

ESTUDIOS SOBRE PALEOCLIMA Y ESPECIACION EN EL ORIENTE
DE COLOMBIA

CAMILO A. DOMINGUEZ O.

INTRODUCCION

A partir de 1969, con la publicación del artículo de Jürgen Haffer sobre Especiación en las aves de la Selva Amazónica (1969), se inicia un saludable interés por este tema, el cual en los últimos años se ha convertido en una explosión investigativa que, sin lugar a dudas, transformará radicalmente el conocimiento de la selva. Sin embargo, este inmenso campo para la investigación no ha suscitado el debido interés entre los científicos colombianos, que sólo han publicado un artículo relacionado con el tema (Forero, 1976).

Esto es más extraño aún, si tenemos en cuenta que Haffer realiza la mayor parte de sus trascendentales estudios en territorio colombiano y utilizando material y asesoría colombiana, especialmente de nuestro excelente Instituto de Ciencias Naturales. Sus publicaciones sobre el occidente de Colombia (1967, 1970) le sirven de base para estructurar su teoría sobre los refugios selváticos del Pleistoceno, que llega a su mayor claridad y elegancia en el artículo mencionado inicialmente (Ver traducción). De los nueve refugios postulados por él, cuatro se encuentran total o parcialmente en Colombia y un quinto (Imerf), al parecer cubrió parte del alto

Río Negro y Vaupés. Todo esto, más sus numerosas implicaciones colaterales, deben de servir de estímulo para promover en Colombia un amplio y profundo movimiento investigativo sobre las implicaciones biogeográficas y culturales de los cambios climáticos que se generaron en el Cuaternario sobre el actual territorio de Colombia.

Esta teoría de los refugios" ofrece una explicación de la impresionante diversidad de especies, tanto animales como vegetales, que se presenta en las selvas del norte de Sur América, muy superior a la de cualquier otro lugar del planeta. Si tenemos en cuenta que el número de familias y de géneros endémicos del área son muy escasos, esto contrasta vivamente con el alto endemismo de las especies. Por lo tanto, debe haber existido uno o varios factores que hicieron posible, en tiempos relativamente recientes, un acelerado proceso de especiación.

Para ello, debieron de haberse producido cambios muy agudos en las condiciones biogeográficas de la Gran Selva Suramericana. Puesto que ella, aunque se compone de una gran variedad de formaciones vegetales, presenta un tamaño y extensión tan considerables en la actualidad, que no se produce el necesario aislamiento que permita divergir nuevas formas genéticas como especies, en la asombrosa variedad que hoy se presenta allí (Simpson y Haffer, 1978).

Para explicar esto, Haffer (1969, 1978), Simpson (1971), Prance (1973, 1978) y muchos otros científicos , postulan que ese proceso se debió a varios ciclos de fragmentación de la selva que separaron y aislaron , durante períodos largos, varios segmentos de grupos biológicos inicialmente homogéneos. Estos, por adaptación ecológica , empezaron a divergir hasta conformar, muchos de ellos, nuevos taxones genéticamente aislados. Las nuevas especies que lograron subsistir a las duras condiciones de las épocas glaciares, se expandieron, simultáneamente con las selvas, en los interglaciales. Cuando las nuevas poblaciones divergentemente formadas llegan a encontrarse, puede provocarse una nueva fusión si están han retenido la capacidad de intercambio genético. Si se han desarrollado caracteres tan distintivos que "impidan el intercambio genético bajo condiciones naturales " (Stebbins, 1978), las poblaciones permanecerán diferenciadas, aunque se encuentren juntas en la misma región (simpátricas). Este proceso, repetido numerosas veces, explica, en gran medida, el amplio proceso de especiación en las selvas del norte de Sur América .

La existencia de períodos secos durante el Cuaternario.

Los ciclos de fragmentación de la selva tuvieron su origen en los grandes cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno y el Holoceno. Estos han sido reconocidos ampliamente para el hemisferio norte y para el África, pero en Sur América sólo han sido estudiados en los últimos dos decenios, existiendo aún un cúmulo de información muy pequeño y con enormes

lagunas por estudiar.

Esta reconstrucción del pasado se ha realizado básicamente a través de las investigaciones en geomorfología y en palinología, demostrando con absoluta certeza que durante el Cuaternario se sucedieron notables fluctuaciones de temperatura y de lluviosidad, que provocaron profundos cambios biológicos. Grandes descensos de temperatura con una concomitante disminución de la lluviosidad, hicieron descender entre 1.200 y 1.500 mts. el cinturón arbóreo de las altas montañas en la Cordillera Oriental Colombiana, lo cual corresponde a un decrecimiento de 8 a 10°C de temperatura durante la parte más fría del Glacial Final. El descenso de la temperatura en las tierras bajas del Oriente de Colombia durante los tiempos glaciales puede haber sido de 3°C. Lo cual indica, que el gradiente de temperatura fué más acelerado que el actual (Hammen , 1974).

En el Oriente de Colombia sólo se ha realizado el estudio palinológico de Wijmstra y van der Hammen (1966) en los Llanos Orientales. La secuencia palinológica más larga fué tomada en la laguna de Agua Sucia, al sur de San Martín (Meta), que cubre los últimos 6.000 años del Holoceno. Muestra cambios sucesivos, de vegetación abierta de sabana a bosque arbustivo y viceversa, lo cual indica que la sabana se entronizó allí cuando la lluviosidad total anual descendió o cuando se produjeron prolongamientos en los períodos secos, desplazando al bosque arbustivo. Algo que debe tenerse en cuenta para Agua Sucia es que los últimos 2.000 años muestran

un crecimiento relativamente sostenido del bosque para, finalmente, variar bruscamente hacia la formación de sabana. Según van der Hammen; esto solo puede ser interpretado como efecto de la acción humana, a través de las quemadas (1974, p. 23).

Estudios palinológicos y de C_{14} corroboran que esos cambios no solo se dieron en los Andes y en las sabanas, sino también en las selvas húmedas del Amazonas, Orinoco y Guayanas.

Van der Hammen para Guyana (1963) y Wijmstra para Surinam (1971) han comprobado para las planicies costeras de las Guayanas, hoy cubiertas de manglares y selvas, la existencia de períodos más secos y fríos durante el Plio - Pleistoceno y todo el Cuaternario. Coincidiendo con esos períodos se produjeron avances de las sabanas abiertas o arbustivas que cambiaron totalmente la biogeografía de estas regiones.

