillo, C. 2009 How global warming affects tropical rainforests? A Paleogene perspective. GNS Science Miscellaneous Series 18: 81-83.
- Jaramillo, C. 2012 Historia Geológica del Bosque Húmedo Neotropical. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 36: 59-80.
- Jaramillo, C. and Cardenas, A. 2013 Global Warming and Neotropical Rainforests: A historical perspective. Annual Reviews of Earth and Planetary Sciences 41: 741-766.
- Jaramillo, C., and Rueda, M., 2013, A Morphological Electronic Database of Cretaceous-Tertiary Fossil Pollen and Spores from Northern South America V. 2012-2013, Colombian Petroleum Institute & Smithsonian Tropical Research Institute.
- Jaramillo, C., Hoorn, C., Silva, S., Leite, F., Herrera, F., Quiroz, L., Dino, R., and Antonioli, L. 2010 The origin of the modern Amazon rainforest: implications from the palynological and paleobotanical record. In: Hoorn, M.C. and Wesselingh, F.P. (Eds.) Amazonia, Landscape and Species Evolution. Blackwell, Oxford: 317-334.
- Jaramillo, C., Ochoa, D., Contreras, L., Pagani, M., Carvajal-Ortiz, H., Pratt, L.M., Krishnan, S., Cardona, A., Romero, M., Quiroz, L., Rodriguez, G., Rueda, M., De la Parra, F., Moron, S., Green, W., Bayona, G., Montes, C., Quintero, O., Ramirez, R., Mora, A., Schouten, S., Bermudez, H., Navarrete, R.E., Parra, F., Alvaran, M., Osorno, J., Crowley, J.L., Valencia, V., and Vervoort, J., 2010, Effects of Rapid Global Warming at the Paleocene-Eocene Boundary on Neotropical Vegetation: Science 330: 957-961.
- Jaramillo, C., Pardo-Trujillo, A., Rueda, M., Harrington, G., Bayona, G., Torres, V., and Mora, G. Palynology of the Upper Paleocene Cerrejón Formation, Northern Colombia. 2007. Palynology 31: 153-189.
- Jaramillo, C., Rueda, M., and Torres, V. 2011. A Palynological Zonation for the Cenozoic of the Llanos and Llanos Foothills of Colombia. Palynology 35: 46-84.
- Montes, C., Guzman, G., Bayona, G., Cardona, A., Valencia, V., and Jaramillo, C. 2010 Clockwise Rotation of the Santa Marta Massif and Simultaneous Paleogene to Neogene Deformation of the Plato-San Jorge and Cesar-Ranchería Basins. Journal of South American Earth Sciences 29: 832-848.
- Peppen, D., Royer, D., Cariglino, C., Oliver, S., Newman, D., Leight, E., Enikolopov, G., Fernandez-Burgos, M., Herrera, F., Adams, J., Correa, E., Currano, E., Hinojosa, F., Hoganson, J., Iglesias, A., Jaramillo, C., Johnson, K., Kraft, K., Levelock, E., Lusk, C., Niinemets, U., Peñuelas, J., Rapson, G., Wing, S., and Wright, I. 2011 Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. New Phytologist 190: 724-739.
- Stull, G.W., Herrera, F., Manchester, S., and Jaramillo, C. 2012 Fruits of an "Old World" tribe (Phytocreneae; Icacinaceae) from the Paleogene of North and South America. Systematic Botany 37: 784-794.
- Wing, S.L., Herrera, F., Jaramillo, C., Gomez, C., Wilf, P., and Labandeira, C.C. 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical Rainforest. PNAS 106: 18627-18632.



Fruto de ejemplar de la familia Fabaceae.

composición del bosque húmedo tropical, su diversidad y el paleoclima durante el Paleoceno.

Los actuales bosques húmedos de tierras bajas en Colombia poseen una variada diversidad y composición de plantas, donde dominan familias de angiospermas tales como Annonaceae (guanábana), Arecaceae (palmas), Araceae (anturios), Fabaceae (leguminosas), Lauraceae (aguacate), Malvaceae (cacao), Menispermaceae (curare) y Zingiberales (bananas). El origen de estas familias y el desarrollo de los bosques húmedos en el trópico, han permanecido como grandes incógnitas. El trabajo realizado con los fósiles del Cerrejón ha determinado que las plantas que hoy en día dominan los bosques húmedos, aparecieron en la región por primera vez durante el Paleoceno (Tabla 2) (Carvalho *et al.*, 2011; Doria *et al.*, 2008; Gómez *et al.*, 2009; Herrera *et*

Tabla 2. Plantas fósiles reportadas para el Cerrejón.

Morfotipo fósil	Familia
CJ62	Amaryllidaceae?
CJ34	Anacardiaceae
CJ50	Annonaceae?
CJ13	Apocynaceae?
<i>Montrichardia aquatica</i>	Araceae
<i>Petrocardium wayúuorum</i>	Araceae
<i>Petrocardium cerrejonense</i>	Araceae
CJ47	Araceae
CJ63	Araceae
CJ80	Araceae
CJ64	Araceae?
CJ58	Araliaceae?
CJ67	Arecaceae
CJ68	Arecaceae
CJ69	Arecaceae
<i>Nip</i> sp.	Arecaceae
<i>Cocos</i> sp.	Arecaceae
<i>Stenochlaena?</i>	Blechnaceae
CJ60	Coniferales
CJ43	Elaeocarpaceae?
CJ24	Euphorbiaceae

Tabla 2. Continuación.

