

# Cambio climático y diversidad de la flora vascular en las montañas tabulares de Guayana

Valentí Rull

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

Teresa Vegas-Vilarrúbia

Universitat de Barcelona. Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia Diagonal 645, 08028 Barcelona. Spain

Sandra Nogué

Universitat Autònoma de Barcelona. Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia. 08193 Bellaterra (Barcelona). Spain

Manuscrito recibido en octubre de 2005

## Resumen

Una de las posibles consecuencias del calentamiento global es la extinción de especies de alta montaña por migración ascendente de las condiciones ambientales y pérdida de hábitat, fenómeno que, por el momento, ha sido considerado únicamente en montañas templadas y boreales. Este trabajo analiza la misma situación en montañas tropicales y estima el grado de amenaza de la flora vascular de las cimas de las montañas neotropicales de Guayana, al norte de Sudamérica. Del estudio basado en una muestra de 83 especies, entre aproximadamente el 8 y el 33% de las mismas se encuentran en peligro de extinguirse debido a la desaparición de su hábitat. La mayoría de estas especies son endémicas de Guayana, por lo que su desaparición afectaría a la biodiversidad global.

**Palabras clave:** calentamiento global, biodiversidad, pérdida de hábitat, plantas vasculares, montañas, Sudamérica, Guayana.

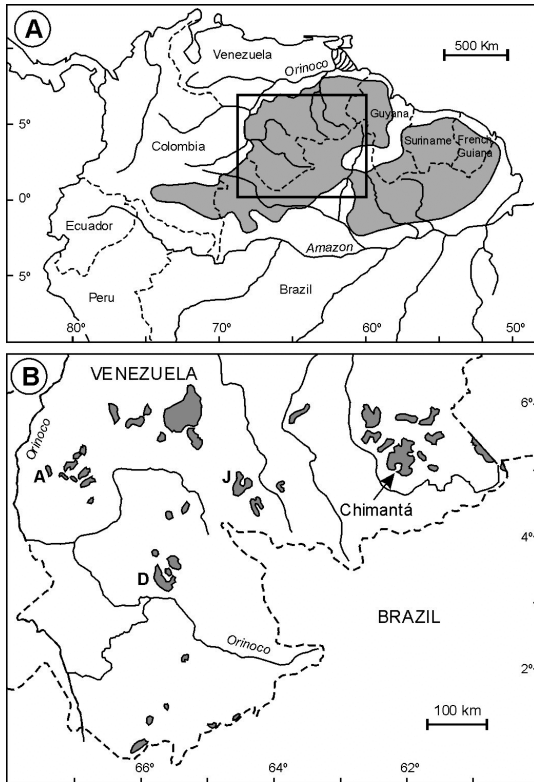
## Abstract

Among the potential consequences of the projected global warming on high-mountain environments is biodiversity loss by upward migration of environmental conditions and the consequent habitat vanishing for upland species. So far, such effect has been considered only for temperate and boreal mountain ranges. Here, the same situation is analysed on the neotropical Guayana mountains, in northern South America. A preliminary appraisal based on 83 species of vascular plants shows that 8-33% of them are threatened of extinction by habitat loss. Most are endemic, hence their disappearance would affect global biodiversity.

**Key words:** Global warming, biodiversity, habitat loss, vascular plants, mountains, South America, Guayana.

## Introducción

Pantepui es una provincia biogeográfica discontinua formada por ‘islas’ topográficas, constituidas por las cimas más o menos planas de las montañas tabulares de Guayana, los *tepuis*, situadas entre las cuencas del Orinoco y el Amazonas (Fig. 1). Este territorio, que se encuentra entre los 1 500 y 3 014 m de altitud y tiene una extensión total de 5 000 km<sup>2</sup>, posee una elevada biodiversidad y un alto grado de endemismo, como se puede apreciar en el caso de las plantas vasculares (Tabla 1), los organismos mejor estudiados de la zona. Las cimas de los tepuis son prácticamente inaccesibles por tierra y se encuentran completamente deshabitadas. Están protegidas de la acción perturbadora directa de los humanos (incendios, turismo, construcción, minería, etc.), por esta inaccesibilidad, por hallarse en parte dentro del Parque Nacional Canaima y por tratarse de un Área Bajo



**Figura 1.** Mapa de localización. A) Situación geográfica de las Tierras Altas de Guayana (recuadro). El área gris corresponde al Escudo de Guayana. B) Ampliación del rectángulo del mapa anterior, mostrando, en gris, la provincia discontinua de Pantepui.

