

DOS AMAZONIAS

Dalton de Souza Amorim

La 'Amazonia' puede definirse de diferentes maneras. De modo general, se refiere a toda el área correspondiente a la Cuenca Amazónica. En este caso, el concepto que lleva a su delimitación es geográfico, determinado por la topografía dada por el conjunto de ríos de la región, que al unirse llegan juntos al mar (Fig. 1). No obstante, la región puede definirse por otros criterios, por ejemplo, la continuidad de bosques en regiones adyacentes. Por lo común, esas definiciones se fundamentan en aspectos geológicos o fitogeográficos y no necesariamente designan una unidad biogeográfica natural o histórica.

Algunas características de la Cuenca Amazónica son peculiares. En la frontera entre Brasil y Perú, a más de 2000 km de la boca del río Amazonas en línea recta, el río Solimões sólo está a 80 m por arriba del nivel del mar. En su cara norte, la Cuenca Amazónica está delimitada por el cratón de las Guayanas, al oeste por la cadena andina y al sur por las sierras que separan la Cuenca Amazónica de la Cuenca del Paraná. Al este, un conjunto de sierras de altitud escasa a media, en alineamiento norte/sur (Serra do Gurupi, Serra do Tiracambu y Serra da Corda) aísla los ríos más orientales de la Cuenca Amazónica —los ríos Araguaia y Tocantins— de cuencas aisladas más al este, en particular de los ríos Gurupi, Meamirim, Itapecuru y Parnaíba, además de otros menores.

La mayor parte de esa región actualmente está ocupada por ambientes de bosque, aunque algunas áreas tengan ambientes intercalados de formación abierta, como manchones de cerrado, llanuras, u otros hábitats. No obstante, como se discutirá adelante, el cuadro actual de amplia distribución de ambientes forestales en toda esa área no ha sido estable a lo largo del terciario superior y el cuaternario, que ya tuvo ocupación relativamente amplia por ambientes abiertos. Además de eso, la formación vegetal forestal dentro de la Amazonia no es homogénea. Hay áreas de inundación periódica por los ríos de la región —denominadas 'varzeas'— y áreas que siempre están libres de inundación. Por otro lado, aun cuando a lo largo del curso de los ríos las altitudes sean bajas, en los nacimientos de los ríos mayores, hay bosques en áreas más altas, inclusive en las faldas de los Andes, generando una variación altitudinal bastante grande de tipos forestales, así como de especies vegetales dominantes en cada área (Fig. 2). Incluso conviene subrayar que hay manchones forestales fuera de la Cuenca Amazónica que parecen estar directamente relacionados con la flora y la fauna de esa área.

Geológicamente la Cuenca Amazónica ha tenido una altitud relativamente baja en relación con el nivel del mar, al menos desde el Cámbrico. Eso condujo a que, en varias etapas en la evolución del globo terrestre, presiones tectónicas y variación del nivel del mar hicieran que buena parte de la cuenca estuviese completamente sumergida, permaneciendo emergidas sólo las áreas más altas a su alrededor. Eso parece haber ocurrido de forma más acentuada en el silúrico y en el devónico y, más recientemente, en el cretácico (Figs. 3a-c). Un resumen de los eventos geológicos que afectan la parte brasileña de la Amazonia puede encontrarse en Petri y Fúlfaro (1983). La discusión de eventos geológicos con implicaciones para la biogeografía de la región fueron discutidas por Brooks *et al.* (1981) y Amorim y Pires (1996). La continuidad de los ambientes de bosque de la región Amazónica hizo que fuera vista como una unidad. De hecho, desde el siglo pasado, con los trabajos del botánico suizo De Candolle (1820, 1838), la Amazonia quizá haya sido vista como una unidad biogeográfica. Solo estudios biogeográficos más recientes comenzaron a modificar esa idea.

Biogeografía de la Amazonia antes de los métodos de vicarianza

Tal vez la mayor parte de la discusión sobre la evolución biogeográfica de la Amazonia hasta ahora fue hecha bajo la óptica de los cambios ocurridos en la región a lo largo del cuaternario. La visión prevaleciente a lo largo de la primera mitad del siglo XX era que la gran diversidad de especies en la Amazonia era resultado de una supuesta continua estabilidad ecológica (e.g. Darlington, 1957: 587). Esa supuesta estabilidad de ambientes tropicales se contraponía al conocimiento ya disponible de las oscilaciones del clima conocidas para las áreas templadas del Hemisferio Norte, para las cuales desde inicios de siglo ya se conocía la influencia de periodos de glaciación (Adams, 1902, 1905; Stresemann, 1919, 1920; Hultén, 1937).