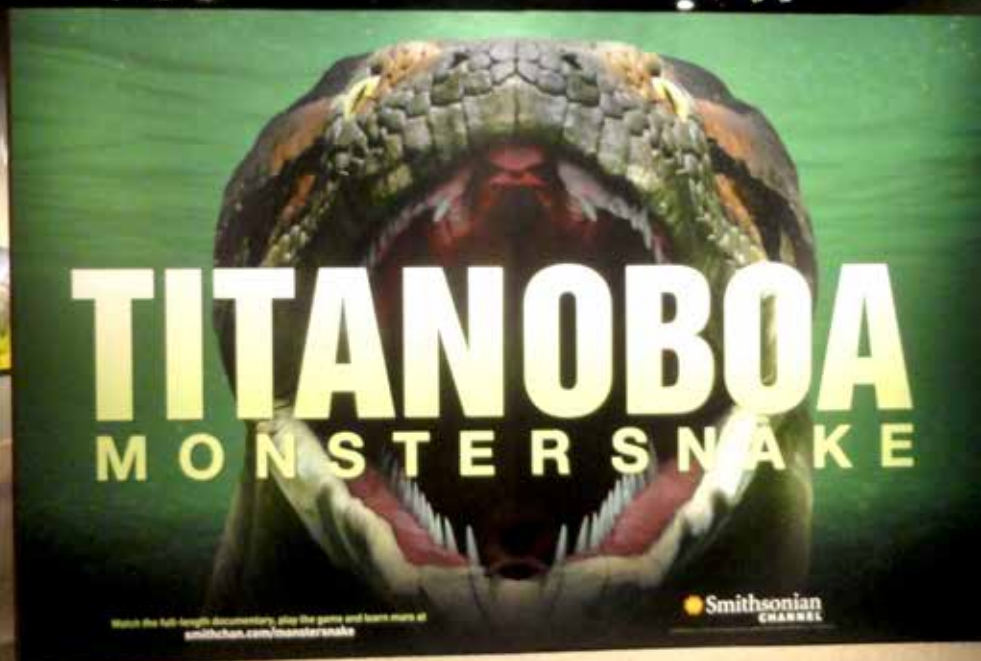
Morfotipo fósil	Familia
CJ10	Euphorbiaceae?
CJ1	Fabaceae
CJ19	Fabaceae
CJ38	Fabaceae
CJ55	Fabaceae
CJ76	Fabaceae
CJ98	Fabaceae
CJ99	Fabaceae
CJ100	Fabaceae
CJ103	Fabaceae
CJ106	Fabaceae
CJ107	Fabaceae
CJ30	Fabaceae?
CJ40	Fabaceae?
CJ81	Helecho
<i>Phytocrene</i> sp.	Icacinaceae
CJ5	Lauraceae
CJ22	Lauraceae
CJ25	Malvaceae
<i>Malvaciphyllum macondicus</i>	Malvaceae
<i>CJ11</i>	Malvaceae
CJ36	Malvaceae
CJ17	Malvaceae?
CJ2	Meliaceae
<i>Menispermites cerrejonensis</i>	Menispermaceae
<i>Menispermites guajiraensis</i>	Menispermaceae
<i>Menispermites horizontalis</i>	Menispermaceae
<i>Menispermites cordatus</i>	Menispermaceae
<i>Stephania palaeosudamericana</i>	Menispermaceae
CJ12	Moraceae?
<i>Acrostichum?</i>	Pteridaceae
Salicaceae	Salicaceae
CJ56	Salicaceae?
<i>Salvinia</i>	Salviniaceae
CJ8	Sapotaceae?
<i>Lygodium</i>	Schizaeaceae
CJ79	Ulmaceae
CJ4	Violaceae?
CJ32	Violaceae?
Zingiberales	Zingiberales
Zingiberales	Zingiberales

Morfotipo fósil	Familia
CJ87	Indeterminado
CJ91	Indeterminado
CJ92	Indeterminado
CJ97	Indeterminado
CJ27	Indeterminado
CJ53	Indeterminado
CJ54	Indeterminado
CJ84	Indeterminado
CJ15	Indeterminado
CJ16	Indeterminado
CJ18	Indeterminado
CJ20	Indeterminado
CJ21	Indeterminado
CJ28	Indeterminado
CJ33	Indeterminado
CJ37	Indeterminado
CJ41	Indeterminado
CJ83	Indeterminado
CJ59	Indeterminado
CJ77	Indeterminado
CJ78	Indeterminado
CJ72	Indeterminado
CJ73	Indeterminado
CJ75	Indeterminado
CJ86	Indeterminado
CJ89	Indeterminado
CJ90	Indeterminado
CJ93	Indeterminado
CJ94	Indeterminado
CJ95	Indeterminado
CJ101	Indeterminado
CJ102	Indeterminado
CJ104	Indeterminado
CJ105	Indeterminado
CJ74	Indeterminado
CJ96	Indeterminado
<i>Aglaoreidia? foveolata</i>	Indeterminado
<i>Apiculatasporites obscurus</i>	Indeterminado
<i>Araucariacites</i> spp.	Araucariaceae
<i>Arecipites regio</i>	Aracaceae
<i>Baculapollenites</i> sp.	Indeterminado

Tabla 2. Continuación.