Régimen de Administración Especial (ABRAE) de Venezuela, país que alberga más del 90% de estas montañas tabulares.

Sin embargo, los posibles efectos del calentamiento global previsto para el presente siglo no han sido considerados todavía en esta región. A nivel global, una de las posibles consecuencias del cambio climático es la pérdida generalizada de biodiversidad (McCarthy et al., 2001). En las zonas montañosas, parte de la biodiversidad se perdería por desaparición del hábitat favorable para las distintas especies, debido a la migración ascendente de las condiciones ambientales (Dirnbock et al., 2003; Körner, 2004). Este fenómeno se ha documentado en las zonas templadas, comparando estudios florísticos históricos y actuales (Grabherr et al., 1994; Keller et al., 2000; Pauli et al., 1996; Parmesan & Yohe, 2003; Root et al., 2003; Dullinger et al., 2003). En las montañas tropicales, se considera que la mayor amenaza es el aumento en la intensidad en el uso de la tierra (Molau, 2004), por lo que la eventual pérdida de biodiversidad por desaparición de hábitat debida al calentamiento global no ha sido analizada hasta el momento.

Tradicionalmente, la región de Guayana se ha considerado bastante estable desde el punto de vista ambiental. Sin embargo, estudios paleoecológicos recientes han registrado desplazamientos verticales de taxones de alta montaña en respuesta a oscilaciones de la temperatura (Rull, 2004a). La magnitud de estos desplazamientos es de pocos cientos de metros en el Holoceno (los últimos ~11 500 años) y de más de 1 000 m en el Pleistoceno (los últimos ~2 millones de años). Por ejemplo, durante el máximo de la última glaciación, ocurrido hace unos 21 000 años, las temperaturas medias del Neotrópico eran unos 5-6 °C inferiores a las actuales y los biomas estaban desplazados alrededor de 1 100 m por debajo de su posición actual (Farrera et al., 1999; Rull, 2004b, c). Por consiguiente, el calentamiento posterior que ha conformado la situación actual se ha producido a una tasa promedio de unos 0.025 °C por siglo, que puede considerarse la tasa de cambio natural, libre de influencia humana, a la cual los organismos están adaptados. Para el año 2100, el IPCC pronostica un aumento de entre 2 y 4 °C de las temperaturas medias en el norte de Sudamérica (Houghton et al., 2001), lo que supone tasas 80 a 160 veces mayores que las naturales para las especies de Guayana. Además, considerando el descenso adiabático actual del área, de -0.6 °C por cada 100 m de altitud (Huber, 1995a), la migración vertical ascendente de los pisos altitudinales en los tepuis sería de entre unos 300 a 700 m en dicho escenario futuro. Las consecuencias para la biota de las cimas de los

**Tabla 1.** Número de taxones de plantas vasculares conocidos en Pantepui, indicando los endemismos a nivel de Pantepui y del Escudo de Guayana (Berry et al., 1995).

	Presentes Pantepui	Endemismos Pantepui	Endemismos Guayana
<b>Familias</b>	158	1 (<1%)	4 (2.5%)
<b>Géneros</b>	630	23 (3.7%)	85 (13.5%)
<b>Especies</b>	2 322	766 (33.0%)	1 517 (65.3%)

tepuis podrían ser catastróficas, debido a la dificultad de soportar tasas de cambio tan elevadas y a la desaparición y/o fragmentación del hábitat de especies adaptadas a las mayores altitudes. Como consecuencia, existe una amenaza evidente de pérdida de biodiversidad que, debido al elevado endemismo, sería en parte de carácter global.