Los estudios de geomorfología de la América del Sur, a partir de la década de 1950 (Ab'Saber, 1959, 1962, 1967, 1971; Bigarella, 1964, 1971; Bigarella y Ab'Saber, 1961) comenzaron a mostrar un cuadro distinto en la evolución del clima del cuaternario para la Amazonia. Hoy día está ampliamente demostrado que la influencia de las glaciaciones no se restringieron a las áreas templadas del globo —aunque en ellas su efecto fuese más intenso—, alcanzando también las áreas ecuatoriales. Las áreas tropicales tuvieron en los máximos de glaciación una reducción de la pluviosidad y de la temperatura. Ese cambio climático provocó una reducción en la distribución de los bosques y un aumento del área ocupada por vegetación abierta (Haffer, 1969; Vanzolini y Williams, 1970; Vanzolini, 1973). Estudios posteriores, al utilizar otras técnicas, incluso análisis paleopalinoológicos, vinieron a corroborar las hipótesis de ocurrencia de esas fluctuaciones (Ab' Saber, 1977a, b; Absy, 1979, 1982; Van der Hammen, 1972, 1974; van Geel y van der Hammen, 1973; Prance, 1982).

Esos estudios muestran entonces que, a lo largo del cuaternario, hubo una sucesión de periodos en que la selva Amazónica tuvo amplia distribución y continuidad en la cuenca hidrográfica, seguido de perio-

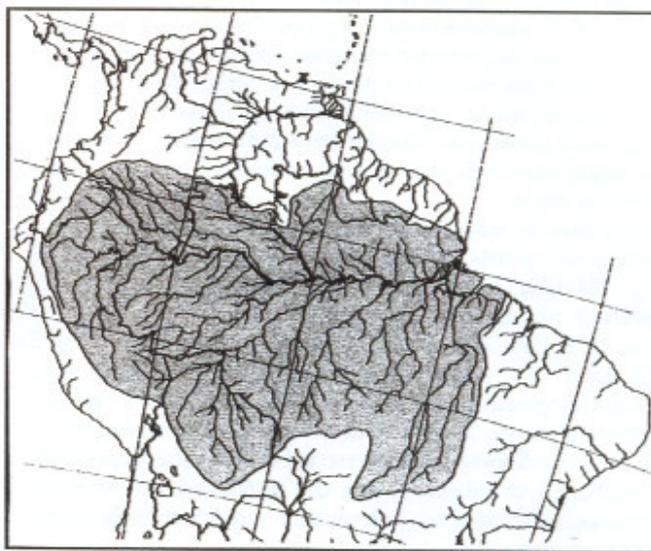


Fig. 1. Mapa del norte de la América del Sur, con la delimitación hidrográfica de la Cuenca Amazónica.