Más concluyente aún, es el resultado palinológico del análisis de muestras obtenidas en perforaciones realizadas en la selva Amazónica de Rondonia, Brasil, a 120 mts. de Porto Velho. Según el estudio (Hammen, 1972) de los 25 mts. superiores de las perforaciones, se descubrieron profundos cambios de la vegetación que cubrió el área durante el Cuaternario. Variando ésta, desde la selva pantanosa hasta la sabana seca, coincidiendo estas últimas épocas, al parecer, con las máximas glaciaciones andinas.

En las regiones bajas tropicales, el geomorfólogo no encuentra obviamente las formas típicas de la acción directa de los hielos, como los valles en U o los depósitos morrénicos. En Colombia, la acción directa de los glaciares sólo se observa por encima de los 3.200 mts., lo cual nos indica su máximo descenso durante los períodos más fríos del Cuaternario.

Sin embargo, es posible observar para regiones bajas, como las Planicies Orientales, fenómenos geomorfológicos producidos por cambios climáticos bastante agudos, consecuencia de las glaciaciones cuaternarias. Durante estos períodos fríos, secos y, posiblemente, muy ventosos, se produjeron geformas que aún subsisten, tanto en las sabanas Orientales como en la Selva Oriental. Se encuentran allí sistemas de dunas, pedimentos, sistemas de disección sobre antiguas sabanas cubiertos por selva densa y sistemas de reexcavado debido a regresiones marinas; todo lo cual constituye pruebas de épocas mucho más secas que la actual.

Utilizando fotografías aéreas e imágenes de satélite, especialmente del infrarrojo cercano (banda 7), Tricart descubrió sistemas de dunas de origen eólico en los llanos del Orinoco, entre el Apure y las sabanas del Arauca y Casanare (Tricart, 1974). Hacia el sur del río Meta avanzan pequeñas dunas que Tricart observa hasta las cercanías del Vichada. Sin embargo, los geólogos del Proyecto Radargramétrico del Amazonas (PRO RADAM), descubrieron más recientemente dunas de origen eólico en la

margen izquierda del río Atabapo (Huguet, 1977). Aunque el área presenta actualmente sabanas de Ciperaceas, éstas no son resultado climático sino edáfico, pues el suelo consiste básicamente en arenas cuarcíticas muy empobrecidas, inundadas durante un largo período anual. Estas sabanas se encuentran rodeadas de una selva baja de tipo transicional, sometida al efecto xeroactivante de dos a tres meses secos al año.

Es de esperarse que en épocas glaciares, con el descenso de la lluviosidad y un posible aumento del período seco, las sabanas llegaron en forma continua hasta el Atabapo, permitiendo a los alisios del NE penetrar con fuerza suficiente para modelar las dunas que hoy se encuentran allí. Estas alcanzan los 15 mts. de altura con longitudes hasta de 500 mts. (Huguet, 1977, p. 13).

Otro fenómeno observado por Tricart (1974) es el efecto de arroyamiento típico de regiones excesivamente secas, en la región entre Puerto Lleras y San Martín, en el Departamento del Meta. Largos y suaves declives con pavimento rocoso que terminan en pedimentos, son geoformas que indican sin ninguna duda, que estas regiones tuvieron un clima rigurosamente seco, lo cual afirma el resultado comentado anteriormente por T. van der Hammen para la misma región. Igualmente, Tricart observa, sobre las imágenes del satélite ERST, la existencia de depresiones cerradas, de forma redondeada, hacia la región selvática al sur. Estas depresiones, de poca profundidad y con diámetros de 3 a 5 kms., surgen en regiones con una estación

seca bien marcada durante el año, debido a una circulación subterránea muy lenta. Su existencia, en un área selvática que, en su mayor parte, carece de un solo mes seco al año en la actualidad (ver mapa 1), indica que allí hubo un clima más seco que, concomitantemente, debió producir una vegetación de sabanas o de bosque arbustivo. El area de ocurrencia de este fenómeno, en región selvático, cubre una franja entre los 71° y 72° $1/2$ de longitud entre el Guaviare y el Amazonas. Sin embargo, Tricart no menciona dicho fenómeno para el área comprendida entre el Caquetá y el Putumayo sobre estas latitudes, lo cual puede indicar que esta franja quizás pudo ser un estrecho corredor de selva, posiblemente muy baja .

Clima actual y clima pleistocénico

De acuerdo al principio postulado por Haffer (1969) es bastante seguro que el sistema que rige la mecánica meteorológica actual no haya variado sensiblemente en los últimos milenios para la región intertropical; variando solamente la intensidad de sus fenómenos. Algo que a mi entender podría reforzar esto, es el hecho anotado por Tricart (1974 , p. 150), que las dunas pleistocénicas estudiadas por él en los llanos del Orinoco "... son longitudinales, con una dirección que pasa de $N 45^{\circ} E$ hacia el oeste y $N 30- 35^{\circ} E$ al NE de la región. Esta dirección corresponde a la de los alisios en enero, durante la estación seca ". Es decir, que no ha existido variación en cuanto la mecánica de este fenómeno, que es básico para la climatología del área.

