

Biogeografía histórica de las Tierras Altas de Guayana y origen de la biodiversidad neotropical

Valentí Rull

Departament de Biologia Animal, Vegetal i Ecologia
Universitat Autònoma de Barcelona
08193 Bellaterra, Barcelona (Spain)
valenti.rull@uab.es

Manuscrito recibido abril 2004

Resumen

Este artículo discute el papel potencial de las tierras altas neotropicales en el origen y mantenimiento de la biodiversidad. Se trata de una discusión sobre las implicaciones evolutivas y biogeográficas de estudios paleoecológicos recientes llevados a cabo en las Tierras Altas de Guayana, situadas entre las cuencas del Orinoco y el Amazonas. Estas montañas han sido propuestas como uno de los refugios neotropicales durante las glaciaciones del Pleistoceno, lo cual es difícilmente compatible con las evidencias del pasado disponibles hasta ahora. El caso de las Tierras Altas de Guayana es más compatible con la existencia de una gran heterogeneidad ambiental que, unida a la variabilidad climática del Cuaternario, resulta en un modelo de diversificación complejo, que no es consistente con las predicciones de la hipótesis de los refugios. Dicha hipótesis se considera válida para las zonas templadas, pero demasiado simple para los trópicos, donde todavía no se dispone de un modelo general de origen de la biodiversidad. Se proponen algunas estrategias para estudios futuros.

Palabras clave: Biodiversidad, Biogeografía, Cuaternario, Evolución, Neotrópico, Paleoclimatología, Paleoecología, Refugios, Sudamérica.

Abstract. *Historical biogeography of the Guayana Highlands and the origin of Neotropical diversity*

This paper discusses the potential role of Neotropical highlands in the origin and maintenance of biodiversity. Recent palaeoecological data from the Guayana Highlands, between the Amazon and the Orinoco basins, have important evolutionary and biogeographical implications concerning the origin and maintenance of the high degree of diversity and endemism in the region. These mountains have been proposed to be a refuge during the Pleistocene glaciations, but this hypothesis is hardly compatible with past evidence. In the Guayana Highlands, the complicated topography favours the existence of a high habitat heterogeneity which, combined with Quaternary climatic changes, results in a complex diversification model that is inconsistent with the predictions of the refuge hypothesis. This hypothesis can be valid for temperate areas, but it is considered too simplistic for the tropics, where a general theory about the origin of biodiversity is not yet available. Some strategies for future studies are suggested.

Key words: Biodiversity, Biogeography, Evolution, Neotropics, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Quaternary, Refugia, South America.

Introducción

Las Tierras Altas de Guayana (TAG), situadas al norte de Sudamérica, entre las cuencas del Orinoco y del Amazonas (Fig. 1), están entre las regiones más prístinas y biodiversas del mundo (Huber, 1992) lo que, unido a su carácter remoto y misterioso, ha dado lugar a leyendas populares como la del 'Mundo Perdido', cuya influencia en el campo científico ha sido notable y todavía sigue vigente (Rull, 2003). Su extraordinaria riqueza biológica y elevado grado de endemismo, unidos a su peculiar y espectacular fisiografía, han convertido esta región neotropical en una de las áreas preferenciales de preservación de la biodiversidad a nivel global, sea cual sea el criterio y los organismos implicados. Por una parte, Guayana se incluye en la única 'Área Tropical Virgen' (*Tropical Wilderness Area*) definida para América, que incluye también la cuenca del Amazonas (Mittermeier et al., 1998). Por otro lado, las TAG constituyen una de las ecorregiones preferenciales (ER-45), definidas dentro del proyecto Global 2000 del *World Wildlife Fund* (WWF), para la protección de la biodiversidad (Olson et al., 2000). Además, las TAG albergan unos de los 'Centros de Diversidad de Plantas' (CDP) definidos para el Neotrópico, denominado 'Pantepui' o SA-2 (WWF & IUCN, 1997), que ha sido considerado fundamental para la evolución de la biota amazónica y guayanesa.

Uno de los rasgos fisiográficos más característicos de las TAG son los denominados 'tepuis' (Fig. 1), que en la lengua indígena más extendida de Guayana, el pemón, significa 'brotes piedra' (Huber, 1987). Se trata de montañas tabulares desarrolladas sobre las areniscas y cuarcitas precámbricas del grupo Roraima, suprayacentes al Escudo de Guayana que, junto con el Escudo Brasileño, forman el núcleo ígneo-metamórfico primigenio del continente sudamericano, heredero del supercontinente de Gondwana (Berry et al., 1995). Existen cientos de estos tepuis, concentrados principalmente en Venezuela, donde alcanzan su máximo desarrollo, aunque también están presentes en Brasil, Guayana y Colombia (Steyermark, 1986). La altitud de los tepuis es muy variable, desde cientos de metros hasta más de 3 000, al igual que la superficie de sus cumbres planas, que va desde menos de 1 hasta más de 1 000 km² (Berry et al., 1995). Geomorfológicamente, los tepuis son restos de superficies elevadas tectónicamente, que han sido progresivamente eliminadas por erosión desde el Jurásico/Cretácico, hasta dejar sólo estos testigos aislados de las tierras bajas circundantes por espectaculares paredes verticales que pueden alcanzar los 1 000 m o más (Briceño & Schubert, 1990).