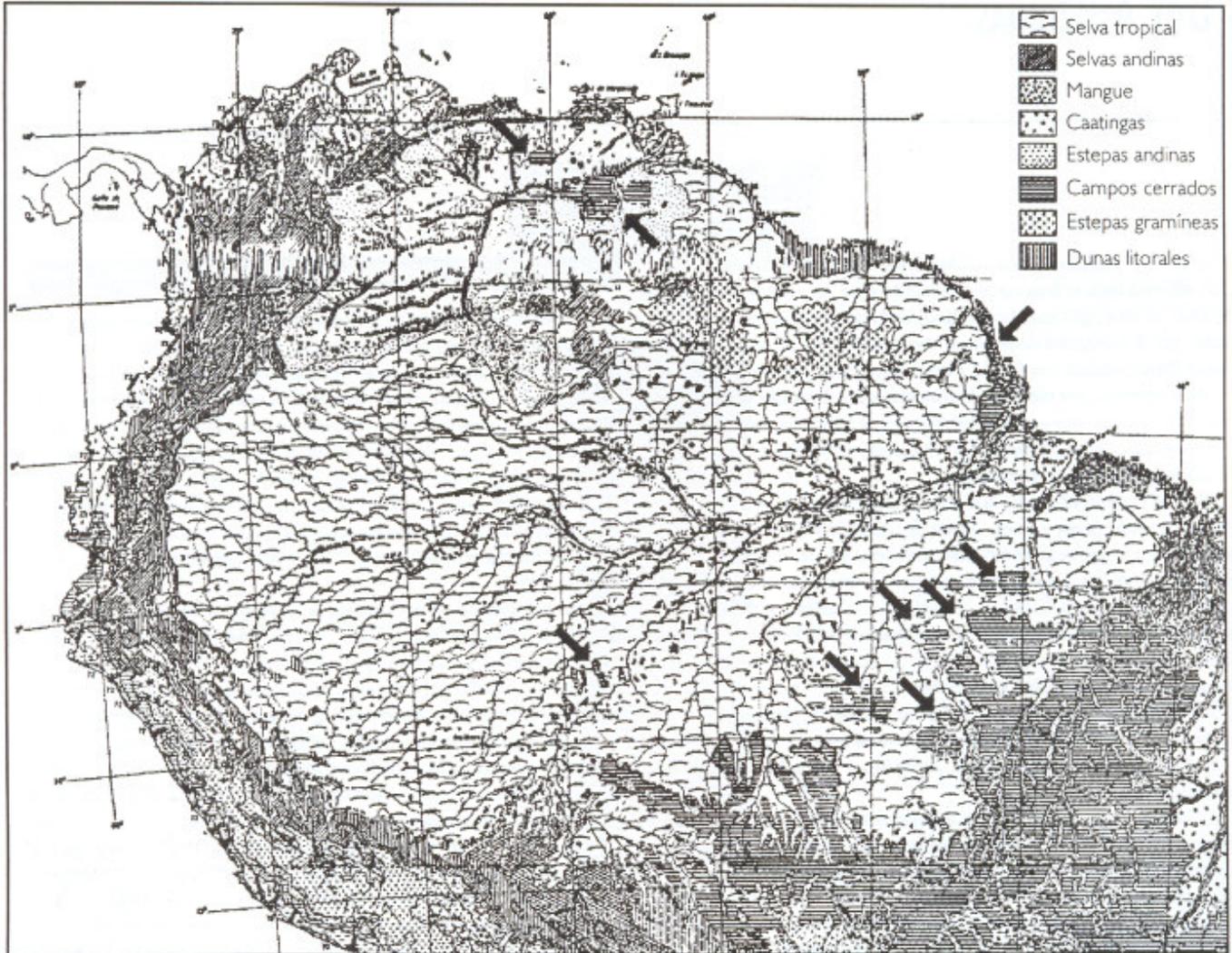


Fig. 2. Formaciones vegetales actuales de la parte norte de la América del Sur (modificado de Hueck, 1972), mostrando la dominancia de elementos forestales en la Cuenca Amazónica, con la presencia de ambientes abiertos dentro del dominio Amazónico.

dos de fragmentación, en que las selvas quedaban restringidas a áreas más altas, que mantenían por una cuestión del relieve una mayor pluviosidad (Fig. 4). Más tarde se demostró que ese proceso también afectó a la selva Atlántica. Las áreas que mantienen la menor distribución continua de selvas en los máximos de glaciación se llaman refugios. Situación inversa ocurría para las vegetaciones abiertas, que en el máximo de interglaciación tenían su distribución fragmentada, estando restringidas a áreas aisladas unas de las otras; y en los máximos glaciales tuvieron una distribución amplia.

Esos datos de oscilación del clima y de la distribución de las formas vegetales a lo largo del Cuaternario, inicialmente llevaron a Haffer (1969, 1970, 1974, 1977), Vanzolini y Williams (1970) y Vanzolini (1970, 1973), seguidos de muchos otros autores (e.g., Müller, 1973; Lamas, 1973; Prance, 1973, 1978, 1982; Brown, 1976, 1977, 1982; Simpson y Haffer, 1978; Dixon, 1979) a postular que la fragmentación de las selvas era la causa de cladogénesis que lleva a la formación de especies. En el máximo de interglaciación, las especies de bosques tendrían amplia distribución, siendo subdivididas en el máximo glacial en especies descendientes, aisladas en los refugios. O sea, que las fluctuaciones glaciales e interglaciales serían causantes de especiación y explicarían la alta diversidad en la región.

Esa teoría, llamada genéricamente 'Teoría de los Refugios Cuaternarios' (ver Prance, 1982), propone entonces, que el patrón actual de áreas de endemismo y de distribución geográfica de especies en

ambientes forestales fuese resultado del último evento de glaciación, el Wisconsiniano, ocurrido entre 18,000 y 15,000 años antes. Eventos de glaciación anteriores en el Pleistoceno habrían sido responsables por eventos de cladogénesis más basales en la historia de esos grupos tropicales. Así, la historia del patrón biogeográfico actual habría sido muy reciente, formado a lo largo de los últimos 2,000,000 de años.

La teoría de los refugios tiene una serie de limitaciones. Una de ellas es que el modelo de refugios implica un proceso de especiación alopátrida, con la subdivisión de especies de amplia distribución original —o sea, es un caso particular de vicarianza (Brown, 1977; Vanzolini y Williams, 1981; Haffer, 1981, 1982; Duellman, 1982; Nelson, 1982; Amorim, 1991). A pesar de eso, la teoría, propiamente hablando, tiene necesariamente una base dispersionista. El problema es que hay un enorme hiato entre el inicio de la tectónica de placas, en el jurásico-cretácico —con la separación entre América del Sur y África— y el inicio de los ciclos de glaciación durante el plio-pleistoceno. Sin embargo, un número creciente de estudios biogeográficos indica que varios grupos de animales y plantas presentes en las diversas formaciones vegetales de América del Sur son de origen gondwánico (vea Amorim y Pires, 1996).