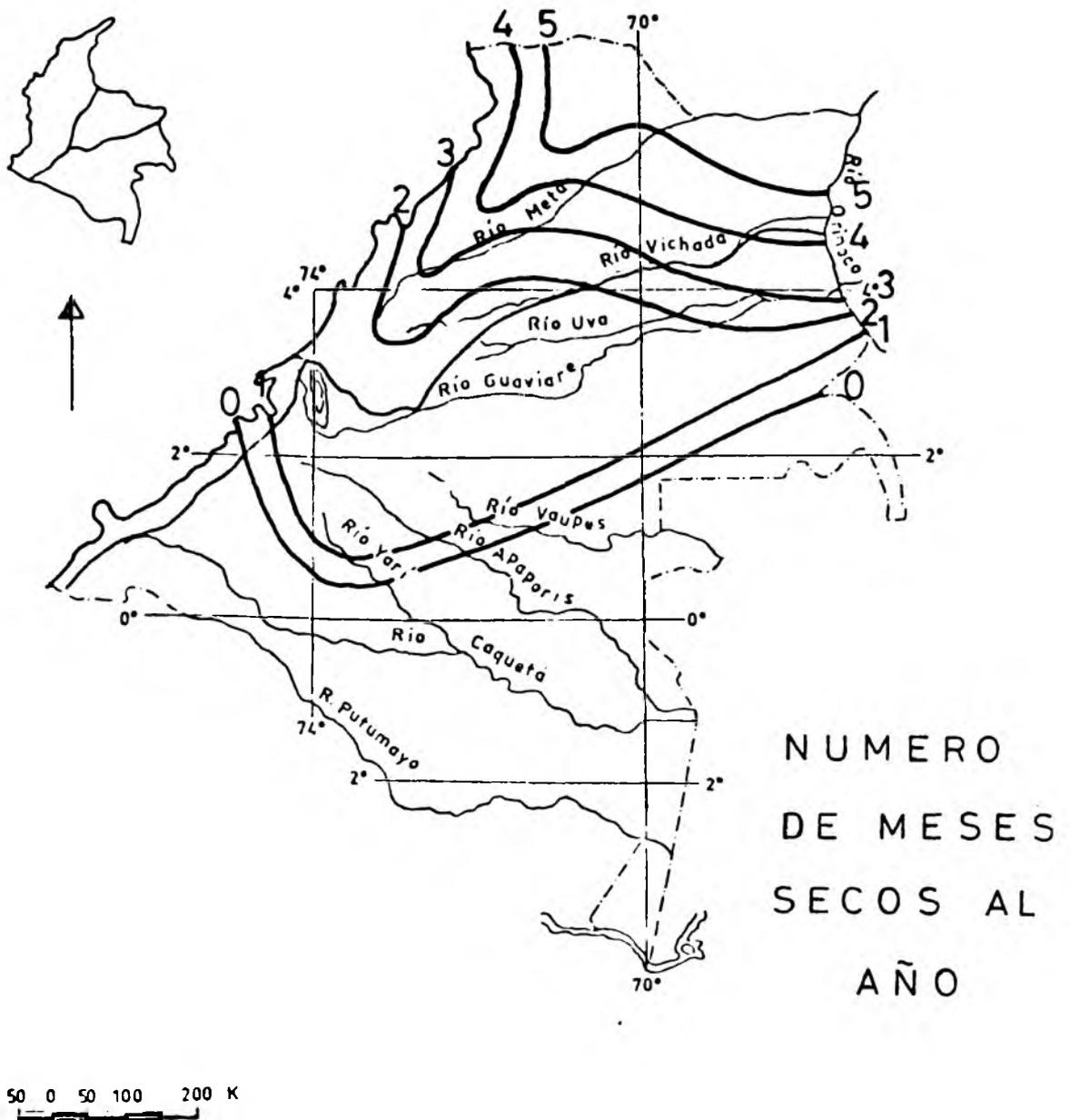


FIGURA No. 1

CAMILO A. DOMÍNGUEZ

Por el contrario, la palinología y la geomorfología nos prueban, en forma incontrovertible, que han ocurrido profundos cambios en cuanto la intensidad de los fenómenos meteorológicos. Descensos o aumentos de la temperatura y de la lluviosidad, prolongación o acortamiento de los períodos secos y aumento o disminución de la potencia de los vientos, trajeron consigo profundas variaciones en el campo biogeográfico.

Durante los períodos glaciales, el avance de las sabanas y de los bosques arbustivos fué, al parecer, sumamente extenso quedando, por lo tanto, la selva reducida a islas de vegetación alta, separadas unas de otras por extensos trechos; excepto, cuando existían bosques de galería a lo largo de los ríos, que sirviesen como istmos de unión. Esas selvas que aguantaron el cambio, lo pudieron hacer seguramente porque el descenso de la lluviosidad permaneció dentro de los límites mínimos soportables para la vegetación de selva lluviosa tropical.

Por lo tanto, bajo el punto de vista puramente climático, esas islas o refugios se podrían encontrar, si conocemos cuál es ese mínimo y ubicamos las áreas que lo sobrepasaron durante las épocas secas.

Ese límite inferior presenta diferencias entre la parte meridional y la septentrional de la Gran Selva Suramericana. Mientras que al sur, la transición de la selva a la sabana ocurre cuando la precipitación es inferior a los 2.000 mms. y se presentan 2 o más meses secos; (Prance, 1978, p. 213)

al extremo norte (Orinoquia), esa transición se da a partir de los 2500 mms. y con igual duración del período seco. Debe anotarse, además, que la selva densa (ombrofíla) es mucho más exigente, pues requiere, al menos para Colombia, por encima de los 2.500 mms, suelos no excesivamente arenosos y lluvias continuas durante todo el año. En caso contrario, da origen a caatingas, a selvas tropófilas o de transición o a selvas de vega cuando la humedad ambiental es compensada por la humedad del suelo. Cuando la selva de vega se presenta en sabana abierta, ocurre un tipo de formación tropófila que se denomina bosque de galería, diferente, en su estructura vegetal, a la selva cuasi- ombrofíla de vega, que se presenta a la orilla de los ríos en medio de la selva o bosque transicional; presentando esta última una estructura más alta y densa, con mayor cantidad de elementos compartidos con la selva densa siempre húmeda (hylea).