La biota y las comunidades de las cumbres tepuyananas están muy diferenciadas, no sólo del resto de la región guayanesa, sino también de cualquier otro bioma planetario. Sólo se han encontrado algunas similitudes, aunque remotas, con ciertos ecosistemas andinos por encima de la línea de árboles: los páramos (Huber, 1988). Además de su elevada diversidad, la biota de estas cimas se caracteriza por poseer muchas especies únicas y relictuales, así como adaptaciones muy inusuales a ambientes tropicales fríos, inundados y pobres en nutrientes. Esto ha llevado al establecimiento de una provincia biogeográfica llamada Pantepui, que es discontinua y está constituida por todas las cumbres tepuyananas por encima de los

1 500 m de altitud, con una extensión total de unos 5 000 km² (Berry et al., 1995). La flora y la vegetación de Pantepui es relativamente bien conocida, aunque todavía queda mucho por explorar. Hasta ahora, se han documentado 2 322 especies, pertenecientes a 630 géneros y 158 familias. 766 de estas especies (33.0%) son endémicas de Pantepui, muchas de ellas endémicas locales o de un solo tepui, y 1 517 (65.3%) son endémicas del Escudo de Guayana. El grado de endemismo a nivel genérico también es elevado, pues existen 23 géneros endémicos de Pantepui y 85 de Guayana, también con un alto grado de endemismo local. Una

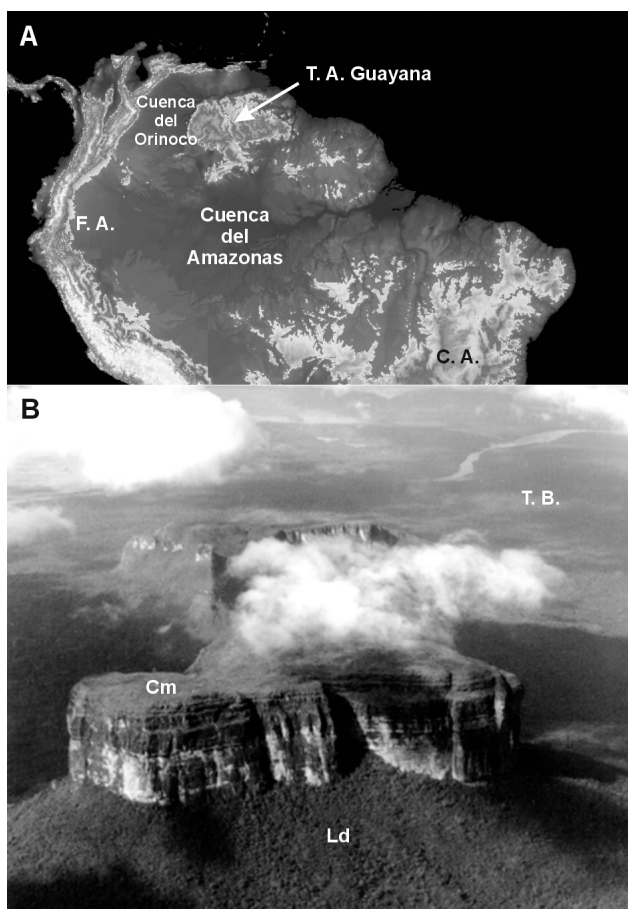


Figura 1. Mapa de localización y paisaje tepuyano. A) Mapa del norte de Sudamérica. T. A. = Tierras Altas, F. A. = Flanco Andino, C. A. = Cordillera Atlántica. B) Paisaje típico de Guayana. T. B. = Tierras Bajas, Cm = Cima tepuyana, Ld = Laderas.

familia (Tepuianthaceae) es endémica de Pantepui y cuatro lo son del Escudo de Guayana (Berry et al., 1995).

La hipótesis del Mundo Perdido ha tratado de explicar estas características por evolución en aislamiento durante decenas de millones de años (Maguire, 1970), lo cual se ha visto favorecido por la peculiar fisiografía ya comentada. A esta teoría se ha opuesto la del desplazamiento vertical, que propone que ha habido interconexión biogeográfica entre las cumbres tepuyanas, debido a la migración altitudinal de la biota por descenso de temperatura durante las glaciaciones del Pleistoceno (Steyermark & Dunsterville, 1980). Hasta hace poco, estas hipótesis se basaban exclusivamente en criterios florísticos y fitogeográficos de la biota actual, pero las evidencias paleoecológicas disponibles actualmente han proporcionado nuevos elementos de conocimiento. Según ellas, tanto la evolución aislada como el desplazamiento vertical son necesarios para explicar las características bióticas actuales de Pantepui (Rull, 2004a, b). Pero esta constatación podría ir más allá de la explicación del origen de la flora de Pantepui.