Algunos defensores de la teoría de los refugios más recientemente procuraron quitar el énfasis que dieron a los eventos de fluctuación del clima al final del Pleistoceno, realizando que hay indicios de que el inicio de los periodos de glaciación habría ocurrido en el oligoceno. Sin embargo, eso no evita —al contrario, intensifica— los problemas más graves de la

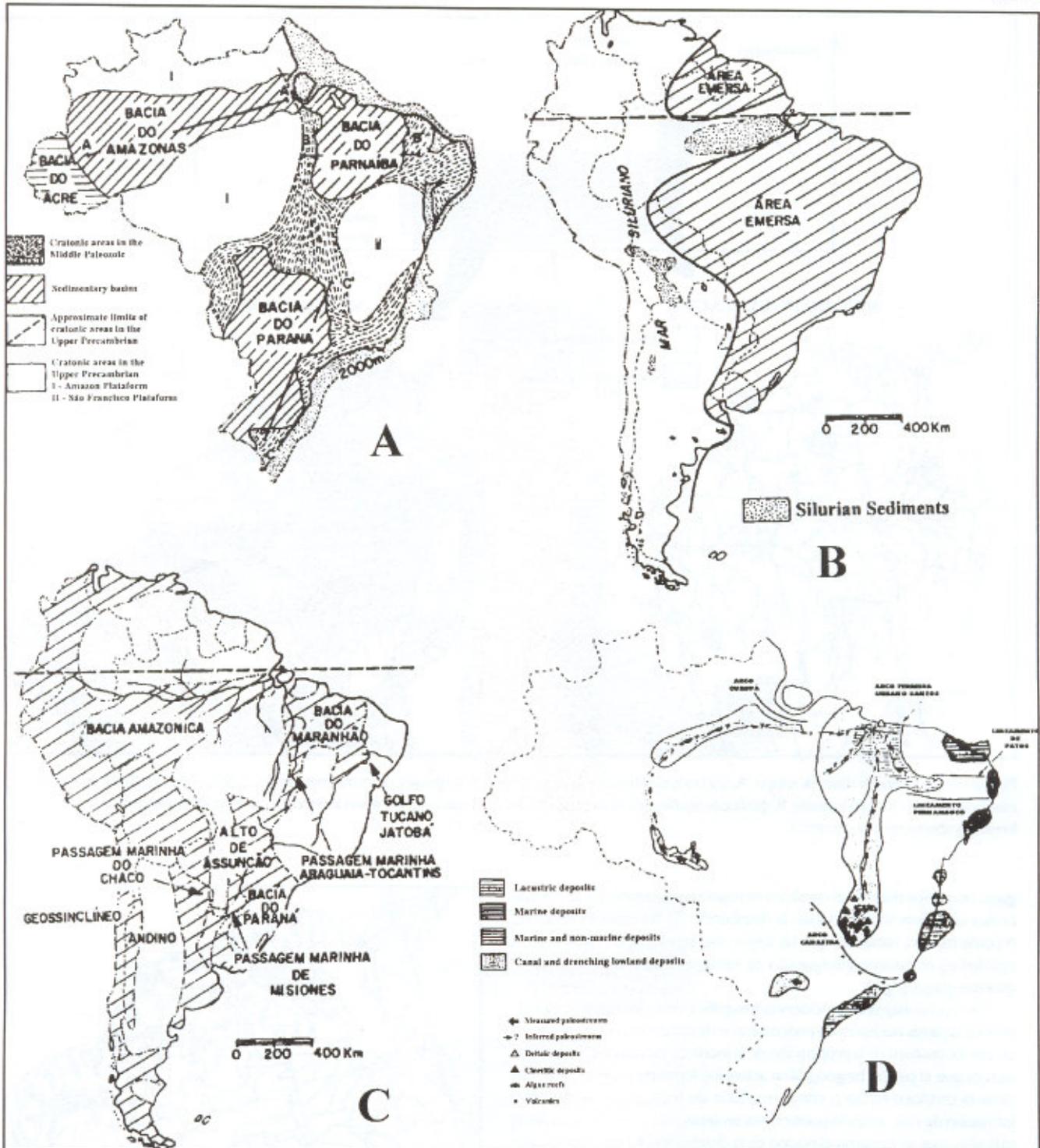


Fig. 3. Áreas emergidas y sumergidas del norte de la América del Sur en diferentes periodos. A, Paleozoico; B, silúrico; C, devónico; D, cretácico. (Tomado de Amorim y Pires, 1996).

teoría (Amorim, 1991). Si al menos en los eventos más intensos de fluctuación climática hubiese ocurrido la secuencia prevista en el modelo, de fusión biótica (resultando que las especies anteriormente fragmentadas alcancen amplia distribución) y nueva fragmentación, que resulta en especiación, la incidencia de un número relativamente pequeño de ciclos de fluctuación del clima en pocos millones de años provocaría un número geométricamente alto de especies (Amorim, 1991). Los números de especies que serían generadas, al usar tales simulaciones, son muchos órdenes de magnitud mayores que los números conocidos para la diversidad de especies de cualquier grupo en la región.

