

ESPECIACION EN LAS AVES DE LA SELVA AMAZONICA

La mayoría de las especies probablemente se originaron en refugios selváticos durante períodos climáticos secos.

JÜRGEN HAFFER

Tomado de: Science, Vol. 165, pp. 131-137

Traducción: CAMILO A. DOMINGUEZ O.

La fauna selvática más rica del mundo se encuentra en las tierras bajas tropicales del centro de Suramérica. Esta fauna habita la vasta selva amazónica, desde la base de los Andes en el oeste hasta la Costa Atlántica en el este, y su distribución se extiende hacia el norte y el sur del valle del Amazonas entre las Guayanas y el Macizo Brasileño respectivamente (Fig. 1). Yo propongo aquí una explicación histórica de la inmensa variedad de la fauna de aves en la selva amazónica postulando que durante varios períodos climáticos secos del Pleistoceno y Post-Pleistoceno, la selva amazónica estaba dividida en una cantidad de pequeñas selvas que estaban aisladas una de otra por espacios abiertos de vegetación no selvática. Las selvas remanentes sirvieron como "áreas de refugio" para numerosas poblaciones de animales silvestres, que desviaron uno de otro durante períodos de aislamiento geográfico. Las selvas aisladas se unieron durante los períodos climáticos húmedos cuando la región descubierta interpuesta se hizo más selvática, permitiendo a las poblaciones de las áreas de refugio extender su distribución. Esta ruptura y reunificación de las varias selvas en el Amazonas se repitió probablemente varias veces durante el Cuaternario y condujo a una rápida diferenciación de la fauna selvática amazónica en tiempos geológicos muy recientes.

Esta interpretación debía ser considerada solamente como un modelo de trabajo basado sobre una serie de inferencias. Puede, sin embargo, servir para comprobar los patrones de distribución de varios tipos de organismos pero una información mucho más concreta de la historia climática y vegetacional de la amazonía, así como de la estructura poblacional y los parentescos de las especies de las aves de la amazonía y otros animales, es necesaria si se trata de reconstruir el curso actual de la formación de especies en áreas particulares o en ciertas familias.

Fluctuaciones climáticas durante el Cuaternario

Las fluctuaciones climáticas planetarias del Pleistoceno y Post-pleistoceno influenciaron severamente las condiciones ambientales de los trópicos. En las montañas, zonas de temperatura altitudinal y zonas biológicas fueron repetidamente comprimidas y expandidas verticalmente durante los períodos fríos y cálidos respectivamente (1). Al mismo tiempo las tierras bajas probablemente permanecieron "tropicales", pero períodos climáticos húmedos y secos causaron vastos cambios en la distribución de la vegetación selvática y no selvática. La continuidad actual de la selva amazónica parece ser una etapa reciente y temporal en la historia vegetacional de Suramérica (2). Observaciones geomorfológicas al sur de Venezuela (3), bajo Amazonas (4), Brasil Central (5) y el Oriente peruano (6), indican que, durante el Cuaternario, condiciones climáticas de aridez prevalecieron repetidamente sobre extensas partes de la Amazonía. Durante estos períodos la selva densa probablemente sobrevivió en un número de pequeños enclaves húmedos (7). Estudios palinológicos al norte de Suramérica (8), también revelaron repetidos cambios vegetacionales sobre grandes áreas durante el Pleistoceno y Post-pleistoceno. Las edades

absolutas de las diversas fases climáticas húmedas y áridas, en particular la edad del último período árido, tan severo, no son conocidas aún. Sin embargo, las correlaciones de los períodos cálido seco y frío húmedo de las tierras bajas de las latitudes tropicales con los períodos glaciales e interglaciales de las regiones templadas permanecen como materia de controversia.

La inmensa importancia de las fluctuaciones climáticas del Cuaternario para la diferenciación final de las faunas del trópico ha sido reconocida desde hace tiempo (9). Stresemann y Grote (10) hace tiempo enfatizaron la significación de los períodos húmedos y secos de la fauna de Africa Central y las Indias Orientales. La extensión de los cambios vegetacionales en Africa ha sido ampliamente demostrada en años recientes por estudios palinológicos detallados (11). Moreau (12) analizó la diferenciación de las faunas de aves del Africa a la luz de la historia geológica y climática del continente africano, en una interpretación muy convincente. Similares análisis zoo-geográficos han sido publicados sobre las faunas de aves de Australia (13), Tasmania (14) y partes de los trópicos del viejo mundo (15). Pero la significación de las fluctuaciones climáticas Cuaternarias para la diferenciación de las faunas selváticas de Suramérica Tropical ha recibido poca atención.

Reconstrucción de los refugios climáticos del Amazonas:

Sobre la base de la teoría de la especiación geográfica (16) asumimos que la mayor parte de las especies selváticas amazónicas se originaron de pequeñas poblaciones que estuvieron aisladas de las poblaciones con ellas relacionadas y divergieron por selección y azar. La mayoría de tales diferenciaciones tomaron sitio probablemente en áreas de refugio restringidas. Entonces nuestro mayor problema