El propósito de este artículo es analizar las evidencias paleoecológicas disponibles para evaluar la contribución de la biogeografía histórica en la comprensión del origen de la biodiversidad, no sólo de las TAG, sino también de la región neotropical en general. Hasta ahora, las explicaciones de la elevada diversidad neotropical han girado principalmente en torno a la hipótesis de los refugios y su refutación (Bush, 1994; Willis & Whittaker, 2000); sin embargo, las evidencias del pasado proporcionan la base para hipótesis alternativas, potencialmente generalizables, como es el caso de las TAG. En primer lugar, se analizan brevemente los *pros* y los *contras* de la hipótesis general de los refugios para, seguidamente, evaluar su validez o no en la región guayanesa, en base a las evidencias paleoecológicas disponibles. A continuación, se propone un modelo de diversificación biótica para la región en estudio, que se hace extensible a las montañas neotropicales en general, cuya existencia se considera determinante en el origen y mantenimiento de la biodiversidad, no sólo de las tierras elevadas, sino también de las tierras bajas del Neotrópico. Finalmente, se discute la posibilidad de una teoría general sobre el origen de la biodiversidad tropical y se proponen estrategias destinadas a su verificación. Hay que precisar que la discusión gira entorno a la existencia de las especies actualmente presentes en la región y su relación con las oscilaciones climáticas del Pleistoceno. El origen de taxones superiores (p. ej. familias), bien sea por evolución pre-Cuaternaria *in situ* o por inmigración, quedan fuera del alcance de este estudio.

¿Refugios tropicales?

Actualmente, se considera que las intensas y periódicas oscilaciones climáticas del Pleistoceno (los últimos 2 millones de años, aproximadamente) conocidas como glaciaciones han sido decisivas para conformar la estructura genética de las poblaciones y comunidades actuales (Hewitt, 1996, 2000). En las regiones neotropicales, en particular, la alternancia de períodos glaciales e interglaciales se han considerado decisivos para incrementar la tasa de especiación, contribuyendo

directamente al aumento de diversidad biótica. Para ello, se han propuesto una serie de mecanismos hipotéticos que intentan explicar total o parcialmente el fenómeno, como cambios paleogeográficos por deriva continental, efectos de barrera de los ríos amazónicos, aislamiento y expansión sucesivos de biomas debido a cambios climáticos (hipótesis de los refugios), especiación parapátrica a lo largo de gradientes, diversificación asociada a heterogeneidad ambiental y perturbaciones intermedias, aislamiento de masas continentales por ascenso del nivel del mar, etc. (Haffer 1997; Norens 1999). Entre ellos, la teoría de los refugios se ha considerado la más elegante, pero también la más controvertida (Bush, 1994) debido, muy probablemente, a su intención generalizadora de carácter inductivo. Dicha teoría o, más bien, hipótesis (como la llamaremos a partir de ahora), surgió inicialmente como intento de explicación de los patrones de diversidad actuales de las aves de la Amazonia (Haffer, 1969). Posteriormente, otras evidencias geomorfológicas y sedimentológicas parecieron apoyarla, derivando en un modelo general para explicar la diversidad neotropical actual (Prance, 1982).

La premisa básica de la hipótesis de los refugios (HR) es la existencia de climas áridos y generalizados durante las glaciaciones del Pleistoceno, que no habrían permitido la supervivencia de las extensas selvas húmedas tropicales actuales. En su lugar, habría predominado un paisaje de sabanas estacionales y desiertos, salpicados por 'islas' de bosque pluvial en ambientes favorables que se habrían mantenido en condiciones más estables de humedad (Ab'Saber, 1979; Haffer, 1969). Esta situación habría favorecido la especiación alopátrica en las islas boscosas, los refugios, aumentando así la biodiversidad, que se habría mantenido en los interglaciales por expansión de las manchas de selva. Los hipotéticos refugios serían reconocibles todavía hoy en día, por ser centros de diversidad y endemismo. Durante bastante tiempo, esta idea se consideró una simple especulación teórica, por falta de evidencias paleoecológicas (Connor, 1986). Estas evidencias, no obstante, no fueron concluyentes y lejos de aclarar la situación, contribuyeron a extremar las posturas a favor o en contra de la HR, según el caso. En efecto, mientras algunos registros paleoecológicos del Último Máximo Glacial (UMG), ocurrido hace unos 20 mil años, eran consistentes con la expansión de las sabanas (Absy & van der Hammen 1976; Absy et al., 1991; van der Hammen, 1974), otros mostraban la existencia ininterrumpida de selvas (Bush et al., 1990; Liu & Colinvaux, 1985), lo que parecía contradecir la expansión generalizada de biomas de climas áridos. Los defensores de la HR argumentaban que las evidencias de existencia continua de bosques en determinadas localidades probaban la existencia de refugios en esas regiones (Burnham & Graham, 1999; Hooghiemstra & van der Hammen, 1998; van der Hammen & Hooghiemstra, 2000).