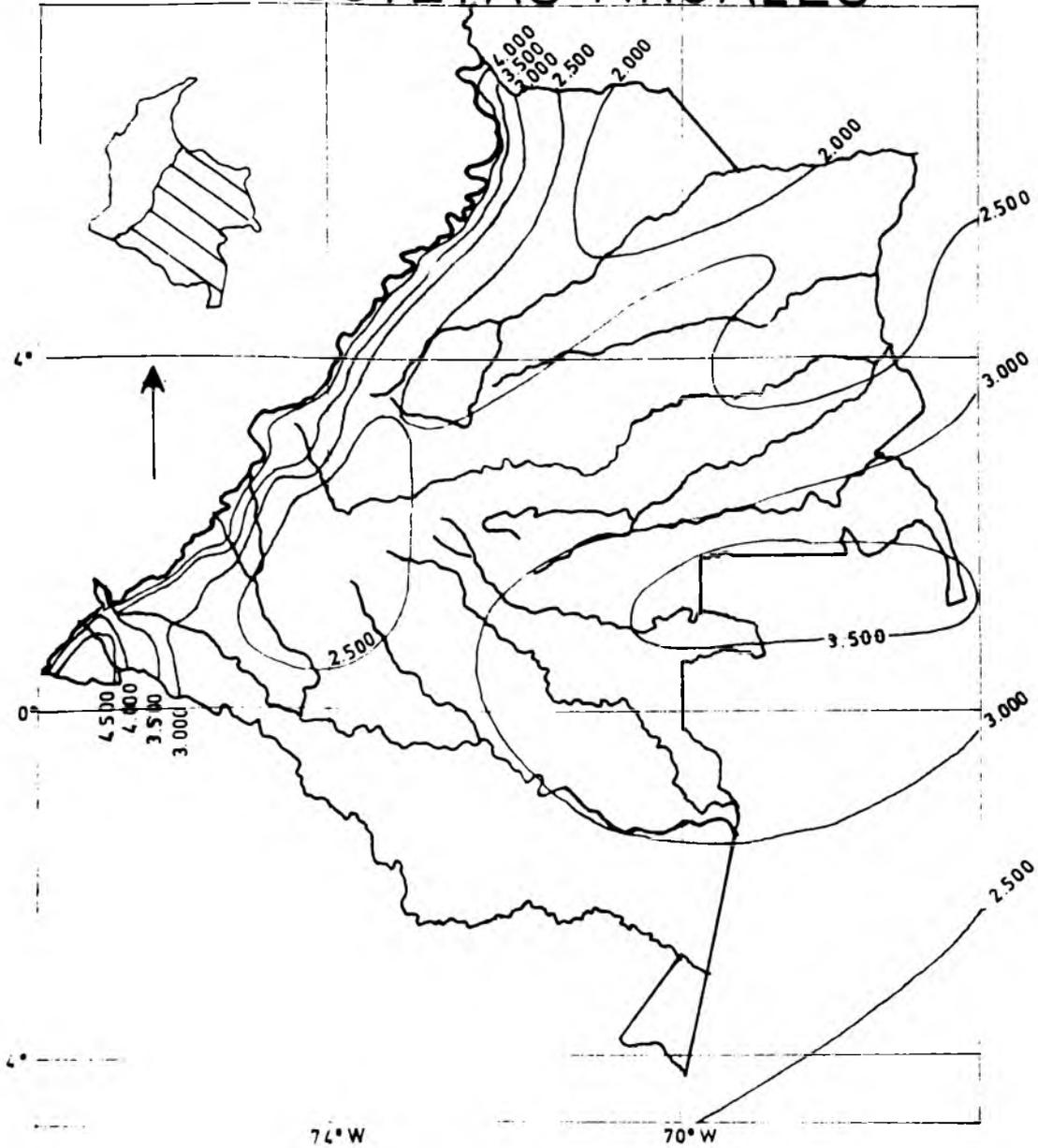
Si adoptamos la presunción de Simpson y Haffer (1978, p. 504) de un descenso medio de la lluviosidad anual de 1.000 mm, para todas las tierras bajas del norte de Sur América, durante los períodos áridos, podemos darnos cuenta, qué regiones se constituyeron en refugios selváticos en el actual territorio colombiano. Para ello, debemos contar con un mapa de lluviosidad media anual (isoyetas) del oriente de Colombia. Este fué realizado por el autor del presente artículo en un trabajo anterior (Domínguez, 1975), corrigiéndose posteriormente a medida que aumentaba la información, tanto de la selva colombiana como la de los países fronterizos (ver

mapa 2).

Si durante los períodos áridos el descenso de la lluviosidad fue de 1.000 mms. y el mínimo de lluviosidad para el desarrollo de la selva era de 2.500 mms., aquellas regiones que actualmente presentan 3.500 mm. de precipitación anual pudieron constituirse como refugios. Sin embargo, esa inferencia no puede hacerse tan mecánicamente. Es necesario tener en cuenta una serie de consideraciones esbozadas anteriormente para incluir un área como posible refugio. Analicemos cada una de estas áreas (mapa 3).

La primera de ellas, que responde a todas las condiciones necesarias para su existencia como isla selvática del pleistoceno, es la región fronteriza entre Colombia y Ecuador, que vendría a ser una parte del refugio del Napo, planteado por Haffer. Seguramente, este refugio ofrecía el aspecto de un corredor selvático al pié de los Andes, no muy ancho en su parte norte. Esto se concluye al observar que la lluviosidad disminuye rápidamente al separarse de los Andes, excepto sobre la línea ecuatorial, donde alcanza un ancho considerable. Por otro lado, el tope altitudinal de la hylea no estuvo a los 1.000 mts. sobre el nivel del mar, en la vertiente andina, como lo está hoy. Debido al cambio del gradiente térmico, este tipo de vegetación debió llegar a una altura máxima entre 300 y 500 mts. El límite norte de este refugio debía encontrarse hacia las cabeceras del río Caguán.

ISOYETAS ANUALES



CUADRO N° 2

Hacia el nor-este del río Caguán existe actualmente una delgada faja selvática de piedemonte, con lluviosidad superior a los 3.500 mms. Sin embargo, este tope solo se alcanza entre los 500 y los 1.000 mts. sobre el nivel del mar, lo cual nos indica que, durante los períodos glaciales esta faja debió desaparecer o quedar reducida a un hilo vegetacional insignificante. Se debe exceptuar la región del Sarare, en el alto río Arauca, en la cual se produce una pequeña " bahía climática " , en donde las isoyetas de alta lluviosidad penetran hacia la planicie en forma suficiente como para haber constituido un refugio pleistocénico.

Este método de deducción lógica nos lleva a plantearnos un tercer refugio en el alto Río Negro, cubriendo parte de este río y de sus afluentes Isana y Vaupés. Este sería una prolongación hacia el occidente del refugio del Ime-rí propuesto por Haffer (1969). Sin embargo, esta zona presenta la limitación de unos suelos, en su mayor parte arenosos y muy pobres, sobre los cuales crece una vegetación raquítica y rala. Son las famosas caatingas del río Negro, donde existe un alto grado de endemismo, pero compartido por pequeñas formaciones del mismo tipo deseminadas por un amplio espacio selvático. Realmente allí no se puede hablar de selva sino en pequeños parches de suelos arcillosos en el alto Isana y en las vegas de algunos ríos. El resto de vegetación es un bosque bajo, sabanas arbustivas y sabanas abiertas de ciperaceas muy pobres faunísticamente . Sin embargo, es muy