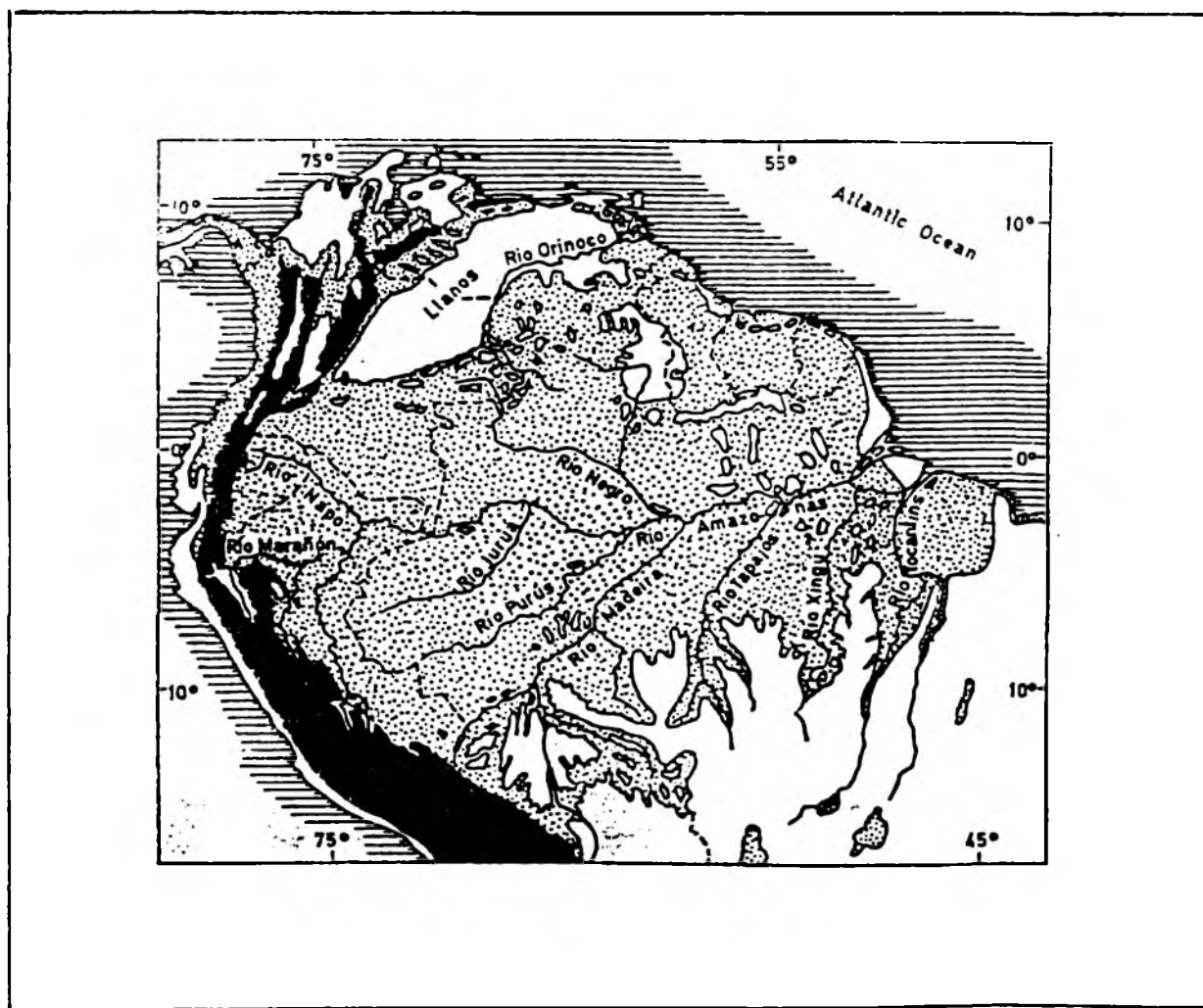


Figura 1.

Distribución de las selvas de tierras bajas tropicales húmedas al centro y al norte de Sur América. Las selvas rodeando regiones de sabana son en su mayoría semi-deciduas. (áreas negras) montañas Andinas por encima de 1.000 mts. (Adaptado de Hueck (38), Hafler (39), Aubréville (40) y Denevan (41) .

consiste en la reconstrucción de la probable localización geográfica de los refugios selváticos. Yo he usado los siguientes criterios para un primer acercamiento tentativo a este problema: (i) Las desigualdades normales de la lluvia anual en la Amazonía, y (ii) patrones de distribución normal de las aves amazónicas, particularmente de super-especies.

Máxima lluvia actual: La lluvia no está uniformemente distribuida sobre las regiones bajas del Amazonas (17, 18). Hay tres centros principales de lluviosidad (Fig. 2) que reciben más de 2.500 mm. de lluvia por año. Esas áreas tienen lluvias a través del año, sin tener una estación seca marcada. El mayor de esos centros de lluvia comprende la parte superior del Amazonas desde el río Jurujá y el alto río Orinoco, hacia el Oeste hasta la base de los Andes, donde la lluvia anual llega de 4.000 a 5.000 mm. El segundo de los tres centros es la región Madeira - Alto río Tapajós, que está separado del Amazonas superior por una especie de corredor seco entre los ríos Negro, Purús y Juruá. El tercer centro comprende el extremo sur de las Guayanas y el área que se extiende hacia el sureste a las bocas del Amazonas. Las regiones muy húmedas de la amazonía occidental y central están separadas del Centro lluvioso cerca a la Costa Atlántica por una zona transversal comparativamente seca que se extiende en una dirección NW - SE, cruzando el bajo Amazonas en los alrededores de Obidos y Santarem. Aunque la mayor parte de esta región es selvática numerosas sabanas aisladas se encuentran allí. Este, comparativamente, cinturón seco, tiene una estación muy seca y la lluvia total anual es menor de 2.000 o aún 1.500 mm. por año. Esta zona conecta las planicies descubiertas de Venezuela Central con la región no sel-

vática del Brasil Central y nordestino. Las áreas relativamente secas del norte y sur de las húmedas regiones bajas del alto Amazonas, extienden su influencia hasta cerca de la base de los Andes hacia el SE y NW respectivamente. En la figura 2 esto es obvio por el notable cambio hacia el SW de las isoyetas en el oriente de Colombia y del curso característico de la isoyeta de los 2.000 mm. cerca a los Andes en el Perú Oriental (donde grandes bosques secos se encuentran desde Bolivia hacia el NW hasta la mitad de los valles del río Ucayali y Huallaga (19) . Las regiones del piedemonte de los Andes al Oriente de Colombia y al SE del Perú representan estrechas extensiones de tierras altas Amazónicas que reciben de 2.000 a 5.000 mm. de lluvia por año. En estas regiones el aire es forzado a subir y pierde su humedad en la forma de neblina y lluvia frecuente.

Reinke (18) ha dado una detallada interpretación climática de estos patrones de lluviosidad y ha discutido el significado de los Andes y de las montañas del interior de las Guayanas para la localización de los máximos normales de lluvia. Durante los períodos áridos la humedad efectiva en el Amazonas fué disminuída por una reducción en lluvia o por un aumento en temperatura y un incremento en evaporación, o por ambas cosas. Yo asumo que, durante las fases secas, la lluvia en las áreas de máxima lluvia normal permaneció tan alta como para permitir el crecimiento continuado de la selva, mientras la selva probablemente desapareció de las áreas intermedias de baja lluviosidad. Siendo que los principales accidentes orográficos que causan las de-

igualdades actuales en la lluvia del Amazonía estuvieron presentes durante la mayor parte del Pleistoceno, posiblemente el patrón de lluvia básicamente fué más o menos constante, aunque probablemente no lo fué del todo, durante los varios períodos climáticos. Por esta razón yo sugiero que los principales refugios selváticos amazónicos de los períodos climáticos áridos coincidieron con los actuales centros de alta lluviosidad.