Por su parte, los oponentes sostenían que el descenso de temperatura y no de humedad había sido el factor determinante durante el UMG, mientras intentaban refutar la HR a través de extensas revisiones de todas las evidencias bióticas y abióticas disponibles (Bush, 1994; Colinvaux, 1997; Colinvaux & de Oliveira, 2001; Colinvaux et al., 1996, 2000). El descenso estimado de temperatura habría sido, en promedio, de unos 5 °C con respecto al presente (Bush et al., 2001; Farrera et al., 1999). La visión alternativa a la HR del paisaje neotropical del UMG consis-

tía en una cubierta forestal continua, formada por selvas de composición taxonómica diferente a las de hoy en día, debido a la presencia de especies de los actuales bosques montanos, que habrían descendido gracias al enfriamiento generalizado (Colinvaux et al., 1996). En estas condiciones, los mecanismos de diversificación habrían sido muy diferentes a los propuestos por la HR. Los centros de endemismo, en lugar de reflejar antiguos refugios de clima estable, serían el resultado de la inestabilidad producida por la acción repetida de cambios climáticos que habrían favorecido la diversificación (Bush, 1994; Colinvaux, 1998). Además, estos centros de diversidad y endemismo estarían situados en los flancos de montañas como los Andes y la Cordillera Costera Atlántica (Fig. 1), y no en las tierras bajas (Bush, 1996). Las TAG, a pesar de su posición estratégica para las cuencas del Orinoco y del Amazonas, han recibido poca atención hasta ahora debido, muy probablemente, a la ausencia de registros paleoecológicos comparables.

Pantepui

Entre las regiones propuestas como refugios durante el UMG se encuentra Pantepui que, como ya se ha comentado, es un centro de notable diversidad y endemismo. La definición original del supuesto refugio corresponde a Mayr & Phelps (1967), basándose en estudios de la avifauna de Guayana. En el caso de las plantas superiores, el término 'Pantepui' no se restringe a la provincia biogeográfica mencionada anteriormente (las cimas de los tepuis por encima de los 1 500 m de altitud), sino que además incluye las laderas de los tepuis y la altiplanicie de la Gran Sabana (750-1 300 m de altitud), caracterizada por un típico mosaico de sabanas y bosques, de origen también controvertido (Steyermark, 1979). El así definido, el refugio Pantepui, es un complejo fisiográfico de peculiar e intrincada topografía, a base de llanuras de erosión escalonadas y montañas tabulares aisladas, con variadas estructuras meso- y microtopográficas (topografía pseudocársica), como resultado de la interacción de variados mecanismos tectónicos, estructurales, estratigráficos, climáticos y temporales (Briceño & Schubert, 1990).

Los primeros estudios paleoambientales cuestionaron la existencia de este refugio, debido a la aparente ausencia de turba, que se interpretó como evidencia de climas áridos. Como es sabido, la formación de turba está controlada en gran medida por el clima (Barber, 1981; Clymo, 1978). En los trópicos, las condiciones adecuadas para el desarrollo de turba son humedad elevada, pH bajo y altas tasas de producción/descomposición, que son favorecidas por climas fríos (Meadows, 1988). Con estas premisas, la ausencia de turbas correspondientes al UMG hizo suponer que la mayoría de su superficie de Pantepui consistía en roca desnuda, bajo condiciones climáticas áridas (Schubert & Fritz, 1985; Schubert et al., 1986). En consecuencia, la persistencia de la biota de Pantepui a través de las fases glaciales se explicó por la existencia de hipotéticos microrefugios, localizados en hábitats favorables (Rull et al., 1988). Sin embargo, la supuesta aridez no está justificada por los datos existentes sobre la reducción de la precipitación durante el UMG. Las estimaciones de esta reducción varían ostensiblemente según los autores, situándose entre 20% y 40% (Bush, 1994, 1996; Hooghiemstra & van