Morfotipo fósil	Familia
<i>Baculatisporites</i> “ <i>maculosus</i> ”	Indeterminado
<i>Bombacidites</i> “ <i>poloanularis</i> ”	Bombacoideae
<i>Bombacidites</i> “ <i>pseudoannae</i> ”	Bombacoideae
<i>Bombacidites annae</i>	Bombacoideae
<i>Bombacidites nacimientoensis</i>	Bombacoideae
<i>Bombacidites</i> sp.	Bombacoideae
<i>Chomotriletes minor</i>	Indeterminado
<i>Cingulatisporites</i> “ <i>felipe</i> ”	Indeterminado
<i>Clavatisporites mutisii</i>	Indeterminado
<i>Clavatricolpites densiclavatus</i>	Indeterminado
<i>Colombipollis tropicalis</i>	Indeterminado
<i>Corsinipollenites</i> sp.	Onagraceae?
<i>Ctenolophonidites lisamae</i>	Ctenolophonaceae
<i>Ctenolophonidites</i> sp.	Ctenolophonaceae
<i>Curvimonocolpites inornatus</i>	Araceae
<i>Duplotriporites arianii</i>	Indeterminado
<i>E. trianguliformis</i> var. <i>orbicularis</i>	Indeterminado
<i>Echinatisporis minutus</i>	Indeterminado
<i>Echistephanoporites</i> “ <i>lafontanus</i> ”	Indeterminado
<i>Echitriletes</i> “ <i>tuberosus</i> ”	Indeterminado
<i>Echitriporites suescae</i>	Proteaceae
<i>Echitriporites trianguliformis</i>	Proteaceae
<i>Ephedripites vanegensis</i>	Araceae
<i>Foveotricolpites perforatus</i>	Indeterminado
<i>Foveotricolporites</i> aff. <i>fossulatus</i>	Indeterminado
<i>Foveotriletes</i> “ <i>microfoveolatus</i> ”	Indeterminado
<i>Foveotriletes margaritae</i>	Ophioglossaceae
<i>Foveotriletes ornatus</i>	Indeterminado
<i>Gemmamonocolpites</i> aff. <i>ovatus</i>	Indeterminado
<i>Gemmamonocolpites dispersus</i>	Araceae
<i>Gemmamonocolpites gemmatus</i>	Araceae
<i>Gemmamonocolpites</i> sp.	Araceae
<i>Gemmastephanocolpites gemmatus</i>	Indeterminado
<i>Ischyosporites problematicus</i>	Indeterminado
<i>L. proxapertitoides proxapertitoides</i>	Araceae
<i>L. proxapertitoides reticuloides</i>	Araceae
<i>Laevigatosporites</i> sp. 1	Indeterminado
<i>Laevigatosporites tibuensis</i>	Indeterminado
<i>Laevigatosporites?</i> “ <i>spongy</i> ”	Indeterminado
<i>Longapertites</i> aff. sp. 1	Araceae
<i>Longapertites</i> aff. <i>vaneendenburgi</i>	Araceae

Morfotipo fósil	Familia
<i>Longapertites marginatus</i>	Araceae
<i>Longapertites microfoveolatus</i>	Araceae
<i>Longapertites perforatus</i>	Araceae
<i>Longapertites proxapertitoides</i>	Araceae
<i>Longapertites</i> sp.	Araceae
<i>Longapertites vaneendenburgi</i>	Araceae
<i>M. f. pachyexinatus</i> (long spines)	Araceae
<i>Magnetotriletes magnus</i>	Indeterminado
<i>Margocolporites</i> “ <i>reticulatus</i> ”	Fabaceae
<i>Margocolporites</i> sp.	Fabaceae
<i>Matonisporites</i> sp.	Indeterminado
<i>Mauritiidites franciscoi franciscoi</i>	Araceae
<i>Mauritiidites franciscoi minutus</i>	Araceae
<i>Momipites africanus</i>	Moraceae
<i>Monocolpopollenites ovatus</i>	Indeterminado
<i>Monoporopollenites annulatus</i>	Poaceae
<i>Perfotricolpites?</i> sp.	Indeterminado
<i>Planisporites?</i> sp.	Indeterminado
<i>Podocarpidites</i> sp.	Podocarpaceae
<i>Poloretitricolpites</i> aff. <i>absolutus</i>	Indeterminado
<i>Polypodiaceoisporites</i> sp.	Pteridaceae
<i>Polypodiaceoisporites?</i> <i>fossulatus</i>	Pteridaceae
<i>Polypodiisporites</i> sp.	Indeterminado
<i>Proteacidites</i> spp.	Proteaceae
<i>Proxapertites</i> aff. <i>operculatus</i>	Araceae
<i>Proxapertites</i> aff. <i>tertiaria</i>	Annonaceae
<i>Proxapertites</i> aff. <i>verrucatus</i>	Araceae
<i>Proxapertites cursus</i>	Araceae
<i>Proxapertites humbertoides</i>	Annonaceae
<i>Proxapertites minutus</i>	Araceae
<i>Proxapertites operculatus</i>	Araceae
<i>Proxapertites psilatus</i>	Araceae
<i>Proxapertites</i> sp. (<i>magnus?</i>)	Annonaceae
<i>Proxapertites terciaria</i>	Annonaceae
<i>Proxapertites verrucatus</i>	Araceae
<i>Psilabrevitricolpites</i> sp.	Indeterminado
<i>Psilabrevitricolporites annulatus?</i>	Indeterminado
<i>Psilabrevitricolporites simpliformis</i>	Indeterminado
<i>Psilabrevitricolporites</i> sp.	Indeterminado
<i>Psilamonocolpites</i> “ <i>marginatus</i> ”	Araceae
<i>Psilamonocolpites grandis</i>	Araceae