Patrones de Distribución Actual de las aves amazónicas:

Una importante evidencia indirecta respecto a la posible localización geográfica de los refugios selváticos formados puede ser obtenida también a partir de localizadas especies animales amazónicas, que aparentemente nunca extendieron su distribución más allá de sus centros de supervivencia o áreas de origen. Para las aves del Amazonas yo distingo las siguientes "centros de distribución": (i) Amazónica Superior, desde la base de los Andes hacia el este hasta el río Negro y el Madeira; (ii) Desde las Guayanas al occidente hasta el río Negro y al sur hasta el Amazonas; y (iii) Baja Amazonía al sur del Amazonas, desde el bajo río Tapajos hacia el este hasta la Costa Atlántica. Cada una de estas áreas está caracterizada por algunas especies de aves diferentes y morfológicamente bastante aisladas, que no se extienden más allá de límites aproximados indicados arriba. Un "centro de distribución" adicional es la región entre el río Madeira y el alto río Tapajos donde ocurren varias especies endémicas. El piedemonte de los Andes Peruanos y las selvas de la

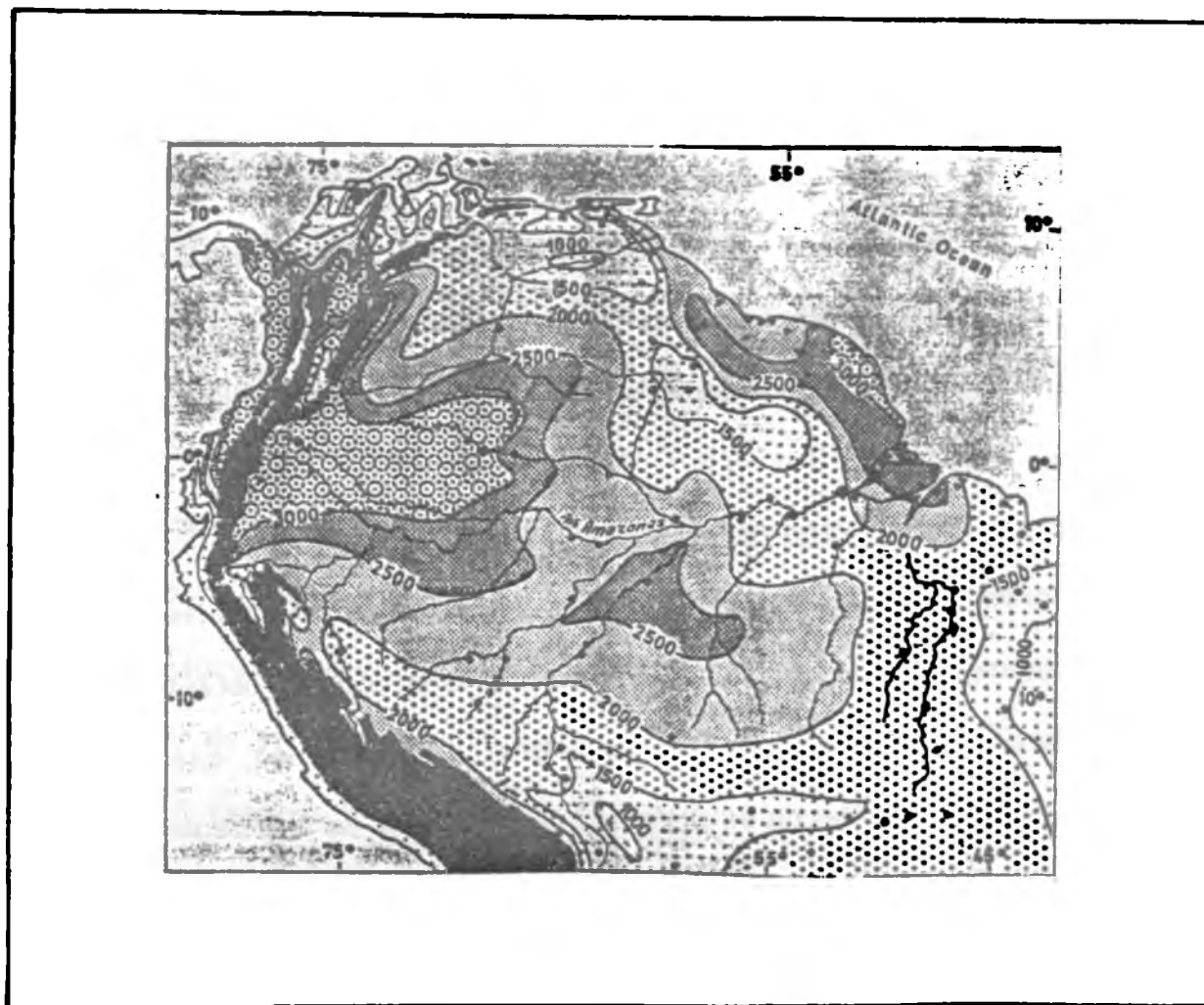


Figura 2

Precipitación total anual (en milímetros) al centro y al norte de Sur América (Puntos grandes) estaciones meteorológicas; (área negra) montañas Andinas por encima de 1.000 mts. (Adaptado de Reinke (18)).

Figura 3.

Distribución de la guacharaca, superficie Ortalis motmot, en la Amazonia. Especies adicionales se encuentran al norte y al sur del área destacada. Las formas trans-andinas son (area



punteada) O. erythroptera (area rallada) O. garrula, y (area de punteado separado) O. ruficauda (adaptado de Vaurie (42)).

Figura 4.

Distribución de un tucán, subespecie (Selenidera maculirostris, en la Amazonia. Poblaciones aisladas adicionales de S. maculirostris ocurren en Brasil oriental . Una hibridiza



ción entre S. reindwardtii y S. Langsdorffii se conoce en el nor-este peruano.

región alto río Negro -Río Orinoco, representan otros de tales centros. Un número de aves de la selva amazónica de interés zoogeográfico particular constituyen alopátricas (que son mutuamente excluyentes) especies relacionadas que son designadas superespecies (16). Miembros de superespecies diferentes tienen a menudo distribución similar. Muchas están restringidas a las Guayanas y territorios adyacentes, a partir de la Amazonía superior, o a varias porciones de las regiones bajas al sur del Amazonas. Numerosos ejemplos pueden ser citados de las Cracidae (20), los Tucanes, hormigueros, las Cotingas, los manakins y otros. La distribución de dos superespecies es mostrada en las figuras 3 y 4. Las especies componentes de las superespecies amazónicas probablemente se originaron en refugios selváticos a partir de un ancestro común cuyo rango fué confinado a un número de regiones aisladas durante períodos áridos. Comparando las distribuciones de formas localizadas, nosotros podemos deducir importantes conclusiones concernientes a la localización de áreas de refugio.