der Hammen, 1998; van der Hammen & Hooghiemstra, 2000). En la actualidad, la precipitación media anual en las cumbres de los tepuis oscila entre 2 500-3 500 mm (Berry et al., 1995), por lo que una reducción del 20% implicaría una precipitación de 2 000-2 800 mm, mientras que un descenso del 40% la situaría entre 1 500 y 2 100 mm por año. Tanto en uno como en otro caso, la precipitación es suficiente para el desarrollo de vegetación densa y variada en la región de Guayana. Si a esto añadimos un descenso de temperatura de aproximadamente 5 °C en promedio, que es el estimado para el Neotrópico (Bush et al., 2001; Farrera et al., 1999), no parece haber impedimento para la formación de turba. Por consiguiente, el argumento climático no basta para refutar la existencia del refugio Pantepui. Además, este argumento es equívoco, pues en la actualidad muchas cumbres tepuyanas poseen extensas áreas de roca desnuda, a pesar de estar bajo climas húmedos a perhúmedos. Así pues, el hecho de no haber encontrado todavía turbas correspondientes al UMG en Pantepui podría ser perfectamente un efecto de muestreo (Rull, 2004c).

Se ha intentado establecer un paralelismo con montañas neotropicales situadas a la misma latitud que las TAG. Según los estudios paleoecológicos disponibles, la vegetación montana neotropical descendió unos 1 100 m en promedio, durante el UMG (Farrera et al., 1999). En los Andes septentrionales, el páramo, que es actualmente el tipo de vegetación de mayor altitud, extendiéndose entre la línea de árboles (~ 3 000 m) y el límite inferior de las nieves perpetuas (~ 4 700 m) sustituyó a los bosques por debajo de los 3 000 m de altitud (Luteyn, 1999). En las TAG, sin embargo, la mayor altitud corresponde al Cerro Neblina (3 014 m), mientras que la mayoría de las cumbres se sitúan entre 2 000 y 2 500 m (Berry et al., 1995). Por consiguiente, no disponemos de análogos modernos para inferir la vegetación de los tepuis durante el UMG, utilizando esta aproximación. Se puede suponer que los tepuis más bajos, de alrededor de 1 500 m de altitud, poseían una vegetación similar a la que hoy en día crece en las cimas de los más altos; sin embargo, la vegetación que crecía por encima de 1 800-2 000 m sólo se puede caracterizar mediante análisis paleoecológicos. Sería especialmente interesante conocer si en ese momento existían especies actualmente ausentes, debido a la existencia de ambientes desconocidos en las actuales TAG.

Un modelo alternativo de diversificación durante el Pleistoceno

Como ya se ha indicado anteriormente, las particulares características de la flora de Pantepui se explican por la combinación de vicariancia y migración vertical. Parte de la flora habría descendido y ascendido sucesivamente siguiendo la alternancia glacial-interglacial, respectivamente, mientras que otra parte, más adaptada a mayores altitudes, habría evolucionado aisladamente en las cimas, debido a barreras topográficas (Rull, 2004a, b). Las vías migratorias para tal comportamiento las habrían proporcionado diversos accidentes topográficos, principalmente grandes valles que comunican las tierras altas con las tierras bajas y crestas, que proporcionan innumerables posibilidades de conexión. A pesar de la impresión de aislamiento que produce la observación de la topografía tepuyana, en realidad

son poquísimos los tepuis cuyas cumbres se encuentran totalmente aisladas (Huber, 1988). De esta forma, durante las glaciaciones, habría existido diversificación taxonómica tanto en las pendientes y tierras bajas, por hibridación y poliploidía, como en las tierras altas, por vicariancia, resultando en un incremento general de diversidad. Adicionalmente, la compleja topografía de las TAG habría proporcionado un elevado grado de heterogeneidad ambiental, determinando diferentes patrones biogeográficos, dependiendo de la magnitud de los desplazamientos verticales, el rango altitudinal de las especies implicadas y su tolerancia a los cambios ambientales (Rull, 2004c). El resultado es un aumento considerable de la diversidad durante las glaciaciones, debido en gran parte a la migración vertical de especies montanas y no sólo de especiación alopatrica en aislamiento, como predice la HR.

Las condiciones glaciales han sido dominantes durante aproximadamente el 80% del Pleistoceno (Willis & Whittaker, 2000), por lo que pueden considerarse las condiciones 'normales' a las que las especies están adaptadas, mientras que los interglaciales pueden verse como fases cortas de calentamiento climático que las especies han tenido que soportar para persistir (Bush, 2002). Por lo tanto, durante los interglaciales, las especies menos tolerantes al calor habrían escapado a la extinción por migración pendiente arriba, hacia ambientes más frescos, situados mayoritariamente en las pendientes y las cimas de los tepuis. Eso significa que, gracias a la existencia de las TAG, estas especies propias de tierras bajas han podido sobrevivir a los interglaciales, lo cual tal vez no fue posible para muchas otras del centro de la cuenca amazónica, por estar demasiado alejadas de cualquier región elevada. De la misma forma, es muy probable que especies adaptadas a grandes altitudes se hubieran extinguido local o totalmente por desaparición de su hábitat, debido al ascenso generalizado de la temperatura. Así pues, contrariamente a las predicciones de la HR, la tónica esperada para los interglaciales es una reducción de la diversidad, más que una expansión a partir de los centros de diversidad y endemismo de Pantepui. En resumen, tanto en las glaciaciones como en los interglaciales, la HR predice eventos evolutivos no sólo diferentes, sino en muchos sentidos contrarios a los derivados de los estudios paleoecológicos.