Exhibición itinerante sobre *Titanoboa* en el Museo de Historia Natural en Washington DC; exhibición de SITES, división del Instituto Smithsonian.

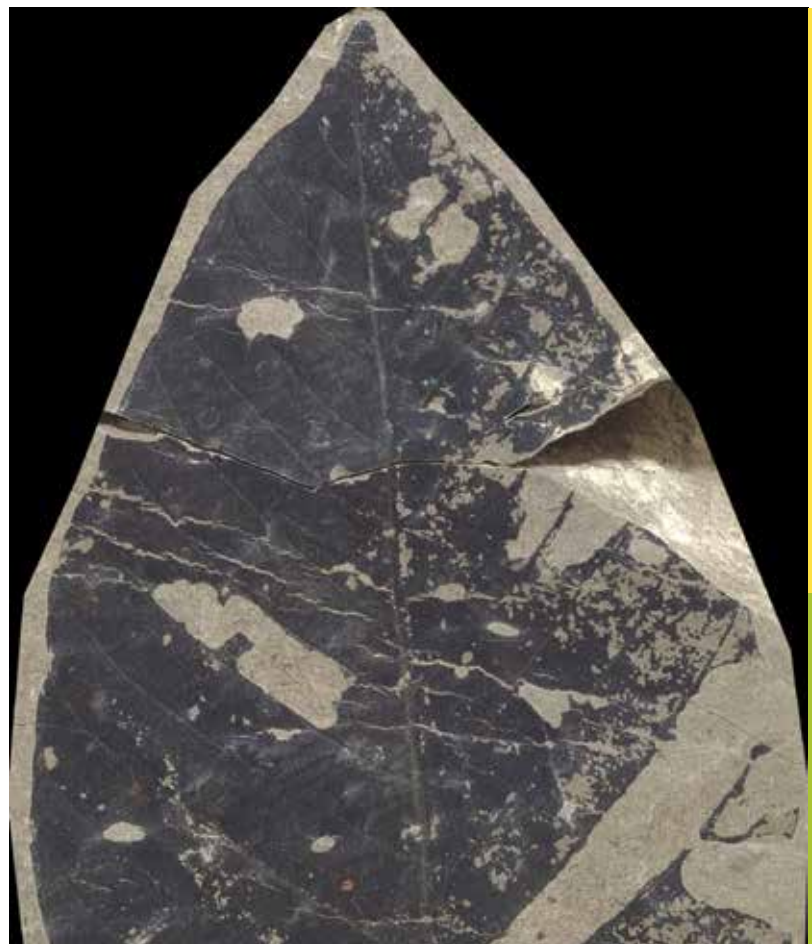
Tabla 2. Continuación.

Morfotipo fósil	Familia
<i>Psilamonocolpites medius</i>	Aracaceae
<i>Psilamonocolpites minutus</i>	Aracaceae
<i>Psilamonocolpites operculatus</i>	Indeterminado
<i>Psilastephanoc fissilis</i>	Polygalaceae
<i>Psilastephanocolpites globulus</i>	Indeterminado
<i>Psilatricolpites "felipoides"</i>	Indeterminado
<i>Psilatricolporites "binocularis"</i>	Indeterminado
<i>Psilatricolporites marginatus</i>	Indeterminado
<i>Psilatricolporites pachyexinatus</i>	Indeterminado
<i>Racemonocolpites racematus</i>	Aracaceae
<i>Retibrevitricolporites "bombaxoides"</i>	Indeterminado
<i>Retidiporites "operculatus"</i>	Indeterminado
<i>Retidiporites botulus</i>	Indeterminado
<i>Retidiporites magdalenensis</i>	Proteaceae
<i>Retimonocolpites aff. claris</i>	Indeterminado
<i>Retimonocolpites retifossulatus</i>	Indeterminado
<i>Retitricolpites "communis"</i>	Indeterminado
<i>Retitricolpites "definidus"</i>	Indeterminado
<i>Retitricolpites "grandis"</i>	Indeterminado
<i>Retitricolporites "polopsilatus"</i>	Indeterminado