Localización de Refugios Selváticos: Usando la evidencia indirecta vista anteriormente, derivada de las desigualdades en la precipitación y de los patrones de distribución de las aves, he reconstruido y denominado la probable localización geográfica de varios refugios selváticos cuaternarios en las tierras bajas de Suramérica tropical (Fig. 5). Los refugios postulados al occidente de los Andes son los siguientes:

Refugio del Chocó; que comprende las tierras bajas centrales del Pacífico Colombiano (21).

Refugio del Nechí, sobre la vertiente norte y tierras adyacentes de los Andes

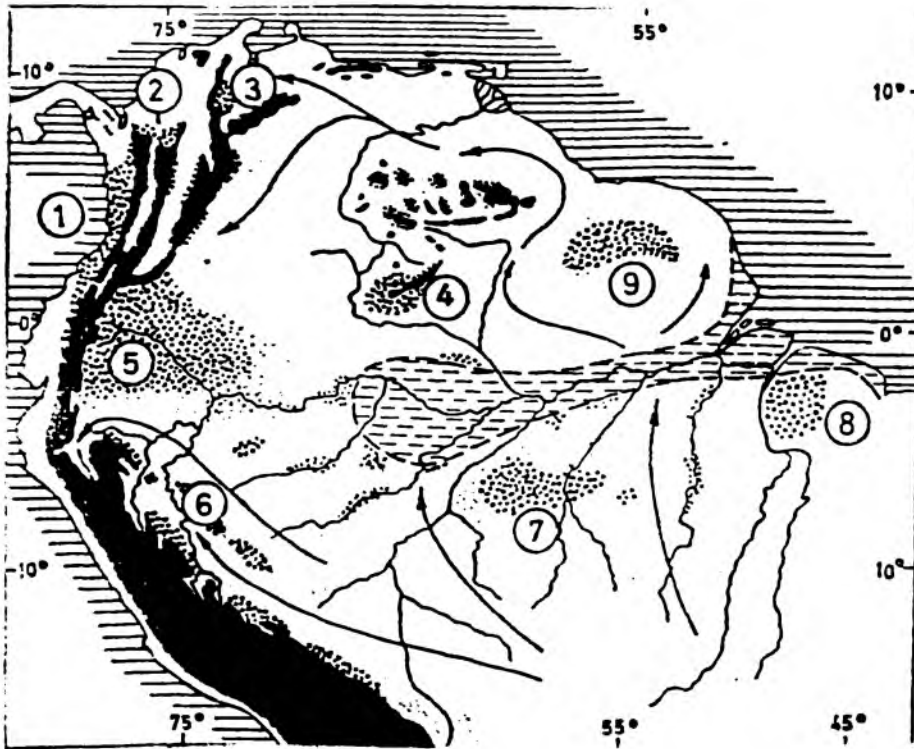


Figura 5.

Presumibles refugios selváticos al norte y centro de Sur América durante los períodos climáticos cálidos y secos del Pleistoceno. Las flechas indican los avances hacia el norte de faunas no selváticas de Brasil central (1) Refugio del Chocó (2) Refugio del Nechí (3) Refugio del Catatumbo; (4) Refugio del Imerí; (5) Refugio del Napo; (6) Refugios del Perú oriental; (7) Refugio del Madeira -Tapaóz; (8) Refugio de Belém; (9) Refugio de Guayana; (área achurada) bahía amazónica del interglacial (el nivel del mar se elevó alrededor de 50 mts.); (áreas en negro) alturas por encima de 1.000 mts.

Centrales y Occidentales de Colombia (21)

Refugio del Catatumbo, sobre la vertiente oriental y la base de la S. de Perijá
Hay seis refugios postulados al este de los Andes, son los siguientes:

Refugio del Napo, que comprende principalmente las tierras bajas del Ecuador oriental, desde los Andes hasta el río Marañón, Este pudo haber sido el mayor y ecológicamente el más variado refugio selvático para un gran número de animales de la Amazonia. Se le denomina así por el río Napo en el Oriente ecuatoriano (22).

Refugios del oriente peruano. Varias selvas aisladas de tierras bajas existieron probablemente a lo largo de la base oriental de los Andes peruanos, y más hacia el este, sobre las montañas bajas entre el río Ucayali y la cuenca Juruá - Purus (23).

Refugio Madeira -Tapajos; que comprende las regiones bajas entre el medio río Madeira y el alto río Tapajós (24).

Refugio del Imerí, un área pequeña alrededor de la sierra del Imerí y el cerro Neblina entre las cabeceras del río Orinoco y el alto río Negro (25) .

Refugio de la Guayana, sobre la vertiente norte y regiones adyacentes de las montañas de Guyana, Surinam y Cayenne (26)

Refugio de Belém, en la región al sur de las bocas del Amazonas y al oeste del bajo río Tocantins (27). Probablemente hubo pequeñas selvas adicionales a lo largo de los principales cursos fluviales de la Amazonía, sobre las vertientes de montañas aisladas y en las extensas tierras bajas entre el alto río Madeira y el río Marañón. Aún cuando los datos de campo palinológicos de la Amazonía fuesen obtenibles continuaría siendo difícil mapear la distribución

de la Selva y la vegetación no selvática en un tiempo dado bajo las constantes condiciones de cambio climático del pleistoceno. Las altiplanicies del sur de Venezuela están hoy localizadas en la zona transversal seca de la Amazonía y pueden haber soportado selvas no tropicales - sólomente subtropicales - sobre las altas laderas durante las fases climáticas áridas. Estas pueden haber servido como refugio para la fauna del bosque montano de las regiones altas del extremo sur de Venezuela.

Fuesto que las fluctuaciones climáticas fueron mucho más pronunciadas durante el período Pleistoceno que en el post-pleistoceno, parece posible que la ruptura de la selva amazónica fué más marcada durante los períodos áridos del pleistoceno. Durante el Post-Pleistoceno, solamente la separación de una selva amazónica superior de una selva amazónica inferior pudo haber resultado por la desaparición de la selva alta en la zona transversal seca a través de la región Óbidos -Santarém.

Durante esos períodos áridos algunos animales no selváticos del Brasil Central, probablemente avanzaron a través del Bajo Amazonas hasta alcanzar el valle del alto Río Branco y las regiones no selváticas de Venezuela Central y el Oriente Colombiano (28) Algunas poblaciones relictuales de especies de aves no selváticas quizás habitaron los aislados remanentes de Sabanas y campos enclavados en las selvas en ambos lados del Bajo Amazonas (29). Regiones no selváticas probablemente se extendieron también durante los períodos secos hacia el Noroeste desde el Brasil Central y Bolivia Oriental, cerca a los Andes, a través de los Valles Ucayali -Huallaga, a conectar con los valles áridos del alto Marañón. Un número de especies de aves brasileñas aún cruzaron los Andes, pro-

bablemente en el área del bajo paso de Porculla al occidente del alto río Marañón, alcanzando las tierras bajas áridas del Pacífico peruano y el Ecuador Suroccidental (28). Sin los datos palinológicos del Perú Oriental no tenemos forma de conocer durante qué fase (o fases) secas del Cuaternario la postulada conexión de la fauna del alto Marañón y la fauna no selvática brasileña pudo haber sido establecida.