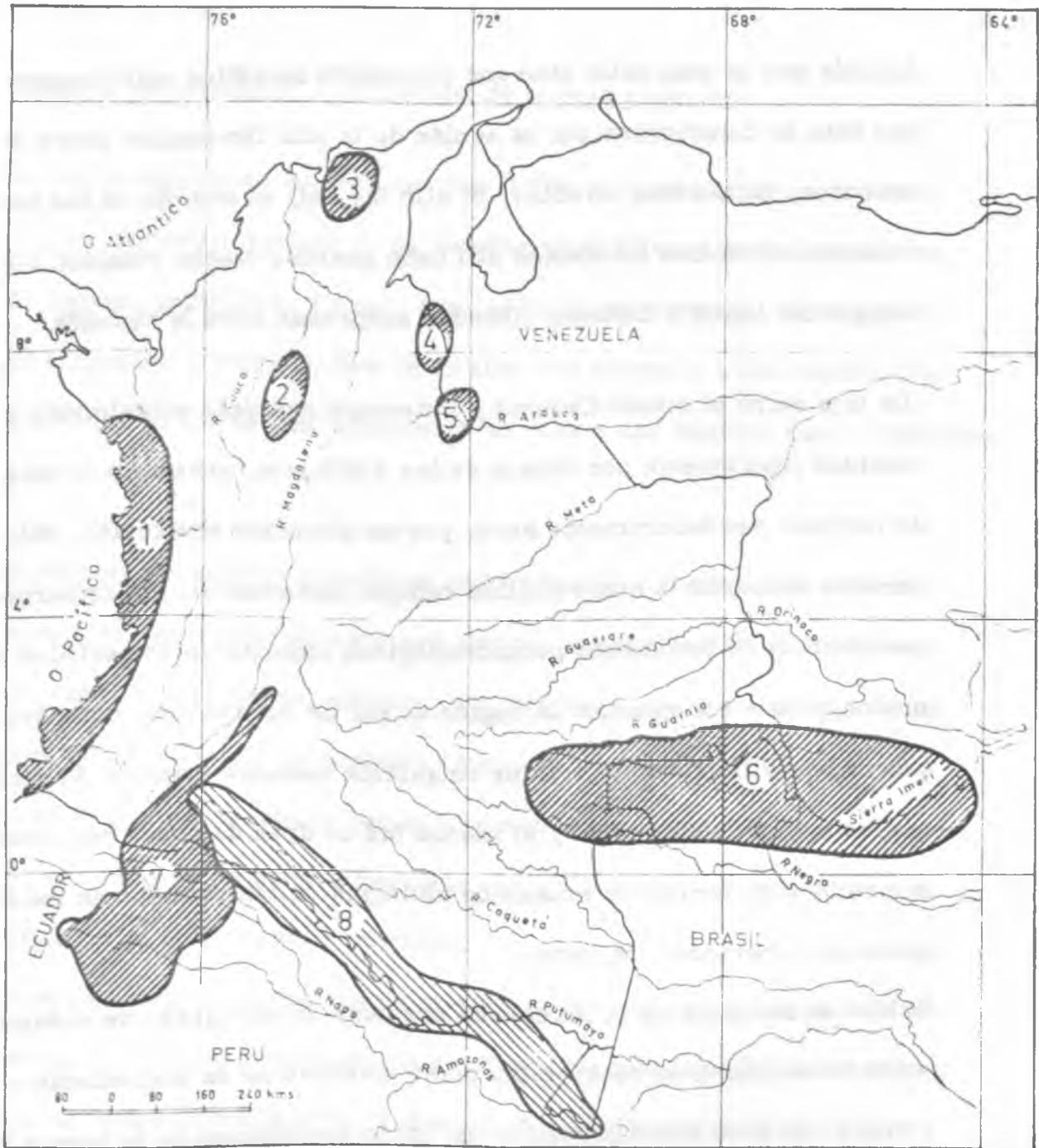


FIG. 3 . Mapa de Refugios en Colombia. ; 1. Refugio del Chocó; 2. Refugio del Nechí; 3. Refugio de Santa Marta; 4. Refugio del Catatumbo; 5. Refugio del Sarare ; 6. Refugio del Imerí-Vaupés; 7. Refugio del Napo-Caquetá; 8. Bosques de Galería, Putumayo-Caquetá-Amazonas.

factible que la zona halla sido una formación selvática anteriormente y que ésta se deteriorara por la acción de la alta lluviosidad sobre suelos arenosos, fácilmente lavables. Si ello fué así, el estudio de los pequeños enclaves selváticos existentes allí debe guardar mucha relación con el refugio del Imerí y contener grandes sorpresas para la biología.

La faja entre el medio Caquetá y Putumayo presenta actualmente una lluviosidad ligeramente por debajo de los 3 000 mm. anuales y carece de un periodo verdaderamente seco, por su situación ecuatorial. Ello nos permite descartarla como posible refugio cuaternario. Sin embargo, la inexistencia de fenómenos geomorfológicos indicativos de periodos secos prolongados - exceptuando la región al sur de Araracoara - nos dejan entrever que allí existió un bosque de galería bastante extenso. Si este bosque no fué un refugio ideal, al menos fué un área de paso, que debió ser la primera en recibir la expansión biológica de los refugios en los interglaciales o periodos húmedos.

Si bien la Serranía de la Macarena presenta un alto grado de endemismos, estos no se debieron desarrollar como producto de su aislamiento como refugio. El área debio presentar un agudo xerofitismo de la base a la cima durante los periodos secos. Sus taxones propios debieron surgir en los interglaciales, como resultado de su estrategia posición en el vértice del llano y de la selva y su conexión directa y cercana a los Andes. Además, por la inmensa variedad de nichos ecológicos que posee.

Los refugios selváticos y la formación de nuevas especies.

Dentro de la naturaleza existen muchas formas de mecanismos de aislamiento, que pueden constituirse en obstáculos al intercambio de genes entre una especie politépica. Cuando éste se hace permanente, se ha producido el aislamiento reproductivo de un tipo con respecto a los demás. Es decir, de una raza o de una subespecie se pasa a una especie nueva (Stebbins, 1978).

El aislamiento geográfico constituye seguramente el mecanismo más eficiente para el desarrollo de especies nuevas, o especiación. Cuando una barrera natural (montañas, océanos, etc.) aísla un territorio, se produce un intermedio genético muy cerrado entre los componentes biológicos del área. Si el aislamiento es lo suficientemente largo, ello conduce a la aparición y difusión de nuevos genomas, como resultado de adaptaciones específicas a un ecosistema particular.

La enorme cantidad de especies existentes en la Gran Selva Suramericana y el hecho de estar su gran mayoría confinadas a ella, nos indica que este proceso se desarrolló allí en períodos geológicos muy recientes (Plioceno - Pleistoceno y Holoceno).

A nivel de familia y género el proceso diversificador ocurrió en su mayor parte fuera del área. Según un nuevo y excelente trabajo de G. T. Prance (1978, p. 216): en una lista de 130 familias de dicotiledonias y 31 familias de monocotiledonias que existen en el Amazonas, sólo tres familias muy

pequeñas están confinadas a la región. Esto indica, que a este nivel se ha producido muy poca diversificación allí, y por lo tanto, en su mayor parte proviene de otras regiones. A nivel de género el endemismo es mucho mayor, pero es fuertemente superado por la amplia distribución neotrópica y la disjunción pantrópica de la mayor parte de los géneros.