Morfotipo fósil	Familia
<i>Retitricolporites "semiesponjosus"</i>	Indeterminado
<i>Retitricolporites "surinamensis"</i>	Indeterminado
<i>Retitriletes "cristatus"</i>	Indeterminado
<i>Retitriporites simplex</i>	Indeterminado
<i>Scabratricolporites "triangularis"</i>	Indeterminado
<i>Spinizonocolpites echinatus</i>	Aracaceae
<i>Spinizonocolpites sp.</i>	Aracaceae
<i>Stephanocolpites "scabratus"</i>	Apocynaceae
<i>Striatricolporites digitatus</i>	Indeterminado
<i>Striatriletes "elegantis"</i>	Indeterminado
<i>Syncolporites lisamae</i>	Myrtaceae
<i>Tetracolporopollenites aff. transversalis</i>	Sapotaceae?
<i>Tetradites aff. umirensis</i>	Indeterminado
<i>Tetradites "psilatus"</i>	Indeterminado
<i>Tetradites "reticulatus"</i>	Indeterminado
<i>Ulmoideipites krempii</i>	Ulmaceae
<i>Verrutricolpites "gemmatus"</i>	Indeterminado
<i>Verrutriletes "echinatus"</i>	Indeterminado
<i>Verrutriletes "radialis"</i>	Indeterminado
<i>Verrutriletes "viruelensis"</i>	Indeterminado



Hojas fosilizadas encontradas en el valle del Cerrejón. Ejemplar de la subfamilia Sterculioideae (izquierda) y ejemplar de la familia Fabaceae (derecha).



al., 2008; Jaramillo *et al.*, 2007; Pons, 1988; Wing *et al.*, 2009). Los fósiles de valiosos y abundantes frutos de leguminosas, hojas de palma que alcanzan hasta 5 metros de longitud, diminutos frutos de curare, cientos de hojas de las familias del cacao y el banano y miles de microscópicos granos de polen, proporcionan la evidencia necesaria para sugerir que el primer bosque húmedo tropical en el norte de Suramérica floreció en lo que hoy constituye la península de la Guajira. Los fósiles de plantas del Cerrejón también muestran la presencia de grupos de plantas que hoy en día solo crecen en bosques húmedos de África y Asia, tales como la palma de manglares (*Nypa*), el género de enredaderas *Stephania* y la familia Icacinaceae (pera blanca). Cómo y cuándo estos grupos de plantas se extinguieron en Suramérica es aún desconocido.

A pesar de que la composición florística del bosque fósil del Cerrejón es similar a la actual, su número de especies es mucho menor. Esto se puede deber a que estos bosques se desarrollaron apenas 5 millones después del impacto del asteroide en la península del Yucatán que ocasionó la extinción de los dinosaurios, plantas, animales marinos y muchos otros

organismos en todo el planeta (Nichols & Johnson, 2008); por lo que es posible que aún no había transcurrido el tiempo suficiente para que el bosque recuperara los niveles de diversidad previos al impacto. La comprobación de esta hipótesis requerirá del estudio de floras fósiles más antiguas que las estudiadas en el Cerrejón.

La fauna

Los primeros vertebrados fósiles del Cerrejón fueron colectados durante los años 80 por el geólogo Henry García, estos fósiles correspondían a una mandíbula y un fémur de cocodrilo, los cuales fueron puestos en exhibición en las oficinas del edificio administrativo 1 de la mina del Cerrejón. Sin embargo, fue solo hasta el año 2004 que este descubrimiento cobró relevancia, cuando paleontólogos del Museo de Historia Natural de la Florida y el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales revisaron el material fósil y se dieron cuenta del potencial que la mina del Cerrejón podría tener para entender la evolución de los vertebrados en el norte de Suramérica y la biodiversidad de los ecosistemas actuales. En la última década, intensas campañas de búsqueda y colecta de vertebrados fósiles se han llevado a



Caparazón de la tortuga *Puentemys mushaisaensis*.



Hoja de planta de la familia Lauraceae.

cabo en los diferentes tajos de la mina, contando con la participación de una decena de paleontólogos de vertebrados de diferentes instituciones tanto de Colombia, como de otros países. Hasta la fecha se han encontrado cerca de unos 100 especímenes de vertebrados incluyendo tortugas, cocodrilos, peces pulmonados y serpientes de gran importancia científica (Tabla 3) (Cadena *et al.*, 2010, 2012a; Cadena & Jaramillo, 2006; Cadena *et al.*, 2012b; Hasting *et*

al., 2010; Hasting *et al.*, 2011; Head *et al.*, 2009a; Head *et al.*, 2009b).

Sin lugar a dudas, el descubrimiento paleontológico más importante del Cerrejón es el hallazgo de la serpiente más grande que ha existido en la Tierra. Con sus aproximados 13-14 metros de largo y una tonelada de peso, la *Titanoboa cerrejonensis*, representada en vertebras, costillas, y fragmentos de cráneo, se ha

Tabla 3. Fauna fósil reportada para el Cerrejón.