Durante los períodos húmedos la selva Amazónica estuvo probablemente repetidamente conectada con las selvas del Brasil Suroriental, sobre las actuales mesetas deforestadas del Brasil Central. Las selvas conectadas pudieron no haber sido muy extensas, pero ello probablemente hizo posible el intercambio de numerosas plantas y animales (30, 31). Remanentes de esas selvas están aún preservados en pequeños enclaves húmedos y son habitados por poblaciones aisladas de animales amazónicos.

Zonas de Contacto Secundario

Por el retorno de condiciones climáticas húmedas muchas poblaciones de refugio selvático siguieron la selva en expansión y a menudo entraron en contacto con poblaciones hermanas de refugios cercanos o aún muy distantes. A causa de la variación en la rata de diferenciación de diferentes especies animales, la población que entró en contacto alcanzó niveles muy diferentes en el proceso de especiación. Básicamente, podemos distinguir las siguientes situaciones :

1. Superposición geográfica. El proceso de especiación fué completado durante el período de aislamiento geográfico - que son los aliados que han obtenido aislamiento reproductivo tan bien como compatibilidad ecológica. Esto resultó en sympatría y en una, más o menos superposición ex

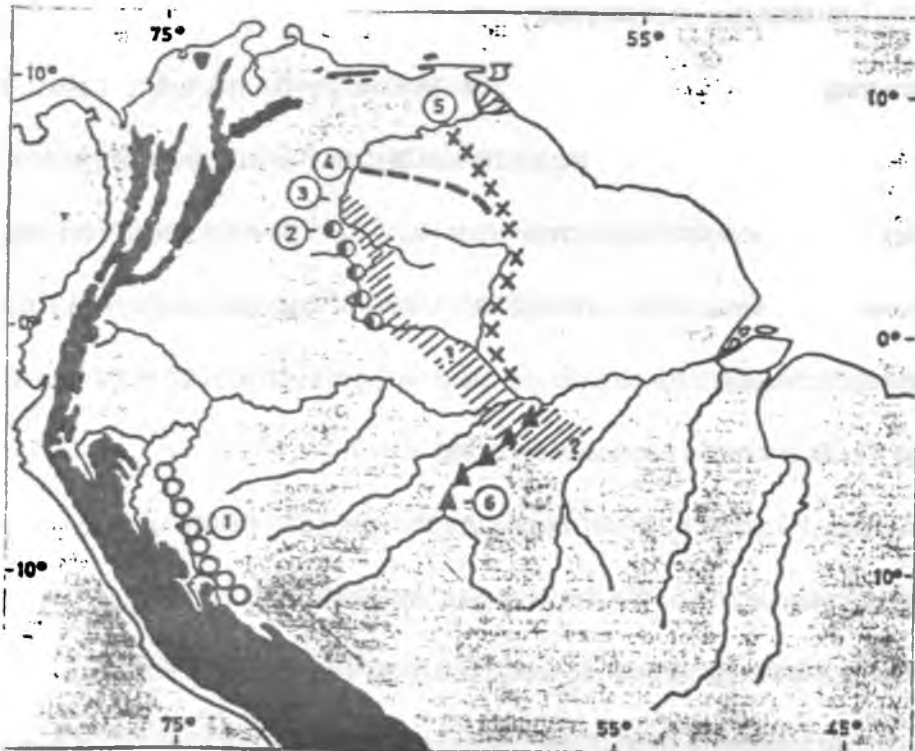


Figura 6 .

Localización de algunas zonas de contacto secundario de las aves selváticas amazónicas. (1, círculos blancos) Pipra chloromeros - P. rubrocapilla y Gymnopithys lunulata - G. salvini; (2, círculos mitad rellenos) Ortalis gutlata - O. motmot y Gymnoleucaspis - G. rufigula; (3, área achurada) Ramphastos vitellinus culminatus - R. V. Villellinus, al norte del Amazonas y R. V. culminatus - R. V. ariel, al sur del Amazonas (este cinturón híbrido se extiende seguramente en una dirección sur-este hasta los ríos Tapajós y Xingú); (4 línea cortada) Pteroglossus pluricinctus - P. aracari; (5 cruces) Celeus grammicus - C. undatus y Tyrannetes stolzmanni - T. virescens; (G, triángulos) Pteroglossus flavirostris mariae - P. bitorquatus; (áreas en negro) montañas andinas por encima de 1.000 mts.

tensiva de los rangos ocupados.

2. **Exclusión geográfica.** El proceso de especiación no fué totalmente completado. Aunque reproductivamente aislados (y sin embargo tratados taxonómicamente como especies) los aliados permanecieron ecológicamente incompatibles. Esta situación llevó a una exclusión mutua, presumiblemente como un resultado de la competición ecológica sin hibridación a lo largo de las zonas de contacto (31 a)
3. **Hibridización.** El proceso de especiación no fué completado y los aliados hibridizaron a lo largo de la zona de contacto. La hibridación puede ocurrir también a lo largo de un cinturón estrecho, indicando que un cierto grado de incompatibilidad de los pools genéticos han sido alcanzados antes de establecerse el contacto en selvas continuas ecológicamente más o menos uniformes (32). La hibridización sobre una ancha zona puede conducir a la fusión más o menos completa de las poblaciones en contacto. Las zonas de presumible contacto secundario de las aves de la selva Amazónica, están en áreas entre los refugios selváticos postulados - por ejemplo, al norte y al sur del río Amazonas Central y en la región Huallaga-Ucayali del Perú Oriental (Figura 6). Un número de especies de aves representativas indudablemente se encuentran a lo largo de ríos caudalosos, tales como el Amazonas y sus grandes tributarios, que separan sus distribuciones actualmente. En estos casos la expansión de la distribución de los aliados más allá de los ríos parece haber sido inhibida por competición o por ahogamiento de las colonias ocasionales que trataron de cruzar los cursos fluviales (33). Unas pocas formas fueron capaces de constituir