Una forma de corroborar o de ubicar los refugios cuaternarios, es la de ubicar los centros de difusión de especies. Es obvio, que aquellos lugares que muestran un alto grado de endemismo o que contienen una alta concentración de especies, muy dispersas en otras zonas, pueden ser sus centros de dispersión. Si esto coincide con centros de alta lluviosidad, su carácter de refugio queda totalmente probado. Las áreas de contacto secundario, durante la expansión de la selva, se reconocen por ser zonas de hibridación, lo cual indica las fronteras de los taxones. Entre el centro y la periferia se produce una compleja intergradación, analizable como una escala de variación morfológica.

Haffer (1969) realiza su ubicación de los refugios, analizando la distribución de varios géneros, superespecies y especies de aves. Trabaja, esencialmente, con varias superespecies de las Cracidae y Ramphastidae; además, con los hormigueros, las cotingas y los manatims. Esta ubicación la realiza interrelacionándola estrechamente con el aspecto paleoclimático. En el Oriente de Colombia, sólo ubica el refugio del Napo, aunque también da las selvas del alto Orinoco -Río Negro, como un "centro de distri-

bución adicional".

El zoólogo brasileño P. E. Vanzolini (1970), basa su ubicación de los refugios en un trabajo de sistemática en la morfología de varios reptiles; especialmente del género Anolis de la familia Iguanidae. Trazando transectos, se estudia la variación de cada carácter a lo largo de ellos y se ubican las áreas nucleares; estas serán, entonces, los centros de difusión. Para el desarrollo de su trabajo, en el cual ha relacionado la sistemática biológica con las técnicas geográficas, Vanzolini ha contado con la colaboración del geomorfólogo A. Ab' Saber, quien tiene una larga experiencia sobre paleoclimas en relación a morfología y formaciones vegetales (1966, 1967 a, 1978, etc). Lastimosamente, careció de información sobre el oriente colombiano .

Sobre la especiación botánica en refugios selváticos, G. T. Prance ha hecho excelentes contribuciones a partir de la publicación de su artículo Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin. based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae (1973). De acuerdo a sus resultados, Prance amplía el número de refugios propuestos por Haffer y por Vanzolini, considerando, además, que su tamaño fue mucho mayor. Analizando las razones dadas por Prance para los cambios propuestos, se tienen los siguientes criterios, con respecto a los puntos que conciernen

al Oriente de Colombia y áreas fronterizas:

- A- Prance (1973, p. 24) objeta que el refugio del Napo es demasiado pequeño y que, probablemente, debe ser extendido hacia el este y hacia el norte. Sin embargo, de acuerdo a las conclusiones del capítulo anterior para territorio colombiano, hasta el refugio propuesto por Haffer (1969, p. 134) es demasiado grande y se extiende por regiones, que, aún hoy, siempre han sido sabanas o bosques ralos.
- B- Un aporte sumamente importante es el énfasis sobre los bosques de galería como posibles refugios y, más aún, como rutas de contacto genético entre áreas y de dispersión de especies. Sin embargo, Prance no separa claramente la primera función de las dos siguientes y tiende a confundirlas en la proposición de sus refugios. Esto se nota especialmente, en su reciente artículo sobre The origin and evolution of the Amazon flora (1978), donde agrega numerosos bosques de galería como refugios cuaternarios (Mapa 4). Es muy factible que los bosques de galería, de vegetación tropófila y sometidos a los intensos y prolongados períodos secos de la época, no hallan permitido la sobrevivencia de las especies propias de la selva ombrófila. Las especies que, seguramente, se formaron allí, debieron retroceder con el avance de la selva y hoy deben estar en los bosques transicionales periféricos o en los bosques de galería de las

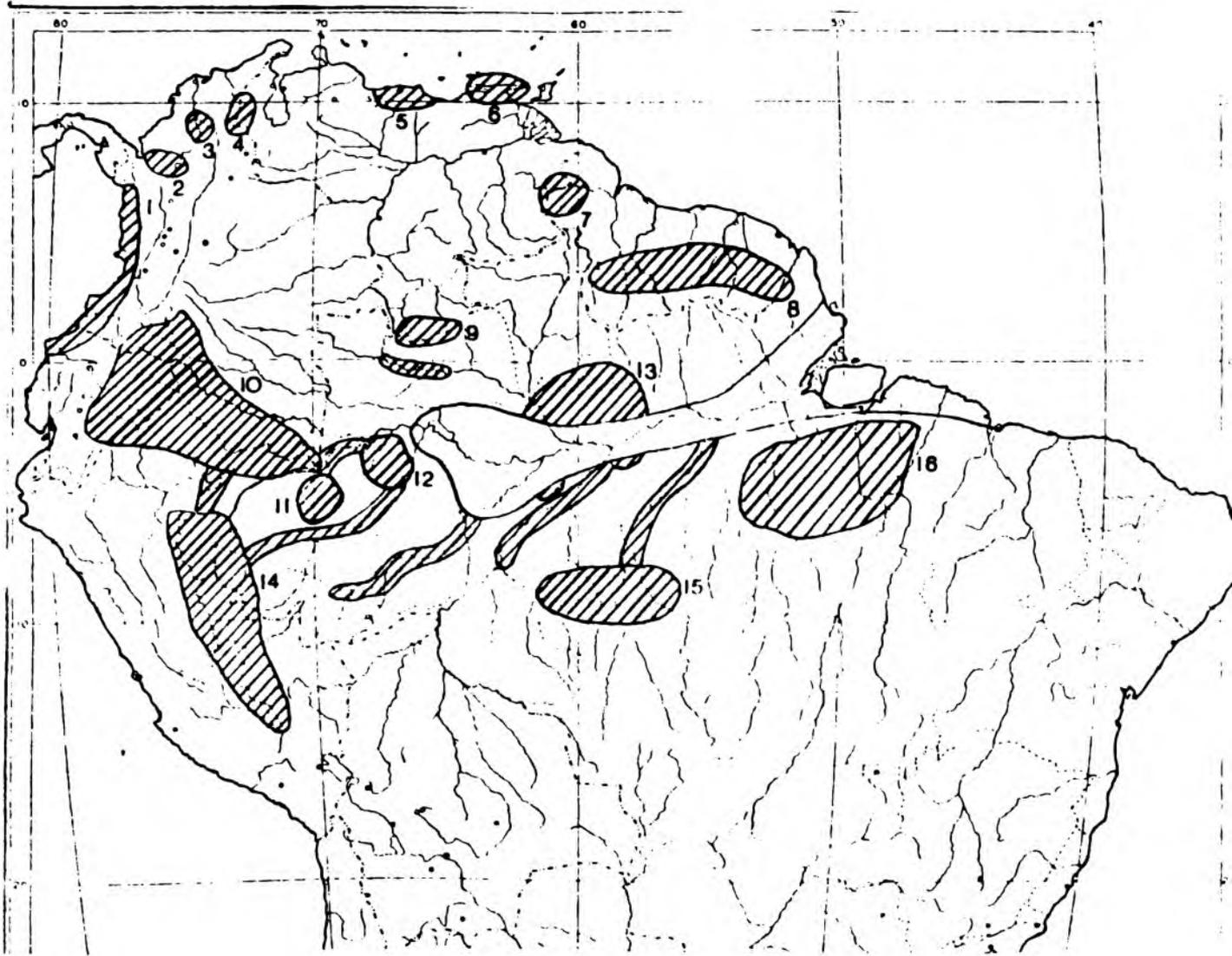


Figura 4.