El propósito de este trabajo es estimar la magnitud de extinción potencial de especies de plantas vasculares por desaparición de hábitat. Las plantas vasculares, además del relativamente elevado grado de conocimiento que se posee sobre las mismas, son organismos reconocidos como buenos indicadores de la biodiversidad general (Kier et al., 2005; Villaseñor et al., 2005). Con estos resultados, se proponen estudios más detallados que conduzcan a una evaluación real del riesgo de pérdida de biodiversidad y permitan diseñar las medidas necesarias para su conservación.

## Material y métodos

El presente análisis utiliza una muestra taxonómica representativa de 83 especies, correspondientes a los 23 géneros endémicos de Pantepui (Berry et al., 1995) y a tres géneros que dominan los principales tipos de vegetación: bosques de galería (*Bonnetia*), arbustales paramoides (*Chimantaea*) y herbazales tepuyanos (*Stegolepis*) (Huber, 1995b). Los datos botánicos y fitogeográficos del análisis proceden de Huber (1988), de la Flora de Guayana (Steyermark et al., 1995-2005) y de la base de datos w<sup>3</sup>TROPICOS (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>), mantenida por el Missouri Botanical Garden. Para estimar la desaparición potencial de hábitat se utiliza un análisis de desplazamiento de rango altitudinal (DRA) simple. Este análisis consiste en estimar el aumento de temperatura ( $\Delta T$ ) necesario para que el límite altitudinal inferior (LAI) del rango de altitud donde una determinada especie está presente iguale o supere la altitud máxima del tepui o tepuis donde se encuentra, o hábitat potencial máximo (HPM), lo que resultaría en la desaparición total del hábitat altitudinal potencial de la especie.

## Resultados

### *Especies de géneros endémicos*

La tabla 2 muestra que de los géneros endémicos de Pantepui, aproximadamente una tercera parte (todos monotípicos) están en peligro de perder su hábitat altitudinal ante un calentamiento de 2 a 4 °C como el previsto. Además, 9 especies de géneros politípicos que no están amenazados en su conjunto, sí lo están individualmente (*Achnopogon steyermarkii*, *Chimantaea lanocaulis*, *Ch. rupicola*, *Glossarion bilabiatum*, *Quelchia conferta*, *Q. eriocaulis*, *Brewcaria marahuacae*, *Tepuia vareschii* y *T. intermedia*). En resumen, de las 45 especies correspondientes a los 23 géneros endémicos, 16 (aproximadamente el 35%) están amenazadas de extinción por pérdida de hábitat.

*Especies de géneros dominantes*

*Bonnetia*, un género ampliamente distribuido en Guayana, está representado por 26 especies de las cuales 24 se encuentran en las cimas tepuyananas y 14 están restringidos a esta provincia fitogeográfica (Huber, 1988). El análisis de DRA muestra que la mitad de las especies que habitan las cumbres tepuyananas, todas endémicas excepto una, están amenazadas de pérdida de hábitat (Tabla 3). Algunas de estas

**Tabla 2.** Análisis de desplazamiento altitudinal de rango (DRA) para los géneros endémicos de Pantepui, en relación con el riesgo de pérdida de hábitat por migración ascendente de las condiciones ambientales debido al calentamiento previsto para el presente siglo. LAI = límite altitudinal inferior, HPM = hábitat potencial máximo, DPH = desplazamiento necesario para la pérdida total del hábitat (HPM-LAI),  $\Delta T$  = incremento de temperatura requerido para la pérdida total del hábitat, deducido a partir de DPH, utilizando el descenso adiabático de temperatura de  $-0.6\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$  altitud. Los géneros amenazados de extinción por pérdida de hábitat están indicados con un asterisco. **Nota.**— El género endémico *Ochthephilus* (Melastomataceae) no se ha incluido por falta de información. Los datos originales utilizados para construir la tabla proceden de Berry et al. (1995).