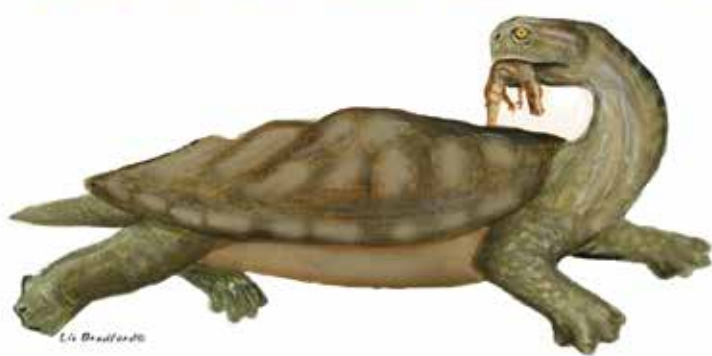
Grupo	Especie	Familia	Tajo
Serpiente	<i>Titanoboa cerrejonensis</i>	Boidae	La Puente
Cocodrilo	<i>Cerrejonisuchus improcerus</i>	Dyrosauridae	La Puente/Expanded West Pit
Cocodrilo	<i>Acherontisuchus guajiraensis</i>	Dyrosauridae	La Puente
Cocodrilo	<i>Anthracosuchus balrogus</i>	Dyrosauridae	La Puente
Tortuga	<i>Cerrejonemys wayúunaiki</i>	Podocnemidae	La Puente
Tortuga	<i>Carbonemys cofrinii</i>	Podocnemidae	La Puente
Tortuga	<i>Puentemys mushaisaensis</i>	Bothremydidae	La Puente, Tabaco high deep, Expanded West Pit
Tortuga	Pelomedusoides Taxon A	Pelomedusoides	La Puente
Tortuga	Pelomedusoides Taxon B		La Puente
Peces	Aún por describir	Lepidosirenidae	La Puente



Vértebras de *Titanoboa cerrejonensis* halladas en el valle del Cerrejón.



Cráneo y vértebra de cocodrilo encontradas en el Cerrejón.



Fósiles de tortuga encontrados en el Cerrejón.

convertido en el fósil más famoso de Colombia, y puede establecer la temperatura del ambiente en el cual la fauna y flora del Cerrejón se desarrolló hace 60 millones de años. Pero no solo las serpientes fueron gigantes en el ecosistema fósil del Cerrejón, sino también los cocodrilos que incluyen varias nuevas especies como *Cerrejonisuchus improcerus*, un cocodrilo primitivo perteneciente a un grupo extinto de cocodrilos conocido como dyrosauridos, caracterizados por tener un hocico muy corto en comparación con el de los caimanes y cocodrilos actuales; y *Acherontisuchus guajiraensis*, que con un tamaño estimado de 6 metros de largo, alcanza o supera un poco a los cocodrilos que habitan hoy en día el río Nilo en África. Sumado a los cocodrilos y las serpientes, la tortugas no solo alcanzaron también gran tamaño, son además el vertebrado fósil más abundante en el Cerrejón.

Tres nuevas especies de tortugas han sido descritas: la primera de ellas denominada *Cerrejonemys wayúunaiki*, en honor a la etnia wayúu que habita la Guajira Colombiana, es la más cercana a un género de tortugas comúnmente conocidas como charapa o galapa que habitan hoy en día los grandes ríos del norte de Suramérica incluidos el Magdalena, Orinoco y el Amazonas entre otros; esto muestra que han habitado el Neotrópico durante los últimos 60 millones de años. La segunda especie de tortuga del Cerrejón es llamada *Carbonemys cofrinii* y es la tortuga más grande que se conoce de esa época, con un caparazón que llegó a los 1,7 metros de largo, y la segunda tortuga más grande de agua dulce que se conoce hasta el día de hoy. Finalmente se encuentra *Puentemys mushaisaensis*, bautizada por ser muy abundante en el Tajo La Puente, una tortuga que alcanzó los 1,10 m de largo, con la particularidad de tener un caparazón casi circular parecido a un aro. Todas las tortugas fósiles encontradas en el Cerrejón pertenecen al grupo de los pleurodiras, tortugas que retraen el cuello en forma lateral cuando se sienten amenazadas y que actualmente solo habitan en Suramérica, África y Australia.

La fauna fósil del Cerrejón no solo representa la más completa que se conoce hasta la fecha de la edad del Paleoceno en el norte de Suramérica, sino que también muestra que unos pocos millones de años después del evento de extinción producto de la caída del

meteorito en Yucatán hace 65 millones de años, los principales habitantes de los ecosistemas tropicales fueron grandes reptiles, representados por serpientes, cocodrilos, y tortugas; algunos de ellos sobrevivientes de la extinción como los cocodrilos dyrosauridos, y algunos otros de nuevos linajes como el de la tortuga *Cerrejonemys*. Aunque es probable que pequeños mamíferos hayan también habitado el paleoecosistema del Cerrejón hace 60 millones, a la fecha no se ha encontrado evidencia fósil.

Conclusiones

La fauna y flora actual del Cerrejón son, en gran parte, el producto de una serie de accidentes históricos como cambios climáticos a diversas escalas temporales y procesos geológicos; es necesario estudiar estos procesos para entender los ecosistemas tropicales y poder predecir cómo ellos responderán a los cambios climáticos en un futuro cercano. Una de las implicaciones más interesantes de los estudios realizados en el Cerrejón es que, por primera vez, se registra un bosque húmedo tropical dominado por las mismas familias de plantas que dominan los bosques modernos, pero que creció en un ambiente con temperaturas ambientales superior a cualquiera de sus contrapartes modernas, y con mayores niveles de CO₂, demostrando que los bosques húmedos han podido adaptarse a calentamientos y enfriamientos globales.