pequeñas poblaciones a las orillas opuestas de los ríos. La mayoría de las especies de aves cruzaron, eventualmente los ríos en el proceso de extender su distribución, probablemente la orilla opuesta no estaba ocupada por una especie vecina o, si ello fué así, probablemente los dos relacionados habían adquirido una completa compatibilidad ecológica. Pocas especies parecen haber sido definitivamente detenidas solamente por los cursos fluviales de la amazonía, especialmente una serie de aves habitantes del interior de la selva poco soleada. Sin embargo, alguna de estas especies de aves tanto como algunos pequeños mamíferos terrestres y arbóreos probablemente circundaron los trechos anchos de los ríos para cruzarlos más tarde en las angosturas intermedias y en las partes superiores, en esta forma extendieron a menudo sus distribuciones más allá de las áreas de origen o supervivencia; probablemente ellos no entraron en competición ecológica con sus parientes cercanos que extendían sus espacios hacia otras áreas de refugio. La competición interespecífica parece haber sido muy importante en la limitación de la distribución de numerosas aves selváticas en Suramérica Tropical. En suma, los ríos probablemente no son un factor causal de la especiación de las aves en la amazonia (excepto quizás en unos pocos casos) solamente modificaron u ocasionalmente limitaron, la dispersión de especies de aves selváticas después de estas haberse originado en refugios selváticos durante períodos climáticos secos.

Conclusión y Sumario

La fauna selvática terciaria de suramérica Central habitó selvas restringidas, comparativamente, sobre porciones marginales del Macizo Guyanés y el Brasileño. Aunque varias especies de la actual fauna de aves de la Selva Amazónica pue-

den representar descendientes directos de formas terciarias, la mayoría de todas las especies parecen haber sufrido un considerable cambio evolutivo durante el Plesitoceno. Varios factores, en combinación, causaron probablemente esta aún reciente diferenciación faunística en la Amazonia: 8i) la gran expansión de la selva densa sobre la cuenca Amazónica completamente emergida y sobre las regiones bajas alrededor de los ascendentes Andes del Norte a finales del Terciario; (ii) la repetida expansión y contracción de las selvas como un resultado de las fluctuaciones climáticas durante el Cuaternario, conduciendo a repetidos aislamientos y reagrupamientos de las poblaciones animales selváticas ; (iii) la creciente tasa de extensión de formas animales. Debido a que las poblaciones de muchos animales de la selva tropical son pequeñas, una reducción en el tamaño de su habitat debe haber sumentado drásticamente las posibilidades de extinción de una cantidad de formas, bien dentro de los refugios forestales o a través de la competencia con nuevas formas evolucionadas provenientes de otros refugios luego del retorno de las condiciones húmedas.

Posiblemente la fauna selvática Amazónica no llegó a ser tan rica y diversificada en el terciario superior como lo es en el presente, principalmente a causa de la especiación intensificada en las selvas muy ensanchadas y a causa de el clima fluctuante del pleistoceno. Este boom evolutivo puede haber sido comparable al de la fauna montana de los Andes durante el cuaternario. Sobre las bases de evidencia discutidas por Moreau (12), parece posible que bajo circunstancias favorables, los procesos de especiación en áreas pueden haber sido completadas en 20.000 ó 30.000 años ó menos, particularmente en los trópicos, donde las

aves generalmente tienden a ocupar nichos más pequeños que aquellas que lo hacen en climas más fríos y menos estables. Estos estimativos se refieren principalmente, aunque no exclusivamente, a los pájaros con una alta tasa de reproducción y potencial evolutivo. Bajo las mismas condiciones la especiación puede tomar más tiempo en las grandes aves, requiriéndose quizá sobre el orden de un millar a varios millares de años. Factores tales como el tamaño de la población refugiada y el grado de aislamiento por supuesto, influyen la ~~rate~~ tasa de especiación considerablemente. Los estimativos anteriores son muy especulativos, y el error incluido puede ser muy sustancial, sin embargo, si el orden de magnitud es al menos aproximadamente correcto, ello indica que los antecesores del terciario de las actuales aves amazónicas pueden haber especiado repetidamente durante el cuaternario y que muchas líneas de conexión pueden haber desaparecido debido a la extinción. Una suposición similar puede ser aplicada también a los insectos (34), anfibios, reptiles (35), y mamíferos (36), de la Amazonia. Algunas de las especies más fuertemente diferenciadas se originaron posiblemente en los primeros refugios pleistocénicos, mientras la mayoría de las otras especies y semi-especies hasta pueden datar de el Pleistoceno o, el caso de las más tardías solamente hasta el post-pleistoceno. En vista de la longitud del período Terciario (60.000.000 de años), durante el cual la fauna amazónica probablemente se desarrolló más bien lentamente bajo condiciones ambientales bastante uniformes, la diferenciación de la fauna Cuaternaria en Sur América Tropical durante los últimos 1 ó 2 millones de años es, geológicamente hablando muy " reciente " y ocurre bastante " rápidamente ".

Se desprende de la discusión anterior que la historia Cuaternaria de las faunas del Trópico fué básicamente bastante similar a la de las faunas de altas latitudes (37). En las regiones templadas, tanto como en los trópicos, las fluctuaciones climáticas causaron cambios pronunciados en la cubierta vegetal y condujeron al aislamiento de comparativamente pequeñas poblaciones en áreas de refugio. El presumible tamaño pequeño de los nichos (y baja densidad de población) de los animales de la Selva Tropical con relación a la zona templada y la correspondiente alta rata de especiación en los trópicos bajo condiciones de fluctuaciones climáticas en gran escala, puede explicar la rápida diferenciación de las faunas de la selva tropical durante el Pleistoceno.

Referencias y Notas

- 1- Durante los períodos fríos y cálidos el gradiente vertical de temperatura probablemente era creciente y decreciente relativo al actual gradiente (un cambio de aproximadamente 0.5° C por cada 100 metros de diferencia de elevación); véase J. Haffer (Amer. Museum Novitates No. 2294 (1967) para los detalles pertinentes a Sur América. Los desplazamientos verticales repetidos de las zonas de temperatura condujo a interrupciones frecuentes y reagrupamientos de la población animal a lo largo de las vertientes montañosas, causando por ello una rápida diferenciación de las faunas de montañas durante el pleistoceno.
- 2- El levantamiento más importante de las montañas Andinas solamente se desarrolló en el Pleistoceno Superior y Pleistoceno inferior (R. W. R. Rutland. J. E. Guest, R. L. Grasty, Nature 208, 677 (1965); J. Haffer, J. Ornithol 109, 67 (1968). El levantamiento de los Andes llevó a que el clima se hiciese bastante húmedo a lo largo de la base.

y regiones adyacentes de las montañas. Esto fué parcialmente la causa para la vasta expansión de la selva densa sobre las planicies totalmente emergidas y hacia el norte y el sur a lo largo de la base de los Andes en emersión entre Colombia y Bolivia. Durante el Terciario, antes del levantamiento de los Andes y la emersión de la planicie Amazónica, las selvas tuvieron una distribución muy restringida a lo largo de los ríos y en las tierras bajas marginales a las áreas de tierras altas al norte y al sur del actual valle del Amazonas.