Género	Familia	LAI	HPM	DPH	$\Delta T$	Especies
<i>Saccifolium</i> *	Saccifoliaceae	2 700	3 014	314	1.9	1
<i>Marahuacea</i> *	Rapateaceae	2 400	2 800	400	2.4	1
<i>Comoliopsis</i>	Melastomataceae	2 300	3 014	714	4.3	1
<i>Tyleropappus</i> *	Asteraceae	2 200	2 358	158	0.9	1
<i>Nebliantha</i>	Gentianaceae	2 200	3 014	814	4.9	2
<i>Huberopappus</i> *	Asteraceae	2 000	2 400	400	2.4	1
<i>Mallophyton</i> *	Melastomataceae	2 000	2 650	650	3.9	1
<i>Coccochondra</i> *	Rubiaceae	2 000	2 400	400	2.4	1
<i>Achnopogon</i>	Asteraceae	1 800	2 650	850	5.2	2
<i>Pyrrothiza</i>	Haemodoraceae	1 800	3 014	1 214	7.3	1
<i>Coryphothamnus</i>	Rubiaceae	1 700	2 450	750	4.5	1
<i>Achlyphilla</i>	Xyridaceae	1 700	3 014	1 314	7.9	1
<i>Chimantaea</i>	Asteraceae	1 600	2 650	1 050	6.3	9
<i>Glossarion</i>	Asteraceae	1 600	3 014	1 414	8.5	2
<i>Quelchia</i>	Asteraceae	1 600	2 650	1 050	6.3	4
<i>Rutaneblina</i>	Rutaceae	1 600	3 014	1 414	8.5	1
<i>Brewcaria</i>	Bromeliaceae	1 500	2 800	1 300	7.8	2
<i>Tepuia</i>	Ericaceae	1 500	2 650	1 150	6.9	7
<i>Celiantha</i>	Gentianaceae	1 500	3 014	1 514	9.1	3
<i>Adenarake</i>	Ochnaceae	1 500	3 014	1 514	9.1	1
<i>Aracamunia</i> *	Orchidaceae	1 500	1 600	100	0.6	1
<i>Adenanthe</i>	Ochnaceae	1 300	2 650	1 350	8.1	1

especies son dominantes en los bosques de galería que constituyen una de las pocas formaciones arbóreas de las cimas tepuyanas (Huber, 1995b), por lo que comunidades enteras podrían estar amenazadas. De las 28 especies de *Stegolepis* presentes en Guayana, 25 se encuentran en Pantepui y 15 están restringidas a estas cumbres, muchas de ellas incluso a un solo tepui (Huber, 1988). En este caso, sólo 4 especies, endémicas locales, están amenazadas de pérdida de hábitat y un número similar se encuentra cerca del límite (Tabla 3). La mayoría de herbazales tepuyanos están dominados por especies de este género (Huber, 1995b), por lo que su desaparición comportaría un cambio muy significativo en la flora y la vegetación de Pantepui. El caso de *Chimantaea* es muy peculiar puesto que, a diferencia de *Bonnetia* y *Stegolepis*, este género se encuentra restringido a las mayores altitudes de un solo macizo tepuyano, el Chimantá, y sus alrededores (Fig. 1) (Huber, 1992). Dos de sus especies perderían el hábitat con un calentamiento de 2 a 4 °C, mientras que otras seis están muy cerca del límite (Tabla 3) y, si bien su hábitat altitudinal potencial no desaparecería totalmente, quedaría reducido a unas pocas y diminutas áreas aisladas de las cumbres más altas.