La exploración y estudio de vertebrados fósiles en el Cerrejón sentó un precedente único en la paleontología en Colombia, en el cual las actividades mineras de gran escala como las llevadas a cabo en este lugar se combinaron con la búsqueda y estudio del registro paleontológico, algo que no hubiese sido posible sin la inmensa colaboración y apoyo del equipo de geólogos de la mina, operarios de los tajos y directivos de la misma. Los hallazgos de vertebrados y plantas fósiles en el Cerrejón han permitido resolver dos interrogantes que llevaban décadas intrigando a paleontólogos de todo el mundo: qué animales y plantas vivieron en el norte de Suramérica justo después de la extinción de los dinosaurios, y qué relación tendrían estos con la extrema biodiversidad actual de esta región. Pero aún con todos estos grandes descubrimientos, el conocimiento sobre el origen y evolución de la fauna tropical de Suramérica y en particular de Colombia sigue siendo muy



Hoja fosilizada de una planta de la familia Menispermaceae.

bajo, generado una gran motivación para continuar explorando y encontrando fósiles, no solo en el Cerrejón sino en otras partes del país, fósiles de los cuales todo colombiano debería sentirse orgulloso ya que son una parte del legado histórico de nuestro planeta.

Bibliografía

- Bayona, G., Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Ojeda, G., & Valencia, V., 2011, Intraplate basin response to oceanic-arc collision & subsequent subduction-related continental magmatism; a case from the southern Caribbean-South America plate margin: *Basin Research*, v. 23, p. 403–422.
- Boyce, C. K., & Lee, J.-E., 2010, An exceptional role for flowering plant physiology in the expansion of tropical rainforests & biodiversity: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 277, p. 3437–3443.
- Burnham, R. J., & Graham, A., 1999, The history of neotropical vegetation: new developments & status: *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 86, p. 546–589.
- Burnham, R. J., & Johnson, K. R., 2004, South American palaeobotany & the origins of neotropical rainforests: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, v. 359, p. 1595–1610.
- Cadena, E., Bloch, J., & Jaramillo, C., 2010, New Podocnemidid turtle (Testudines: Pleurodira) from the middle–upper Paleocene of South America: *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 30, p. 367–382.
- -, 2012a, New Bothremydid turtle (Testudines, Pleurodira) from the Paleocene of North-Eastern Colombia: *Journal of Paleontology*, v. 86, p. 689–698.
- Cadena, E., & Jaramillo, C., New Podocnemididae fossil turtles from the late Paleocene Cerrejón formation, Guajira Peninsula, Colombia, *in* Proceedings 66th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Ottawa, Canada, 2006.
- Cadena, E., Ksepka, D. T., Jaramillo, C., & Bloch, J. I., 2012b, New pelomedusoid turtles (Testudines, Panpleurodira) from the late Palaeocene Cerrejón Formation of Colombia & implications for phylogeny & body size evolution: *Journal of Systematic Paleontology*, v. 10, p. 313–331.
- Carvalho, M., Herrera, F., Jaramillo, C., Wing, S., & Callejas, R., 2011, Paleocene Malvaceae from northern South America & their biogeographical implications: *American Journal of Botany*, v. 98, p. 1337–1355.
- Doria, G., Jaramillo, C., & Herrera, F., 2008, Menispermaceae from the Cerrejón formation, middle to late Paleocene, Colombia: *American Journal of Botany*, v. 95, p. 954–973.
- Gaston, K. J., 2000, Global patterns in biodiversity: *Nature*, v. 405, p. 220–227.
- Gomez, N., Jaramillo, C., Herrera, F., Wing, S. L., & Callejas, R., 2009, Palms (Arecaceae) from a Paleocene rainforest of northern Colombia: *American Journal of Botany*, v. 96, p. 1300–1312.
- Haffer, J., 1969, Speciation in Amazonian Birds: *Science*, v. 165, p. 131–137.
- Hasting, A., Bloch, J., Cadena, E., & Jaramillo, C., 2010, A new small short-snouted Dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of northeastern Colombia: *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 30, p. 139–162.
- Hasting, A., Bloch, J., & Jaramillo, C., 2011, A new longirostrine dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of north-eastern Colombia: biogeographic & behavioural implications for New-World Dyrosauridae: *Palaeontology*, v. 54, p. 1095–1116.
- Head, J., Bloch, J., Hasting, A., Bourque, J., Cadena, E., Herrera, F., Polly, P. D., & Jaramillo, C., 2009a, Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures: *Nature*, v. 457, p. 715–718.
- Head, J., Bloch, J., Hasting, A., Bourque, J., Cadena, E., Herrera, F., Polly, P. D., & Jaramillo, C., 2009b, Reply: Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures: *Nature*, v. 460, p. E4–E5.
- Herrera, F., Jaramillo, C., Dilcher, D., Wing, S. L., & Gomez, C., 2008, Fossil Araceae from a Paleocene neotropical rainforest in Colombia: *American Journal of Botany*, v. 95, p. 1569–1583.
- Herrera, F., Manchester, S. R., Hoot, S. B., Wefferling, K., Carvalho, M., & Jaramillo, C., 2011, Phylogeographic Implications of fossil endocarps of Menispermaceae from the Paleocene of Colombia: *American Journal of Botany*, v. 98, p. 1–14.
- Hoorn, C., Wesselingh, F., Steege, H. t., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., &erson, C. L., Figueiredo, J., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J. G., Stadler, T., Sarkinen, T., & Antonelli, A., 2010, Amazonia through time: &ean uplift, climate change, landscape evolution & biodiversity: *Science*, v. 331, p. 399–400.
- Jablonski, D., 1993, The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time: *Nature*, v. 364, p. 142–144.
- Jaramillo, C., 2011, Historia Geológica del Bosque Húmedo Neotropical: *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, v. in press.
- Jaramillo, C., & Cardenas, A., 2013, Global Warming & Neotropical Rainforests: A historical perspective: *Annual Reviews of Earth & Planetary Sciences*, v. 41, p. 741–766.
- Jaramillo, C., Ochoa, D., Contreras, L., Pagani, M., Carvajal-Ortiz, H., Pratt, L. M., Krishnan, S., Cardona, A., Romero, M., Quiroz, L., Rodriguez, G., Rueda, M., De la Parra, F., Moron, S., Green, W., Bayona, G., Montes, C., Quintero, O., Ramirez, R., Mora, A., Schouten, S., Bermudez, H., Navarrete, R. E., Parra, F., Alvaran, M., Osorno, J., Crowley, J. L., Valencia, V., & Vervoort, J., 2010, Effects of Rapid Global Warming at the Paleocene-Eocene Boundary on Neotropical Vegetation: *Science*, v. 330, p. 957–961.
- Jaramillo, C., Pardo-Trujillo, A., Rueda, M., Harrington, G., Bayona, G., Torres, V., & Mora, G., 2007, Palynology of the Upper Paleocene Cerrejón Formation, northern Colombia: *Palynology*, v. 31, p. 153–189.
- Jaramillo, C., & Rueda, M., 2013, A Morphological Electronic Database of Cretaceous–Tertiary Fossil Pollen & Spores from Northern South America V. 2012–2013, Co-