Los indicios de fluctuación del clima y variación de las formaciones vegetales a lo largo del cuaternario son muy seguros. Lo más probable es que el problema en el modelo de refugios no está en la idea de que haya habido retracción en la distribución de las especies, sino en la premisa que las especies alcancen amplia distribución en el máximo de interglaciación. Por lo tanto, sin amplia distribución, aunque los ambientes de selva pasen por un proceso de fragmentación, en las especies no ocurre, de modo que la fluctuación del clima no resulta en eventos de especiación.

En ese contexto, las áreas de endemismo hoy observadas en América del Sur habrían sido formadas bajo eventos geológicos más anti-

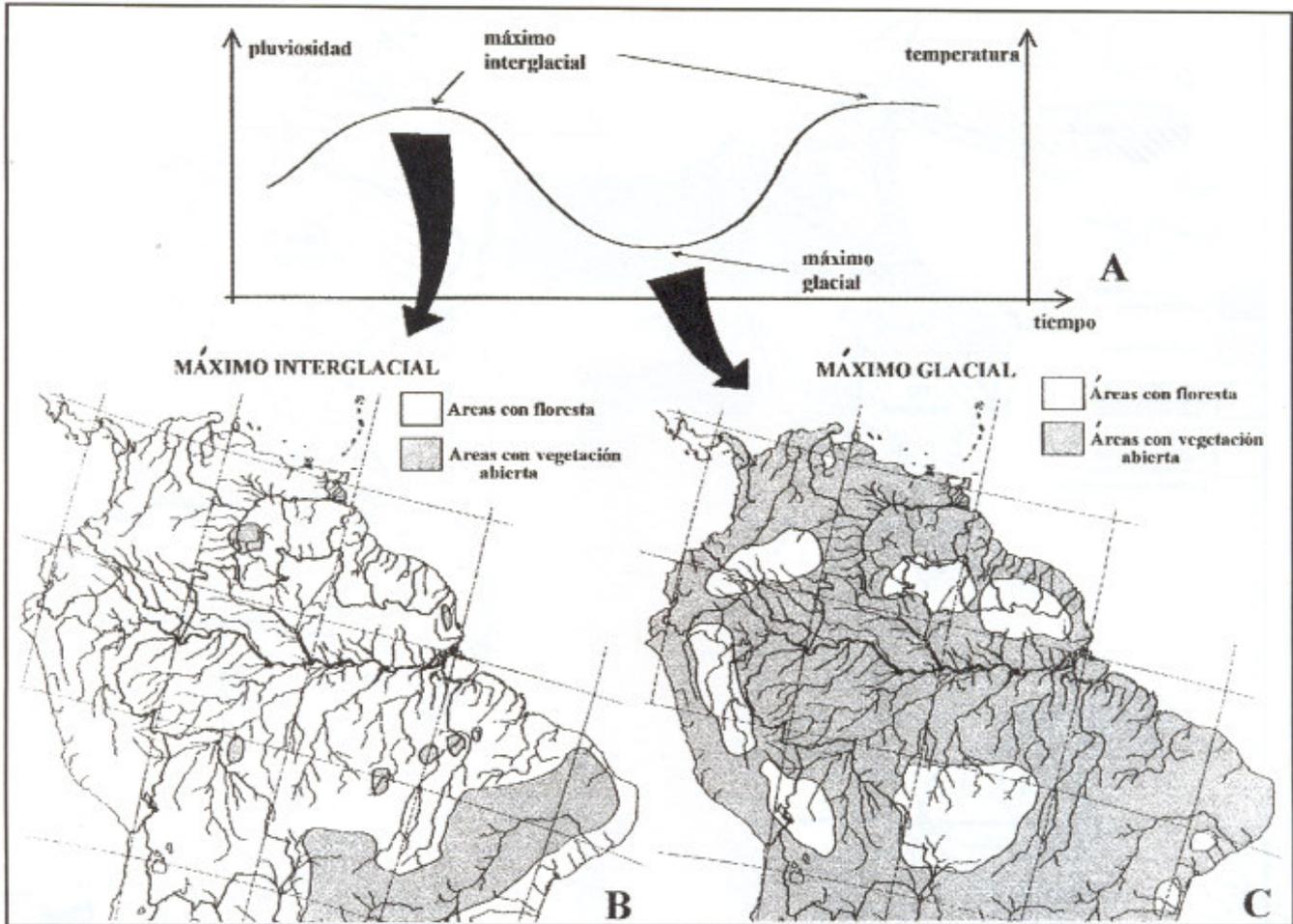


Fig. 4. Síntesis del modelo clásico de refugios. A. Oscilación climática entre máximos glaciales e interglaciales, en los máximos glaciales, el clima es más seco y frío, en los máximos interglaciales, es más húmedo y caliente; B, distribución hipotética de las formaciones forestales y abiertas en el máximo interglacial; C, distribución hipotética de las formaciones forestales y abiertas en el máximo glacial.

guos, ocurridos durante el cretácico-terciario (ver adelante). Las fluctuaciones climáticas solo afectarían la distribución de las especies en torno de cada refugio, haciendo que las selvas solo se expandan hasta la contigüidad en el máximo interglacial y se retraigan a su área nuclear en el máximo glacial (Fig.5).