Mapa de refugios de el último período seco. 1-Chocó; 2-Nechí; 3-Santa Marta;
 4- Catatumbo; 5- Rancho Grande; 6- Paria; 7- Imataca; 8-Guiana; 9-Imerí;
 10-Napo; 11-Olivencia; 12-Tefé; 13-Manaus; 14- Perú Oriental; 15- Aripuania;
 16- Belém- Ningú (Según Prance).

sabanas y campos adyacentes a la Gran Selva. Esto es más factible aún, si tenemos en cuenta, que el clima imperante en los actuales llanos y campos, debió ser impresionantemente seco; de condiciones desérticas o semidesérticas. Por lo tanto, su vegetación actual, de mayor tamaño, debe haber sido recolonización proveniente de regiones más húmedas durante el Cuaternario. Muy diferente debió ser la situación de las selvas cuasi-ombrófilas, adyacentes a las selvas refugio. Sus condiciones fueron mucho menos difíciles y pudieron ofrecer formas específicas de habitat, propias para formación de nuevas especies, o rutas de dispersión. De todas formas, el estudio cada vez más profundo sobre las selvas y bosques de galería, será de un enorme valor para las investigaciones; sobre especiación.

Fuera de las familias botánicas mencionadas anteriormente, otras familias y géneros han sido investigados anteriormente en la Gran Selva, para correlacionar su distribución con los refugios del Cuaternario. D. R. Simpson, trabaja sobre la especiación de las plantas leñosas de la Amazonia Peruana, especialmente sobre las Rubiaceae (1972). Sobre las leguminosas del género Hymenaea, trabajaron Langenheim y otros (1973). Algunos géneros de Melastomatacea en relación con la región de las Guayanas, son estudiadas por Morley (1975). Un trabajo sumamente importante de mencionar para Colombia, es la investigación del botánico; Enrique Forero, del Instituto de Ciencias Naturales, sobre la distribución

del género Rourea (Connaraceae) en América (Forero, 1976). La notable concordancia que encuentra entre la distribución del género en el Amazonas y las provincias fitogeográficas propuestas por Ducke y Black (1954), es de gran valor para el futuro desarrollo de la investigación de refugios, puesto que da pautas sobre los límites de difusión (mapa 5).

Aplicación del modelo biológico de diversificación a las distribuciones culturales. - Para el campo arqueológico y antropológico, se plantea un promisorio horizonte investigativo al aplicar el modelo de los refugios a la distribución de pautas culturales en la Gran Selva Suramericana. Esta posibilidad es planteada por la antropóloga norteamericana Betty Meggers la cual considera que: Las plantas de sabana utilizables para el consumo humano son muy poco comunes en las tierras bajas del nuevo mundo. Como una consecuencia, los períodos de reducción de la selva pudieron exponer los grupos humanos a la malnutrición y aún a la hambruna. Aquellos que no pudieron permanecer en los refugios selváticos debieron tener muy pocas alternativas. Ellos pudieron haber aumentado su movilidad y reducido el tamaño del grupo, expandido el número de alimentos silvestres consumidos o emigrado. Las consecuencias predicibles son; la declinación en el tamaño y densidad de la población, aumento en la separación espacial y, consecuentemente, aislamiento entre bandas y dispersión muy amplia ". (Meggers, 1975, p. 158).