La HR no es el marco adecuado para analizar los patrones bióticos de la región de Guayana, que aparece como un área de diversificación muy dinámica, más que un centro de especiación estable. La elevada biodiversidad y el alto grado de endemismo de las TAG deben verse bajo una perspectiva de cambio climático en un ambiente extraordinariamente heterogéneo. Además, estas montañas podrían haber actuado como 'bombas de especies' para las llanuras circundantes, ya que las repetidas migraciones verticales podrían haber dispersado las nuevas especies a través de las tierras bajas y medias, incrementando así su diversidad (Fjeldsa & Lovett, 1997). En este sentido, es importante destacar la potencial contribución de las laderas de los tepuis (Fig. 1) en la evolución de la biota, tanto de las tierras altas como de las llanuras, por su posición altitudinal intermedia. Estos ambientes, todavía vírgenes para la ciencia, parecen haber sido cruciales para garantizar el flujo genético y evitar la extinción tanto en los glaciales como en los interglaciales. Algunos autores incluso opinan que los refugios debemos buscar-

los en esas laderas (Marcano, 1999). Otros resultados similares obtenidos en montañas neotropicales (Bush & Colinvaux, 1990; Bush et al., 1992) nos sugieren que estamos ante posibles fenómenos de escala regional, pero las dimensiones y la heterogeneidad espacial de las cuencas del Orinoco y el Amazonas (cuya extensión conjunta es mayor que la de Europa) hace cualquier generalización peligrosa, con las evidencias disponibles hasta el momento.

Consideraciones finales y recomendaciones para estudios futuros

La existencia de refugios glaciales y la subsiguiente expansión interglacial de las especies ha sido ampliamente documentada en las zonas templadas de Europa y Norteamérica mediante análisis palinológicos y de microfósiles (p. ej. Brewer et al., 2002; Davis, 1981; Huntley & Birks, 1983; Tzedakis, 1993; Tzedakis et al., 2000; Webb, 1987), pero parece demasiado simple para los trópicos (Bush, 1994; Willis & Whittaker, 2000). Casos como el de las TAG añaden todavía mayor complejidad debido a la variedad de respuestas de las plantas a los cambios climáticos en un ambiente fisiográficamente tan heterogéneo, que hace pensar en la necesidad de más de un modelo de diversificación para el Neotrópico (Willis & Whittaker, 2000). El aparente fracaso de la HR para explicar los patrones bióticos de las TAG y otras regiones neotropicales (Colinvaux et al., 2000) no cuestiona sólo esta hipótesis, sino cualquier otro intento de generalización *a priori*, basada en el limitado número de evidencias paleoecológicas disponibles todavía. La búsqueda de una teoría general, sin embargo, no debe abandonarse, sino continuarse, aunque con una actitud más abierta. El debate más fructífero no es acerca de la validez o no de la HR, sino de la existencia o no de regularidades en los mecanismos que han dado lugar a los patrones locales y regionales de diversidad y endemismo en el Neotrópico. Para ello, todavía se necesita una cantidad ingente de trabajo paleoecológico y, si existe algún patrón evolutivo general, seguro que se pondrá de manifiesto. En lugar de utilizar cualquier nuevo dato puntual y potencialmente sesgado para apoyar o refutar la HR, como se ha venido haciendo hasta ahora, se requiere de programas extensivos de muestreo y sondeo que contemplen la heterogeneidad, tanto fisiográfica como biótica, existente. Paralelamente, se deberían llevar a cabo estudios de filogenia molecular, como análisis de ADN, en las especies más significativas, para verificar la validez de los modelos evolutivos propuestos. Todo esto es virtualmente imposible sin amplios programas de cooperación internacional.

Agradecimientos

El autor agradece sus observaciones a uno de los árbitros (I. Granzow), por haber contribuido a aclarar algunos puntos del manuscrito. Este trabajo ha sido posible gracias al programa 'Ramón y Cajal' del anterior Ministerio de Ciencia y Tecnología (actualmente Ministerio de Educación y Ciencia) de España.