- 3- H. F. Garner, Rev. Geomorphol. Dynamique 2, 54 (1966); Sci. American 216, 84 (1967).
- 4- A. N. Ab' Saber, Bol. Soc. Brasileira Geol. 6, 41 (1957); Notic. Geomorfol 1, 24 (1958); A. Barbosa, Ibid., p. 87.
- 5- A. Cailleux y J. Tricart, Compt. Rend. Soc. Biogeograph 293, 7 (1957); J. J. Bigarella y G. O. de Andrade, Geol. Soc. Amer. Spec. Paper 84 (1965), p. 433; M. M. Cole, Geograph J. 126, 166 (1960).
- 6- H. F. Garner, Bull. Geol. Soc. Amer. 70, 1870 (1959)
- 7- La contracción de las selvas húmedas de tierras bajas fué probablemente más pronunciada que lo mostrado sobre unos hipotéticos mapas de vegetación de J. Hester (Amer. Naturalist 100, 383 (1966)) y T. C. Patterson y F. P. Lanning (Bol. Soc. Geográfica de Lima 86, 8 (1967)). La superficial interpretación de los cambios vegetacionales del Pleistoceno en la Amazonía por A. Aubreville (Adansonía 2, 16 (1962)) parece ser inaceptable en vista del hecho que los cambios climáticos ocurren simultáneamente en los hemisferios norte y sur.

- 8- T. van der Hammen y E. Gonzales, Leidse Geol. Mededel. 25, 261 (1960); T. A. Wijmstra y T. Van der Hammen, Ibid. 38, 71 (1967)
Evidencias adicionales de fluctuaciones climáticas es obtenida de las actuales regiones áridas del Perú occidental; ver E. P. Lanning , Sci. Amer. 213, 68 (1965); Peru before the Incas. (Prentice Hall, Englewood, N. S.; 1967)
- 9- P. J. Darlington, Zoogeography (Wiley, New York, 1957), pp. 586-88; E. Mayr, Animal Species and Evolution. (Harvard Univ. Press, Cambridge, 1963), p. 372.
- 10- E. Stresemann y H. Grote, Trans. Intern. Congr. Ornithol. G th., Copenhagen. 1926 (1929). p. 358; E. Stresemann, J. Ornithol. 87, 409 (1939).
- 11- R. E. Moreau, Proc. Zool. Soc. London 141, 395 (1963); E. M. van Zinderen Bakker, Ed. Palaeoecology of Africa and of the surrounding Islands and Antarctica. (Balkema, Cape Town, 1967), Vols. 2. and. 3.
- 12- R. E. Moreau, The Bird Faunas of Africa and its Island. (Academic Press, New York, 1966).
- 13- A. Keast, Bull . Museum Comp. Zool . 123, 305 (1961)
- 14- M. G. Ridpath y R. E. Moreau, Ibid 108, 348 (1966)
- 15- P. Hall, Bull Brit. Museum Zool. 10, 105 (1963)
- 16- E. Mayr, Systematics and the Origin of Species (Columbia Univ. Press., New York, 1942); Animal Species and Evolution (Harvard Univ. Press, Cambridge, 1963).

- 17- K. Knoch, en Handbuch der Klimatologie, H. Koeppen y C. Geiger, Eds., (Borntraeger, Berlín, 1930), Vol. 2, pp. 68-95; M. Velloso, en Geografia do Brasil, A. Texeira, Ed. (Rio de Janeiro, 1959) Vol. 1, pp. 61- 111.
- 18- R. Reinke, "Das Klima Amazoniens", Dissertation, Univ. de Tubingen (1962).
- 19- J. A. Tosi, Inst. Intera. de Cienc. Agr.. OEA. Bol. Tecn. No. 5 (1960), con un mapa ecológico del Perú.
- 20- C. Vaurie, Bull. Amer. Museum Nat. Hist. 138, 131 (1968).
- 21- J. Haffer (Amer. Museum Novitates No. 2294 (1967); Auk 84, 343 (1967) ha dado detalles sobre este refugio lo mismo que sobre la parte sur de América Central.
- 22- Especies de aves que pudieron haberse originado en este refugio incluye Mitu salyini, Nothocrax vrumutum, Gymnophitys leucaspis, Grallaria (Thamnocharris) dignissima, Metopothrix aurantiacus, Ancistrops strigilatus, Porphyrolaema porphyrolaema, Heterocercus auraniivertex, y Todirostrum capitale.
- 23- Especies de aves que pudieron haberse originado en estos refugios incluye Pithys castanea, Gymnophitys lunulata y G. salyini, Formicarius rufifrons, Grallaria (Thamnocharris) eludens, Conioptilon meilheni, Pipra chloromeros, Todirostrum albifacies, y Rhegmatorhina melanosticta.
- 24- Especies de aves que pudieron haberse originado en este refugio incluye Neomorphus squamiger, Pyrrhura rhodogaster, Dendrocolaptes hoffmannsi, Phlegopsis (Skutchia) borbae, Heterocercus linteatus, Pipra natlereri, Pipra vilasboasi (selva aislada al este del río Tapayos), Todirostrum senex, e Liioptilon enigma.

- 25- Especies de aves que pudieron haberse originado en este refugio incluye Mitu tomentosa, Selenidera nattereri, Herpsilochmus dorsimaculatus, Myrmotherula ambigua, Myrmeciza disjuncta, Myrmeciza pelzelni; Pernostola caurensis, Rhegmatorhina cristata, Pipra cornuta, Heterocercus flavivertex, v Cyanocorax heilbrini.
- 26- Especies de aves que pudieron haberse originado en este refugio incluye Ortalis motmot, Brotogeris chrysopterus, Monositta caica, Pteroglossus aracari, Pteroglossus viridis, Selenidera Culik, Ramphastos t. tucanus, R. V. Vitellinus, Celeus undatus, Hylexetotes perrotii, Myrmotherula gutturalis, M. gutturalis, Gymnophrys rufigula, Xipholaena punicea, Iodopleura fusca, Pachyramphus surinamensis, Haematoderus militaris, Perissocephalus tricolor, Pipra serena, Tyrannetes virescens, Microcochlearius Josephinae, Phylloscartes virescens, Euphonia cavennensis, v Phathornis malaris.
- 27- Especies de aves que pudieron haberse originado en este refugio incluye Ortalis superciliaris, Pyrrhura perlata, Xipholaena lamellipennis, Selenidera goaddi, Ramphastos vitellinus ariel, ? Pteroglossus bitorquatus, Pipra iris, y Gymnostinops bifasciatus.
- 28- J. Haffer, Hornero (Buenos Aires) 10, 315 (1967)
- 29- Esta interpretación histórica de la ocurrencia de aves no selváticas en la planicie Amazónica contrasta con las explicaciones anteriores dadas por E. Snehlage (Bol. Museu Goeldi 6, 226 (1910); J. Ornithol. 61, 469 (1913); Ibid 78, 58 (1930), quien asumió que las aves no selváticas alcanzaron