De hecho, hay una coincidencia geográfica entre los refugios cuaternarios y las áreas nucleares de endemismo en la distribución de las especies, uno de los motivos de la proposición de la teoría de los refugios. La explicación es que el patrón biogeográfico actual fue formado en gran parte durante el cretácico-terciario como resultado de transgresiones marinas y formación de ríos, aislando poblaciones en áreas más elevadas. Esas áreas más altas, que se tomaron el núcleo de la distribución de las especies, son exactamente aquellas que propician las condiciones climáticas adecuadas para la supervivencia de selvas durante las fases glaciales. Así, las áreas de endemismo terciarias y los refugios cuaternarios son las mismas áreas.

Es probable que algunas áreas de endemismo de origen terciario que no pudieron soportar las selvas en los periodos glaciales deben haber sido objeto de intensa extinción en el cuaternario. Eso parece haber ocurrido, por ejemplo, en la región de la caatinga, en el nordeste del Brasil (de Vivo, 1997). La congruencia entre los límites de las áreas de endemismo actuales y los principales eventos geológicos cretácico-terciarios, por un lado, y la secuencia cronológica de cladogénesis entre esas áreas y la secuencia cronológica de esos eventos geológicos, por el otro, dan una gran corroboración a esa interpretación.

Finalmente, cabe comentar que, independiente de explicaciones causales para los patrones de endemismo, la historia geológica y geográ-

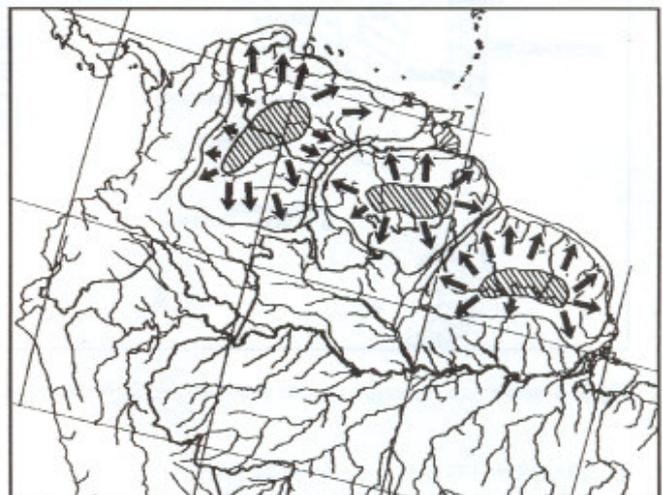


Fig. 5. Modelo de refugios reducido. En los máximos glaciales, las especies de la formación forestal están restringidas a los refugios; en los máximos interglaciales, hay solo expansión hasta los ríos u otros límites entre áreas de endemismo. Es decir que en los máximos interglaciales no hay amplia simpatria de las especies que estaban en los refugios en toda el área de formación forestal. Si no hay distribución amplia, el máximo glacial siguiente no genera fragmentación de poblaciones y así no genera especiación. La fluctuación del clima lleva solo a una expansión y retracción de la distribución de especies alrededor de su refugio y no hay formación de especies.