Referencias

- Ab'Sáber, A. N. 1982. Paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. *In*: G. T. Prance (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York, p. 41-59.
- Absy, M. L. & van der Hamen, T. 1976. Some palaeoecological data from Rondonia, southern part of the Amazon Basin. *Acta Amazonica* 6: 293-299.
- Absy, M. L.; Cleef, A.; Fournier, M.; Martin, L.; Servant, M.; Sifeddine, A.; Ferreira, M.; Soubies, F.; Suguio, K.; Turq, B & van der Hammen, T. 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60 000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *C. R. Acad. Sci. II* 312: 673-678.
- Barber, K. E. 1981. *Peat stratigraphy and climatic change*. Balkema, Rotterdam.
- Berry, P. E.; Holst, B. K. & Yatskievych, K. (eds.) 1995. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1, Introduction. Missouri Bot. Gard. Press, St. Louis.
- Brewer, S.; Cheddadi, R.; de Beaulieu, J. L. & Reille, M. 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecol. Manag.* 156: 27-48.
- Briceño, H. O. & Schubert, C. 1990. Geomorphology of the Gran Sabana, Guayana Shield, southeastern Venezuela. *Geomorphology* 3: 125-141.
- Burnham, R. J. & Graham, A. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Ann. MO Bot. Gard.* 86: 546-589.
- Bush, M. B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *J. Biogeogr.* 21: 5-17.
- Bush, M. B. 1996. Amazonian conservation in a changing world. *Biol. Conserv.* 76: 219-228.
- Bush, M. B. 2002. Distributional change and conservation on the Andean flank, a palaeoecological perspective. *Global Ecol. Biogeogr.* 11: 463-473.
- Bush, M. B. & Colinvaux, P. A. 1990. A long climatic and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. *J. Veg. Sci.* 1: 105-118.
- Bush, M. B.; Colinvaux, P. A.; Wiemann, M. C.; Piperno, D. R. & Liu, K. B.. 1990. Pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. *Quaternary Res.* 34: 330-345.
- Bush, M. B., Piperno, D. R.; Colinvaux, P. A.; de Oliveira, P.; Krissek, L. A.; Miller, C. & Rowe, W. E. 1992. A 14,300 year paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panama. *Ecol. Monogr.* 62: 251-275.
- Bush, M. B.; Stute, M.; Ledru, M.-P.; Behling, H.; Colinvaux, P. A.; de Oliveira, P. E.; Grimm, E. C.; Hooghiemstra, H.; Haberle, S.; Leyden, B. W.; Salgado-Labouriau, M. L. & Webb, R. 2001. Paleotemperature estimates for the lowland Americas between 30° S and 30° N at the Last Glacial Maximum. *In*: V. Markgraf (ed.) *Interhemispheric Climate Linkages*. Acad. Press, San Diego, p. 293-306.
- Colinvaux, P. A. 1997. An arid Amazon? *Trends Ecol. Evol.* 12: 318-319.
- Colinvaux, P. A. 1998. A new vicariance model for Amazon endemics. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 7: 95-96.
- Colinvaux, P. A. & de Oliveira, P. E. 2001. Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. *Palaeogeogr. Palaeocl.* 166: 51-63.
- Colinvaux, P. A.; de Oliveira, P. E.; Moreno, J. E.; Miller, M. C. & Bush, M. B. 1996. A long pollen record from Lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274: 85-88.

- Colinvaux, P. A.; de Oliveira, P. E. & Bush, M. B. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Sci. Rev.* 19: 141-169.
- Connor, E. F. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends Ecol. Evol.* 1: 165-168.
- Clymo, R. S. 1978. A model of peat growth. *In*: O. W. Heal & O. F. Perkins (eds.) *Production ecology of British moors and grasslands*. Springer, Berlin, p. 183-223.
- Davis, M. B. 1981. Quaternary history and the stability of forest communities. *In*: D. C. West; H. H. Shugart & D. B. Botkin (eds.) *Forest Succession: Concepts and Applications*. Springer, N. York, p. 132-153.
- Farrera, I.; Harrison, S.P.; Prentice, I.C.; Ramstein, G.; Guiot, J.; Bartlein, P. J.; Bonnefille, R.; Bush, M. B.; Cramer, W.; von Grafenstein, U.; Holmgreen, K.; Hooghiemstra, H.; Hope, G.; Jolly, D.; Lauritzen, S. E.; Ono, Y.; Pinot, S.; Stute, M. & Yu, G. 1999. Tropical climates at the Last Glacial Maximum: a new synthesis of terrestrial palaeoclimate data. I. Vegetation, lake-levels and geochemistry. *Clim. Dynam.* 15: 823-856.
- Fjeldsa, J. & Lovett, J. C. 1997. Biodiversity and environmental stability. *Biodivers. Conserv.* 6: 315-323.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodivers. Conserv.* 6: 451-476.
- Hewitt, G. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 247-276.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- Hooghiemstra, H. & van der Hammen, T. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Sci. Rev.* 44: 147-183.
- Huber, O. 1987. Consideraciones sobre el concepto de Pantepui. *Pantepui* 2: 2-10.
- Huber, O. 1988. Guayana highlands versus Guayana lowlands, a reappraisal. *Taxon* 37: 595-614.
- Huber, O. (ed.). 1992. *El Macizo del Chimantá. Un ensayo ecológico tepuyano*. O. Todtman, Caracas.
- Huntley, B. & Birks, H. J. B. 1983. *An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe 0-13,000 Years Ago*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Liu, K. B. & Colinvaux, P. A. 1985. Forest changes in the Amazon basin during the last glacial maximum. *Nature* 318: 556-557.
- Luteyn, J. L. 1999. *Páramos. A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. Missouri Bot. Gard. Press, St. Louis.
- Maguire, B. 1970. On the flora of the Guayana Highland. *Biotropica* 2: 85-100.
- Marcano, V. 1999. Caracterización de los microrefugios de la Gran Sabana, Estado Bolívar, a partir del estudio ecofísico de sus comunidades de plantas inferiores y hongos. *Rev. Latinoam. Ecol.* 5, 1-29.
- Meadows, M. E. 1988. Late Quaternary peat accumulation in southern Africa. *Catena* 15: 459-472.
- Mittermeier, R. A.; Myers, N.; Thomsen, J. B.; Fonseca, G. A. B. & Olivieri, S. 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conserv. Biol.* 12: 516-520.
- Mayr, E. & Phelps, W. H. 1967. The origin of the bird fauna of the southern Venezuelan highlands. *B. Am. Mus. Nat. Hist.* 136: 269-328.