su actual ubicación por seguir los valles fluviales. Los siguientes hechos respaldan fuertemente la interpretación de un natural en lugar de un secundario (antropogénico) origen de las sabanas aisladas del bajo Amazonas (1) . Los suelos de las sabanas es una arena blanquecina (tipo Podsol) en contraste con los suelos lateríticos castaño de la selva. El suelo de selva no pudo haber sido reemplazado totalmente por el podsol en el corto período desde su supuesto despeje artificial por el hombre (Sioli, Erdkunde 10, 100 (1956) (2). La flora de las sabanas aisladas es decididamente no hyleana y es similar a la de los cerrados del Brasil Central (A. Ducke y G.A. Black, Anais Acad. Brasil. Cienc. 25. 1 (1953); Bol. Tecn. Inst. Agr. de Norte Belem 29, 50 (1955); K. Hueck, Die Wälder Südamerikas (Fischer, Stuttgart, 1966), pp. 18-21, 23). (3). La fauna del campo aislado puede ser comparativamente vieja, pues una cantidad de formas endémicas se encuentran presentes. Ejemplos son los sinsontes, Mimus s. saturninus; los Coryphaspiza melanotis marajoara; y las serpientes Bothrops marajoensis y Crotalus durissus marajoensis, la última estando restringida a la isla de Marajo (I. Müller, Die Herpetofauna der Insel von Sao Sebastiao (Brasilien) (Brasilien) (Saarbrücker Zeitung, Saarbrücken, 1968), pp. 60-61.

- 30- I. Smith, V.S. Nat. Museum contrib. U.S. Nat. Herbarium 35, 222 (1962)
 P. Müller, Die Herpetofauna der Insel von Sao Sebastiao (Brasilien) (Saarbrücker Zeitung, Saarbrücken, 1968), pp. 60-61.
- 31- P. E. Vanzolini, Arquiv. Zool. (Sao Paulo) 17, 105 (1968).

31. a. - Varios ejemplos de esta interesante situación han sido discutidos por J. Haffer (Amer. Museum Novitates No. 2294 (1967), Auk 84, 343 (1967); y por C. Vaurie (20).
- 32- Esta situaciones mucho más común entre los animales amazónicos de lo reconocido. Ejemplos se encuentran entre los tucanes y otras aves selváticas.
- 33- De acuerdo a este punto de vista los ríos solamente conservaron las especies representativas (que se originaron en distantes refugios selváticos) geográficamente separadas. Por el contrario H. Sick, Atas Simp. Biota Amazonica (1967). Vol. 5. p. 517 postulaba recientemente que los antecesores de muchas aves de la selva amazónica "deben haber vivido en un tiempo cuando el área no estaba aún dividida por grandes ríos como lo está hoy ". El asume que los ríos mas tarde actuaron como barreras efectivas y causaron la diferenciación de las especies representativas sobre las orillas opuestas. El efecto de las barreras fluviales puede ser restringida al nivel de subespecies.
- 34- M. G. Emsley, Zoologica 30, 244 (1965). Contrario al punto de vista de Emsley, creó que la diferenciación de las especies de mariposas Heliconius debe relacionarse a la historia climática del Cuaternario en Sur América Tropical y no a la historia paleogeográfica del Terciario en esta región.
- 35- E. E. Williams y P. E. Vanzolini, Papeis Avulsos Dpto. Zool. (Sao Paulo) 19, 203 (1963); ----- en Sem. sobre o Cerrado (Un. de Sao Paulo, 1963) p. 307 ----- Atas Simp Biota Amazonica (1967) Vol. 5, p. 85; P. Müller,

Die Herpetofauna der Insel von Sao Sebastiao (Brasilien). Esos autores enfatizan la importancia de los cambios vegetacionales en la Amazonia para la más reciente diferenciación de la fauna de reptiles neotropicales. Evidencia directa de una rápida rata de especiación en reptiles brasileños ha sido discutida recientemente por P. E. Vanzolini y A. N. Ab' Saber, Papeis Avulsos Dpt. Zool.

- 36- P. Hershkovitz, Proc. V. S. Natural Museum 98, 323 (1949); Ibid 103, 465 (1954); en Ectoparasites of Panamá, R. L. Wenzel y V. J. Tipton, Eds. (Field Museum of Natural History, Chicago, 1966), pp. 725-751; Evolution 22, 556 (1968). La historia de la distribución de los monos, tapires y roedores discutida en esos artículos bien puede ser interpretada sobre las bases de cambios climáticos y vegetacionales del Cuaternario, muchas especies habiéndose originado probablemente durante el Pleistoceno. B. Patterson y R. Pascual Quant. Rev. Biol. 43, 440 (1968) también asumieron que una diferenciación rápida al nivel de especies, en algunos casos al nivel de género, se llevó a cabo en mamíferos sur-americanos, particularmente los roedores, durante el Pleistoceno.
- 37- G. de Lattin (Grundriss der Zoogeographie (Fischer, Stuttgart, 1967) pp. 327-329 compendió la historia pleistocénica de las faunas del norte templado.
- 38- K. Hueck, Die Wälder Südamerikas (Fischer, Stuttgart, 1966).
- 39- J. Haffer, Amer. Museum Novitates No. 2294 (1967); Auk 84, 343 (1967)
- 40- A. Auvréville, Etude écologique des principales formations végétales du Brasil et contribution á la connaissance des forets de l' Amazonie brésilienne (Centre Technique Forestier Tropicale, Nogent-sur-Marne,

France, 1961), pp . 1-265.

41- W. M. Denevan, Ibero Americana 48, 7 (1966).

42- Agradezco al profesor Ernst Mayr de Harvard University, por muchas sugerencias valiosas concernientes al manuscrito de este artículo. Agradezco también a Eugene Einsenmann, American Museum of Natural History, New York, y al Dr. Francois Vuilleumier, Univ. of Massachusetts, Boston, por sus notas críticas en una primera versión.