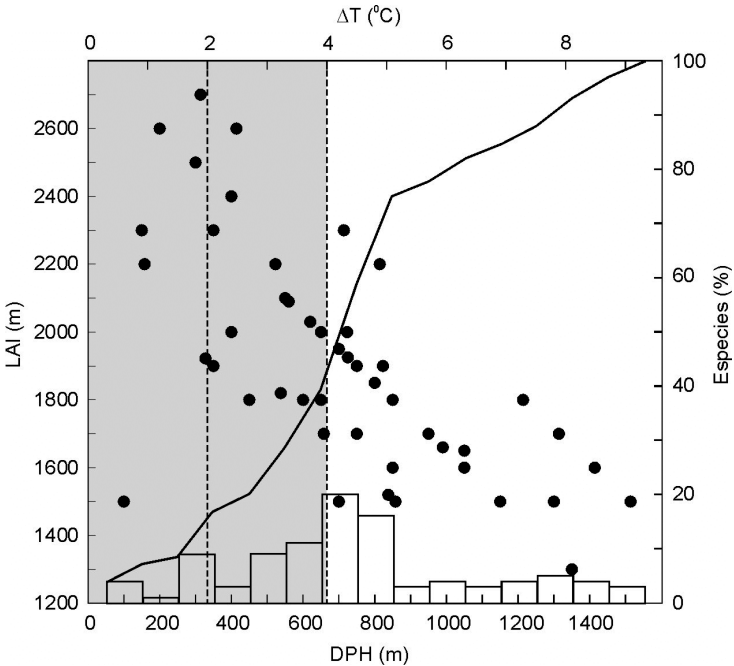
## Discusión

En conjunto, el número de especies que perderían totalmente su hábitat altitudinal por un aumento térmico de 2 a 4 °C sería de 7 a 27, lo que representa del 8 al 33% del total. Sin embargo, las predicciones del IPCC se revisan periódicamente y la continuidad de los estudios botánicos y fitogeográficos pueden modificar eventualmente los límites altitudinales de las especies. Para incorporar estos aspectos en un modelo predictivo, se pueden representar conjuntamente los parámetros diagnósticos clave de una forma dinámica, de manera que se puedan inferir directamente las consecuencias de cualquier cambio en los mismos (Fig. 2). Por ejemplo, para las especies estudiadas aquí, la pérdida de hábitat es insignificante con un aumento de menos de 1 °C y crece rápidamente a partir de 2 °C, alcanzando un máximo a los 4-5 °C. Un calentamiento de 5 °C determinaría la pérdida de hábitat altitudinal de más del 70% de las especies consideradas, lo que es poco probable según las estimaciones vigentes (Houghton et al., 2001). Es interesante recordar que desde el máximo de la última glaciación se ha producido un aumento de temperatura similar, por lo que se podría pensar en una pérdida de biodiversidad de magnitud semejante desde entonces. Esto apoyaría la idea de la existencia de comunidades desconocidas, sin contrapartes actuales, en Pantepui, durante el último máximo glacial (Rull, 2005).

También hay que considerar que los resultados del análisis de DRA no implican necesariamente extinción, puesto que hay factores que pueden reducir o aumentar dicho riesgo. Por ejemplo, en montañas templadas hay evidencias de que las tasas de migración reales pueden ser menores que las deducidas utilizando el descenso térmico adiabático (Grabherr et al., 1994), lo que reduce el riesgo de extinción real. Por otra parte, no sólo la desaparición total del hábitat, sino también su reducción y/o fragmentación crítica, son importantes para determinar la supervivencia o no de taxones de montaña (Dirnböck et al., 2003). La excesiva

**Tabla 3.** Análisis de desplazamiento altitudinal de rango (DRA) para las especies de *Bonnetia*, *Stegolepis* y *Chimantaea*. Ver tabla 2 para códigos y detalles. EL = endémicas locales (restringidas a un solo tepui). Las especies amenazadas de extinción por pérdida de hábitat están indicadas con un asterisco. Datos originales de Huber (1988).