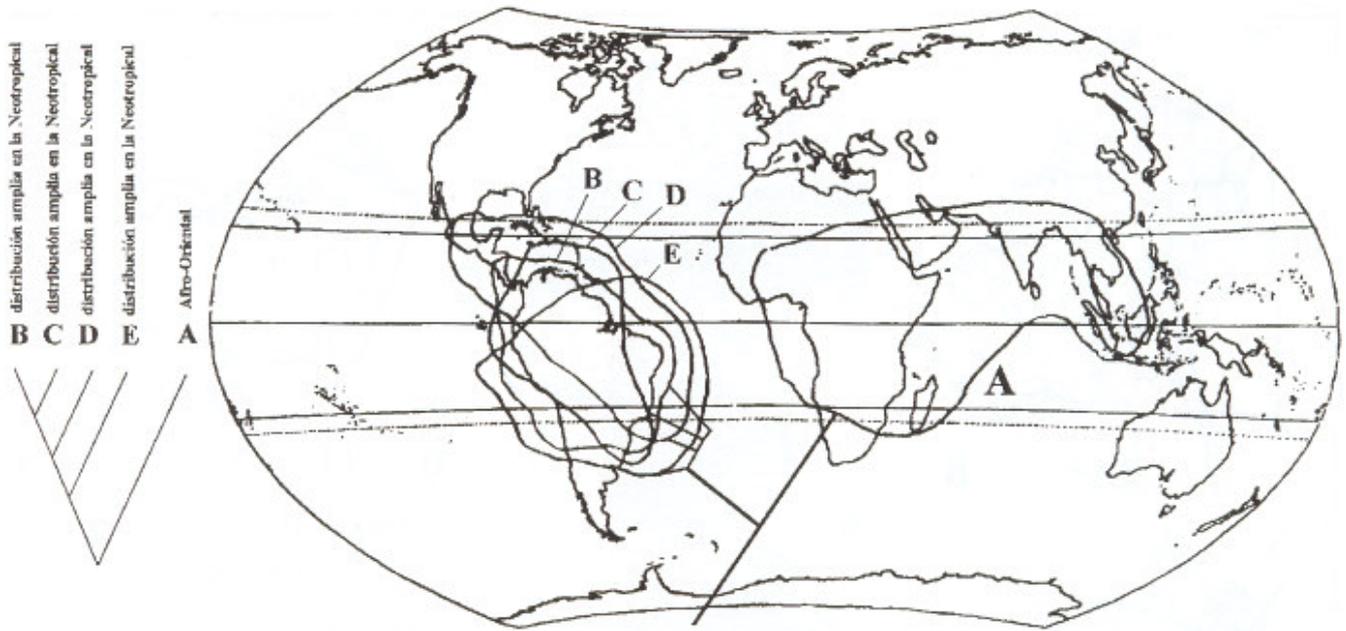


Fig. 6. Situación típica de grupos neotropicales de origen gondwánico. El grupo hermano de un taxón con distribución afro-oriental tiene varios subgrupos, cada uno de los cuales tiene amplia distribución en la región Neotropical. Esto significa que la replicación es la regla para la evolución de grupos neotropicales.

fica de la región es compleja. Marroig y Cerqueira (1997) tal vez realizan la revisión más completa de la literatura reciente sobre la historia biogeográfica de la Amazonia. Además de eso, proponen un evento más en el cuaternario que, en su opinión, podría ser causante de algunos de los patrones de endemismo, con la formación de una gran laguna en el área más baja de la cuenca Amazónica, lo que antes ya fue discutido en la literatura como un evento de origen más antiguo (Räsänen *et al.*, 1995).

Vicarianza en la Amazonia a partir del cretácico

La dificultad de realizar recolectas extensas en toda la Amazonia de modo que permita un análisis amplio de la evolución biogeográfica de la región, hace que aún sea pequeño el número de estudios comprensivos que utilicen métodos biogeográficos modernos. Por lo menos parece haber 30 áreas de endemismo solo para la Cuenca Amazónica, cubriendo un área de millones de kilómetros cuadrados. Es necesario un esfuerzo de décadas de recolección en toda la región para que se pueda considerar que un grupo fue suficientemente muestreado para generar un análisis biogeográfico confiable. Tal vez los grupos mejor recolectados y estudiados desde ese punto de vista parecen ser primates, lacertilios, aves y abejas. De esos, lacertilios y aves fueron estudiados especialmente bajo un enfoque de teoría de los refugios (ver Prance, 1982), de modo general, sin análisis cladísticos. El trabajo de Cracraft y Prum (1988) de algunos grupos de aves de la Amazonia tiene una orientación cladística, pero la interpretación biogeográfica se vincula a eventos recientes. Solo más actualmente comienzan a aparecer los primeros estudios biogeográficos que primero buscan un patrón biogeográfico general antes de avanzar cualquier modelo de causalidad *a priori*.

El primer problema a considerarse es que la historia de los grupos neotropicales de origen gondwánico es antigua. Entonces, para cada grupo monofilético con amplia distribución en la región, hay varios subgrupos, cada uno de los cuales se presenta ampliamente distribuido en la América del Sur, Central y el Caribe (Fig. 6). Eso hace que los problemas de falta de reconocimiento de grupos con distribución replicada o paráloga (Amorim, 1987, 1992; Nelson y Ladiges, 1996; Amorim y Pires, 1996), generados por carencia de muestreo, sean extremadamente

graves. Esto es, con los problemas de extinción y falta de recolección para cada uno de los subgrupos con amplia distribución, se corre el riesgo de incluir como subgrupos de distribución ortóloga a miembros de grupos parálogos (Fig. 7), generando componentes falsos. Solo el estudio de grupos con un muestreo más amplio y cuidadoso en la detección de los distintos grupos de distribución replicada pueden evitar análisis equivocados.

Las figuras 8-20 muestran las distribuciones de grupos de especies de Sciaridae, Ditomyiidae (Diptera) (Amorim y Pires, 1996), Pentatomidae (Hemiptera) (Grazia, 1997; Campos, 1999), Apidae (Hymenoptera) (Camargo, 1996) y Callitrichidae (Primates) (Amorim y Pires, 1996) en América del Sur. La sobreposición de los cladogramas biológicos con las áreas de distribución de las especies (Rosen, 1978; Platnick y Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986) lleva a un cladograma general de áreas para la región (Figs. 21-22).