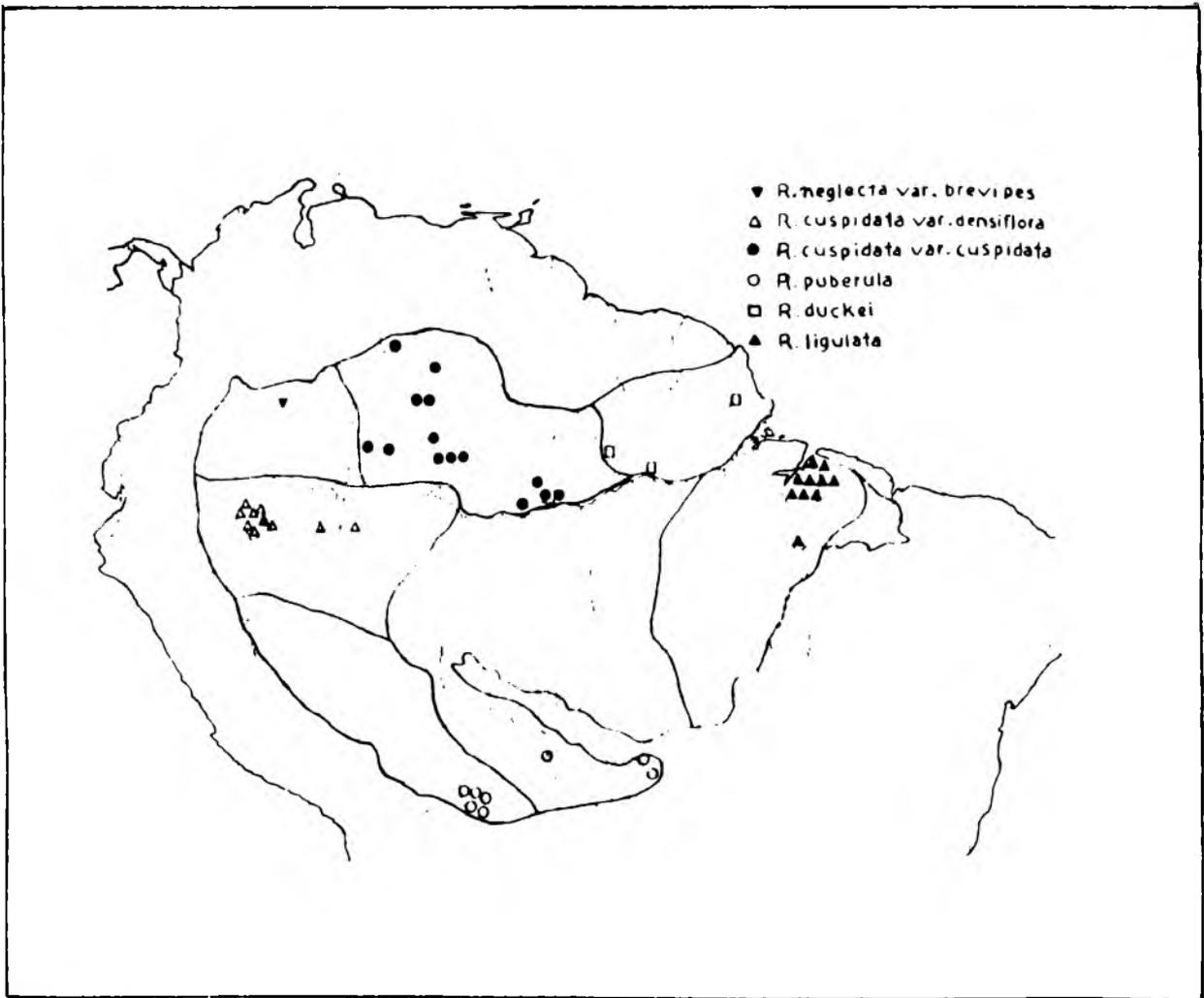


Figura 5.

Mapa mostrando las siete regiones fitogeográficas de la Amazonia definidas por Ducke y Black (1954), y los patrones de distribución de seis géneros de Rourea. (Según Forero, 1976).

La anterior hipótesis serviría para explicar la enorme heterogeneidad y dispersión de las características culturales en la Gran Selva. Sin embargo, la información que se posee actualmente es demasiado pobre y superficial como para poder comprobar esta teoría. Además, los datos, tanto lingüísticos como etnográficos y arqueológicos, son bastante contradictorios, como resultado de las dificultades analíticas en un material tan fragmentario.

No obstante lo anterior, esta hipótesis puede ser una guía altamente fructífera para las investigaciones culturales en la Gran Selva. Su aplicación en el estudio etno-lingüístico y arqueológico de Colombia, podría dar valiosas pistas en un futuro trabajo sistemático. Seguramente, ella tendrá que ser refinada y replanteada, tanto en su cuerpo principal como en algunas implicaciones colaterales que han sido formuladas por su autora. Siendo esto un proceso natural, que resultará, de la utilización y crítica de esta nueva herramienta teórica de los refugios y los modelos de diversificación y del enriquecimiento en información factual que permita ubicar el máximo posible de datos correlacionables.

B I B L I O G R A F I A

- Ab' Sáber, Aziz Nacib .1966. O Domínio Morfoclimático Amazonico.
Geomorfologia 1. Instituto de Geografia da Universidade de Sao Paulo.
- 1970. Provincias Geológicas e Domínios Morfoclimáticos no
Brasil. Geomorfologia 20. Instituto de Geografia Universidade de Sao
Paulo.
- 1970. "Espacos ocupados pelo expansao dos climas secos na
América do Sul por ocasio dos períodos quaternarios " Paleoclimas
3, 1-19, Inst. de Geografia Univ. de Sao Paulo.
- Domínguez, Camilo .1975. "El clima amazónico , su influencia sobre el re-
gimen hidrográfico y la utilización de suelos ". Revista Colombiana de
Antropología, Vol. 21, pp. 371-396.
- Duc le, A. y Black, G. A. 1954. Notas sobre a fitogeografia da Amazonia
Brasileira. Bol. Técn. Inst. Agronomico do Norte, 29, pp. 3-62.
- Forero, Enrique. 1976. " A revision of the American species of Rourea a
subgenus Rourea (Connaraceae). Memoirs of the New York Botanical
Garden. Vol. 26 (1), pp. 1-119.
- Haffer, Jürgen. 1967. . "Speciation in Colombian forest birds west of
the Andes ". Amer: Mus. Novitates, No. 2294, pp. 1-57.
- 1969. " Speciation in Amazonian forest birds", Science 165.
pp. 131-137.
- 1970. "Geologic climatic history and zoogeographie significan-
ce of the Urabá region in north western Colombia ", Caldasia, Vol. X,
No. 50, pp. 603 636.
- 1978. Distribution of Amazon forest birds ", Bonn. Zool.
Beirtrage, 29, pp. 38-79.
- Hammen, T. van der. 1963. " A palinological study of the quaternary of
British Guiana " Leid. Geol. Meded. 29, pp. 125-180.

- _____ 1974. "The pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America " Journal of Biogeography 1, pp. 3-26.
- Huguett, Alcides. 1977. Geología del Guainfa. Colombia. en Base a Imágenes de Radar. AGID, Caracas, Background Document No. 63.
- Langenheim, J. y otros. 1973. An evolutionary and ecological perspective of Amazonian Hylaea species of Hymenaea (Leguminosae - Caesalpinoideae) Acta Amazonica 3 (1) pp. 5-37.
- Meggers, Betty . 1975. " Application of the biological model of diversification to cultural distributions in tropical lowland South America". Biotropica 7 (3) , pp. 141-161.
- Prance, Ghillean T. 1973. " Phytogeographica support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae ". Acta Amazonica 3 (3) , pp. 5-28.
- _____ 1978. "The origin and evolution of the Amazon flora ", Interciencia 3 (4) , pp. 207-222.
- Simpson, D. R. 1972. "Especiación en las plantas leñosas de la Amazonia peruana relacionada a las fluctuaciones climáticas durante el Pleistoceno. " Resúmenes del Primer Congreso Latinoamericano de Botánica, México.
- Simpson V., Beryl . 1971. " Pleistocene changes in the fauna and flora of South America", Science 173, pp. 771- 780.
- Simpson, B. y Haffer, J. 1978 . "Speciation patterns in the Amazonian forest biota ". Ann. Rev. Ecology Sist. 9, pp. 497-518.
- Stebbins, G. Ledyard. 1978. Procesos de la Evolución Orgánica. Ed. Prentice /Hall.
- Tricart, J. 1974. Existence de périodes seches au quaternaire en Amazonie et dans les régions voisines ", Rev. de Geom. Dynamique 4 , pp. 145-158.

Vanzolini, P.E. 1970. Zoologia Sistemática. Geografia e a Origem das Especies. Universidade de Sao Paulo, Inst. de Geografia.

Wijmstra, T.A. (1971). The Palynology of the Guiana Coastal Basin. Tesis Universidad de Amsterdam.

Wijmstra, T.A. y Hammen, T. vander. 1966. Palynological data on the history of the tropical savannas in northern South America ". Leidse Geol. Med. 38, pp. 71-90.