Especie	LAI	HPM	DPH	$\Delta T$	EL
<i>Bonnetia bolivarensis</i> *	2 400	2 400	0	0.0	+
<i>B. wurdackii</i> *	2 100	2 650	550	3.3	+
<i>B. chimantensis</i> *	2 090	2 650	560	3.4	
<i>B. toronoensis</i> *	2 030	2 650	620	3.7	+
<i>B. roseifolia</i> *	1 922	2 250	328	2.0	+
<i>B. roraimae</i>	1 900	2 723	823	4.9	
<i>B. huberiana</i>	1 850	2 650	800	4.8	+
<i>B. maguireorum</i>	1 800	3 014	1 214	7.3	+
<i>B. celiae</i> *	1 800	2 400	600	3.6	+
<i>B. tepuiensis ssp. minor</i>	1 800	2 650	850	5.1	+
<i>B. duidae</i> *	1 700	2 358	658	3.9	+
<i>B. neblinae</i>	1 700	3 014	1 314	7.9	+
<i>B. multinervia</i>	1 650	2 700	1 050	6.3	
<i>B. steyermarkii</i>	1 600	2 450	850	5.1	
<i>Stegolepis terramarensis</i> *	2 600	2 800	200	1.2	+
<i>S. maguireana</i>	1 950	2 650	700	4.2	+
<i>S. vivipara</i>	1 925	2 650	725	4.4	+
<i>S. grandis ssp. jauaensis</i> *	1 900	2 250	350	2.1	+
<i>S. ligulata</i>	1 850	2 650	800	4.8	+
<i>S. pauciflora</i> *	1 820	2 358	538	3.2	+
<i>S. jauaensis</i> *	1 800	2 250	450	2.7	+
<i>S. neblinensis</i>	1 700	3 014	1 314	7.9	+
<i>S. parvipetala ssp. chimantensis</i>	1 660	2 650	990	5.9	
<i>S. wurdackii ssp. wurdackii</i>	1 600	3 014	1 414	8.5	+
<i>S. gleasoniana</i>	1 520	2 358	838	5.0	+
<i>S. cardonae</i>	1 500	2 650	1 150	6.9	
<i>S. hitchcockii ssp. hitchcockii</i>	1 500	2 200	700	4.2	+
<i>S. grandis ssp. phelpsiae</i>	1 500	2 200	700	4.2	+
<i>S. membranaceae</i>	1 500	2 800	1 300	7.8	
<i>Chimantaea lanocaulis</i> *	2 300	2 650	350	2.1	+
<i>Ch. rupicola</i> *	2 100	2 650	550	3.3	+
<i>Ch. eriocephala</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. espeletoidea</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. huberi</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. humilis</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. mirabilis</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. acopanensis</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. cinerea</i>	1 800	2 650	850	5.1	+



**Figura 2.** Análisis gráfico del desplazamiento altitudinal de rango. Los puntos negros corresponden a las especies, la línea continua representa la frecuencia acumulativa de pérdida de hábitat y las barras verticales indican la tasa de cambio de este parámetro. El rango de aumento de temperatura para el año 2100 está representado por las líneas de trazos verticales y la región de riesgo, en gris. Los acrónimos se describen en la tabla 2.

reducción de hábitat puede comportar también extinción, por inviabilidad de las poblaciones o por el estímulo competitivo que ello podría representar (Clubbe, 1996). En el caso que nos ocupa, *Chimantaea* sería un buen ejemplo de esta última situación, por la presencia de 6 especies con requerimientos ecológicos similares compitiendo por pequeñas áreas aisladas en las cimas más elevadas del macizo del Chimantá. Otro factor que puede incrementar el riesgo de extinción es la desaparición de especies clave (*sensu* Heywood & Iriondo, 2003), al comprometer la existencia de otras que no estarían directamente amenazadas por el cambio climático, pero sí por los cambios en la estructura de las comunidades donde viven. Es el caso ya comentado de *Bonnetia* y *Stegolepis*. Finalmente, hay que tener en cuenta la posible extinción por exclusión competitiva como consecuencia de la llegada de especies invasoras procedentes de pisos altitudinales inferiores (Clubbe, 1996). En este sentido, hay que destacar las grandes extensiones de comunidades de gramíneas de la Gran Sabana, en las tierras bajas que circundan muchos de los tepuis (Huber, 1995b).