- lombian Petroleum Institute & Smithsonian Tropical Research Institute.
- Leigh, E. G., Davider, P., Dick, C., Puyravaud, J., Terborgh, J., ter-Steege, H., & Wright, S., 2004, Why Do Some Tropical Forests Have So Many Species of Trees?: *Biotropica*, v. 36, p. 447-473.
 - Leighton, L. R., 2005, The latitudinal diversity gradient through deep time: testing the “Age of the Tropics” hypothesis using Carboniferous productidine brachiopods: *Evolutionary Ecology*, v. 19, p. 563-581.
 - Moreno, J. F., Martinez, C., & Jaramillo, C., Late Pliocene-Pleistocene climate change from La Guajira Peninsula (Colombia) 2013, Volume 45, Geological Society of America Abstracts with Programs.
 - Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J., & Smith, T. B., 2000, Diversification of rainforest faunas: An Integrated Molecular Approach: *Annual Review of Ecology & Systematics*, v. 31, p. 533-563.
 - Nichols, D. J., & Johnson, K. G., 2008, *Plants & the K-T Boundary*, Cambridge, UK, Cambridge University Press, 292 p.:
 - Peppen, D., Royer, D., Cariglino, C., Oliver, S., Newman, D., Leight, E., Enikolopov, G., Fernandez-Burgos, M., Herrera, F., Adams, J., Correa, E., Currano, E., Hinojosa, F., Hoganson, J., Iglesias, A., Jaramillo, C., Johnson, K., Kraft, K., Levelock, E., Lusk, C., Niinemets, U., Peñuelas, J., Rapson, G., Wing, S., & Wright, I., 2011 Sensitivity of leaf size & shape to climate: global patterns & paleoclimatic applications: *New Phytologist* v. 190, p. 724-739.
 - Pons, D., 1988, *Le Mesozoique de Colombie : macroflores et microflores*, Paris, Editions du Centre national de la recherche scientifique : Diffusion Presses du CNRS, Cahiers de paleontologie. Travaux de paliontologie est-africaine., 168 p.:
 - Royer, D. L., 2010, Fossil soils constrain ancient climate sensitivity: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 107, p. 517-518.
 - Schouten, S., Forster, A., Panoto, F. E., & Sinningh-Damsté, J. S., 2007, Towards the calibration of the TEX86 palaeothermometer for tropical sea surface temperatures in ancient greenhouse worlds: *Organic Geochemistry* v. 38, p. 1537-1546.
 - Stull, G. W., Herrera, F., Manchester, S., Jaramillo, C., & Tiffney, B. H., 2012, Fruits of an “Old World” tribe (Phytocreneae; Icacinaceae) from the Paleogene of North & South America: *Systematic Botany*, v. 37, p. 784-794.
 - Thomas, W. W., 1999, *Conservation & monographic research on the flora of Tropical America: Biodiversity & Conservation*, v. 8, p. 1007-1015.
 - Wilf, P., Wing, S. L., Greenwood, D. R., & Greenwood, C. L., 1998, Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example: *Geology*, v. 26, p. 203-206.
 - Wing, S. L., Herrera, F., Jaramillo, C., Gomez, C., Wilf, P., & Labandeira, C. C., 2009, Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical Rainforest: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 106, p. 18627-18632.