- Nores, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *J. Biogeogr.* 26: 475-485.
- Olsson, D. M.; Dinerstein, E.; Abell, R.; Alnutt, T.; Carpenter, Ch.; McClenachan, L.; D'A-mico, J.; Hurley, P.; Kassem, K.; Strand, H.; Taye, M. & Thieme, M. 2000. *The Global 2000: a representation approach to conserving Earth's distinctive ecoregions.* World Wildlife Fund, Washington.
- Prance, G.T. (ed.) 1982. *Biological Diversification in the Tropics.* Columbia Univ. Press, N. York.
- Rull, V. 2003. Sherlock Holmes y el Mundo Perdido. *Hist. Nat.* 3: 24-33.
- Rull, V. 2004a. An evaluation of the lost world and the vertical displacement hypotheses in the Chimanta massif, Venezuelan Guayana. *Global Ecol. Biogeogr.* 13: 141-148.
- Rull, V. 2004b. Is the 'Lost World' really lost? Palaeoecological insights into the origin of the peculiar flora of the Guayana Highlands. *Naturwissenschaften*, 91: 139-142.
- Rull, V. 2004c. Biogeography of the 'Lost World': a palaeoecological perspective. *Earth-Sci. Rev.* 67: 125-137.
- Rull, V.; Schubert, C. & Aravena, R. 1988. Palynological studies in the Venezuelan Guayana Shield: preliminary results. *Curr. Res. Pleistocene* 5: 54-56.
- Schubert, C. & Fritz, P. 1985. Radiocarbon ages of peat, Guayana Highlands Venezuela.. *Naturwissenschaften* 72: 427-429.
- Schubert, C.; Briceño, H. O. & Fritz, P. 1986. Paleoenvironmental aspects of the caroní-Paragua river basin southeastern Venezuela. *Interciencia* 11: 278-289.
- Steyermark, J. A. 1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela, their relict and endemic element. *In: K. Larsen K & L. Holm-Nielsen (eds.) Tropical Botany.* Acad. Press, N. York, p. 185-221.
- Steyermark, J. A. Speciation and endemism in the flora of the Venezuelan tepuis. *In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.) High altitude tropical biogeography.* Oxford Univ. Press, N. York, p. 317-373.
- Steyermark, J. A. & Dunsterville, G. C. K. 1980. The lowland floral element of the summit of Cerro Guaiquinima and other cerros of the Guayana Highlands of Venezuela. *J. Biogeogr.* 7: 285-303.
- Tzedakis, P. C. 1993. Long-term tree populations in northwest Greece through multiple Quaternary climatic cycles. *Nature* 364: 437-440.
- Tzedakis, P. C.; Lawson, I. T.; Frogley, M. R.; Hewitt, G. M. & Preec, R. C. 2002. Buffered tree population changes in a Quaternary refugium: evolutionary implications. *Science* 297: 2044-2047.
- van der Hammen T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.* 1: 3-26.
- van der Hammen, T. & Hooghiemstra, H. 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Sci. Rev.* 19: 725-742.
- Webb, T. 1987. The appearance and disappearance of major vegetational assemblages: Long-term vegetational dynamics in eastern North America. *Vegetatio* 69: 177-187.
- Willis, K. J. & Whittaker, R. J. 2000. The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.
- WWF & IUCN. 1997. *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation.* Vol. 3. The Americas. IUCN Publ. Unit, Cambridge.