### *Comparación con otras áreas montañosas*

El caso presentado en este estudio podría parecer, en principio, sorprendente, dado el aspecto actual de la vegetación altotepuyana, densa y exuberante. Esto contrasta con la situación de los ecosistemas de alta montaña de zonas templadas situados inmediatamente bajo el piso nival, que soportan condiciones climáticas mucho más adversas. Sin embargo, es de esperar que las comunidades de estas últimas se vean favorecidas por el calentamiento global, que les proporcionará nuevos terrenos que colonizar por la fusión de los hielos actuales y un clima más benévolo. Así, se estima que el 50-90% de los glaciares alpinos europeos habrán desaparecido a finales del presente siglo (Watson & Haeberli, 2004). Además, en las cordilleras con cierta continuidad latitudinal, orientadas en dirección norte-sur, la migración hacia el norte será otra alternativa que evitará la extinción de especies. En el caso de Pantepui y montañas similares, es decir, de cumbres planas y altitud intermedia, sin piso nival y aisladas geográficamente, ninguno de estos mecanismos mitigantes será posible.

Dado el elevado endemismo de la biota altotepuyana, la posible extinción por pérdida de hábitat trasciende el ámbito local y afecta directamente la biodiversidad global. Además, compromete la biodiversidad futura, ya que Pantepui ha sido considerada un área de especiación muy activa, una especie de 'bomba de diversidad' para las cuencas del Orinoco y el Amazonas (Rull 2005). El caso de Pantepui no se limita a su ámbito geográfico. A nivel global, especialmente en islas tropicales y subtropicales y en la región mediterránea, existen muchas otras montañas que poseen características similares (elevado endemismo, aislamiento geográfico, altitud intermedia y ausencia de piso nival), cuya biota culminante podría estar bajo amenazas similares a la comentada aquí.

### *Estudios futuros*

Los resultados de este estudio, aunque preliminares y difícilmente extrapolables por el momento, son una advertencia y justifican estudios más detallados sobre las posibles consecuencias del calentamiento global sobre las comunidades altotepuyanas. Estos estudios deberían incluir observaciones de campo utilizando sistemas remotos de posicionamiento y técnicas de alta resolución para el análisis de datos geográficos (SIG). Este tipo de estudios ha demostrado ser muy útil en otras áreas, combinando la eventual reducción de la superficie habitable por especies de alta montaña con las predicciones de la biogeografía insular, a través de la relación área/biodiversidad (Halloy & Mark, 2003). También sería necesario estudiar la posible migración reciente de la biota tepuyana para comprobar si los fenómenos de este tipo observados en otras montañas de la zona templada (Grabherr et al., 1994; Dirnböck et al., 2003) como consecuencia de la aceleración reciente del calentamiento, se están produciendo en los tepuis. Para ello, sería necesario un mejor conocimiento fitogeográfico de Pantepui y el uso de técnicas más sofisticadas que el análisis de DRA, como por ejemplo modelos espaciales de simulación del área potencial para las especies en estudio, bajo los supuestos del IPCC para el año 2100.

## Agradecimientos

Los autores agradecen los comentarios de dos revisores anónimos, que han contribuido a mejorar el manuscrito. Esta investigación está financiada por el proyecto Pantepui (<http://einstein.uab.es/vrull/pantepui/main.htm>), de la Fundación BBVA, dentro de su programa de Conservación de la Biodiversidad.

## Referencias

- Berry, P. E.; Huber, O.; Holst, B. K. 1995. Floristic analysis and phytogeography. *In*: Berry, P. E.; Holst, B. K. & Yatskievych, K. (ed.), Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 1. Introduction. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, p. 161-191.
- Clubbe, C. 1996. Threats to biodiversity. *In*: Blackmore, R.; Reddish A. (ed.) Global environmental issues. Hodder & Stoughton. London.
- Dirnböck, T.; Dullinger, S.; Grabherr, G. 2003. A regional impact assessment of climate and land use change on alpine vegetation. *J. Biogeogr.* 30: 401-417.
- Dullinger, S.; Dirnböck, T.; Grabherr, G. 2003. Patterns of shrub invasion into high mountain grasslands of the northern calcareous Alps, Austria. *Arctic Antarctic Alpine Res.* 35: 434-441.
- 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.
- Grabherr, G.; Gottfried, M.; Pauli, H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369: 448.
- Halloy, S. R.; Mark, A. F. 2003. Climate-change effects on alpine plant biodiversity: a New Zealand perspective on quantifying the threat. *Arctic Antarctic Alpine Res.* 35: 248-254.
- Heywood, V. H.; Iriondo, J. M. 2003. Plant conservation: old problems, new perspectives. *Biol. Conserv.* 113: 321-335.
- Houghton, J. T.; Ding, Y.; Griggs, D. J.; Nogué, M.; van der Linden, P. J.; Dai, X.; Maskell, K.; Johnson, C. A. 2001. *Climate Change 2001: the scientific basis*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Huber, O. 1988. Guayana highlands versus Guayana lowlands: a reappraisal. *Taxon* 37: 595-614.
- Huber, O. 1992. La vegetación. *In*: Huber, O. (ed.) El macizo del Chimantá, un ensayo ecológico tepuyano. Oscar Todtmann Ed. Caracas, p. 161-178.
- Huber, O. 1995a. Geographical and physical features. *In*: Berry, P. E.; Holst, B. K. & Yatskievych, K. (eds.), Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 1. Introduction. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, p. 1-61.
- Huber, O. 1995b. Vegetation. *In*: Berry, P. E.; Holst, B. K. & Yatskievych, K. (ed.), Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 1. Introduction. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, p. 97-160.
- Keller, F.; Kienast, F.; Beniston, M. 2000. Evidence of response of vegetation to environmental change on high-elevation sites in the Swiss Alps. *Regional. Env. Change* 1: 70-77.
- Kier, G.; Mutke, J.; Dinerstein, E.; Ricketts, T. H.; Küper, W.; Kreft, H.; Barthlott, W. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *J. Biogeogr.* 32: 1107-1116.

- Körner, C. 2004. Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio Spec. Rep.* 13: 11-17.
- McCarthy, J. J., Canziani, O. F., Leary, N. A., Dokken, D. J. & White, K. S. 2001. *Climate Change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Molau, U. 2004. Mountain biodiversity patterns at low and high latitudes. *Ambio Spec. Rep.* 13: 24-28.
- Parmesan, Y.; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Pauli, H.; Gottfried, M.; Grabherr, G. 1996. Effects of climate change on mountain ecosystems-upward shifting of alpine plants. *World Res. Rev.* 8: 382-390.
- Root, T. L.; Price, J. T.; Hal, K. R.; Schneider, S. H.; Rosenzweig, C.; Pounds, J. A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.
- Rull, V. 2004a. An evaluation of the Lost World and Vertical Displacement hypotheses in the Chimantá 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. 2005. Biotic diversification in the Guayana Highlands: a proposal. *J. Biogeogr.* 32: 921-927.
- Steyermark, J. A.; Berry, P. E.; Holst, B. K. (eds.) 1995-2005. *Flora of the Venezuelan Guayana* (9 vols.). Missouri Botanical Garden Press. St. Louis.
- Villaseñor, J. L.; Ibarra-Manríquez G.; Meave, J. A.; Ortiz, E. 2005. Higher taxa as surrogates of plant biodiversity in a megadiverse country. *Conserv. Biol.* 19: 232-238.
- Watson, R. T.; Haeberli, W. 2004. Environmental threats, mitigation strategies and high-mountain areas. *Ambio Spec. Rep.* 13: 2-10.