Primeramente es interesante observar que esos patrones de grupos taxonómicos distantes (como insectos y primates) son bastante congruentes entre sí, indicando una alta probabilidad de que hayan sido generados por eventos de vicarianza. Incluso, las áreas de los componentes en diversos niveles de esa historia son congruentes con aquellas

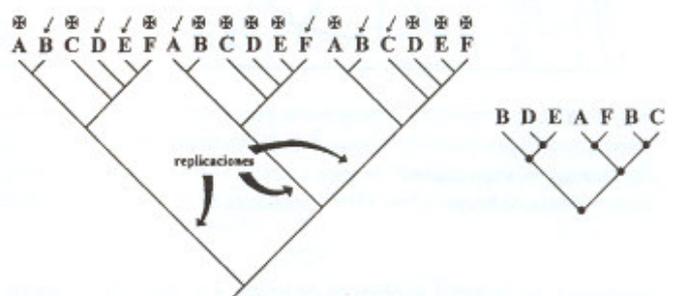
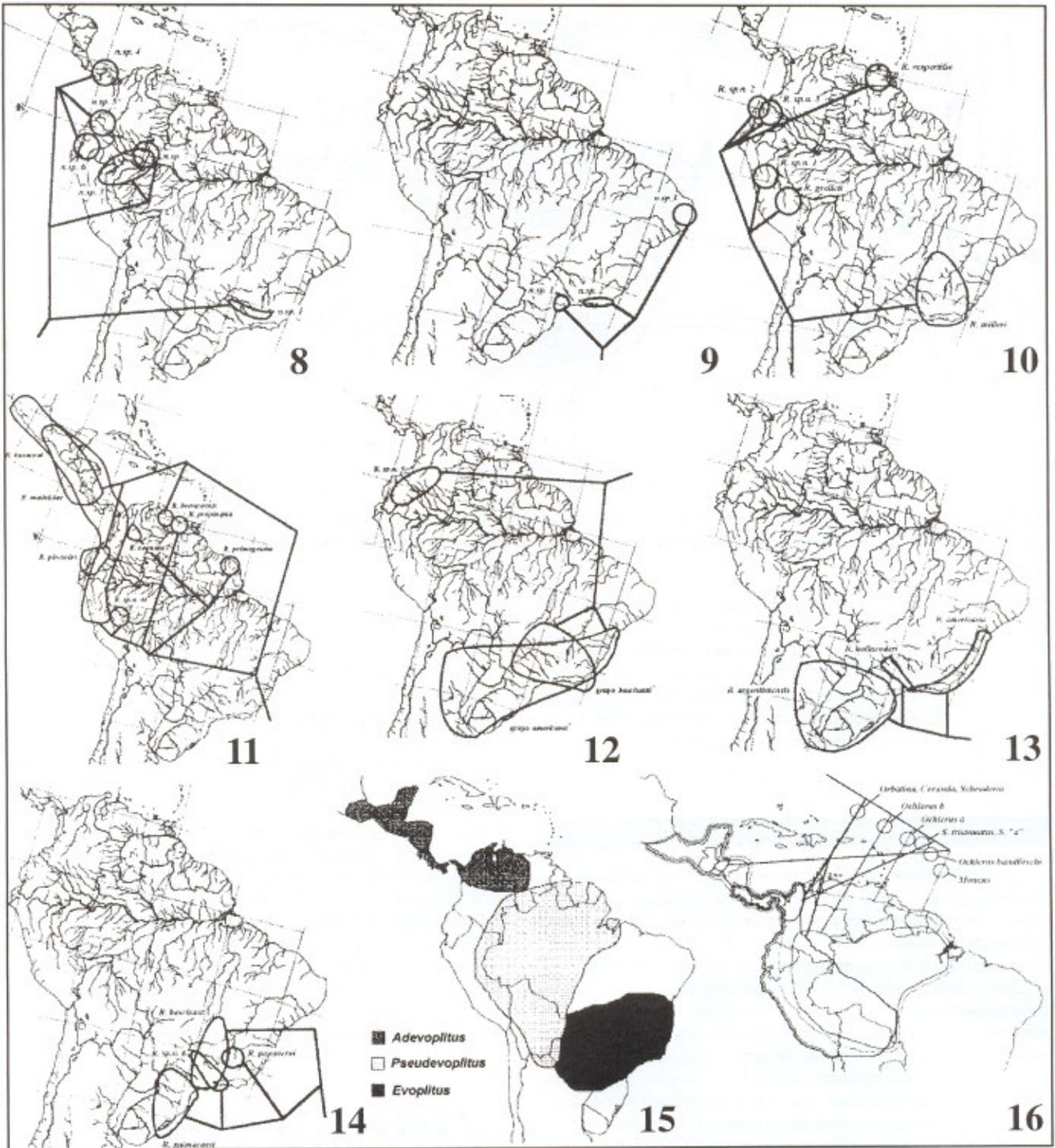


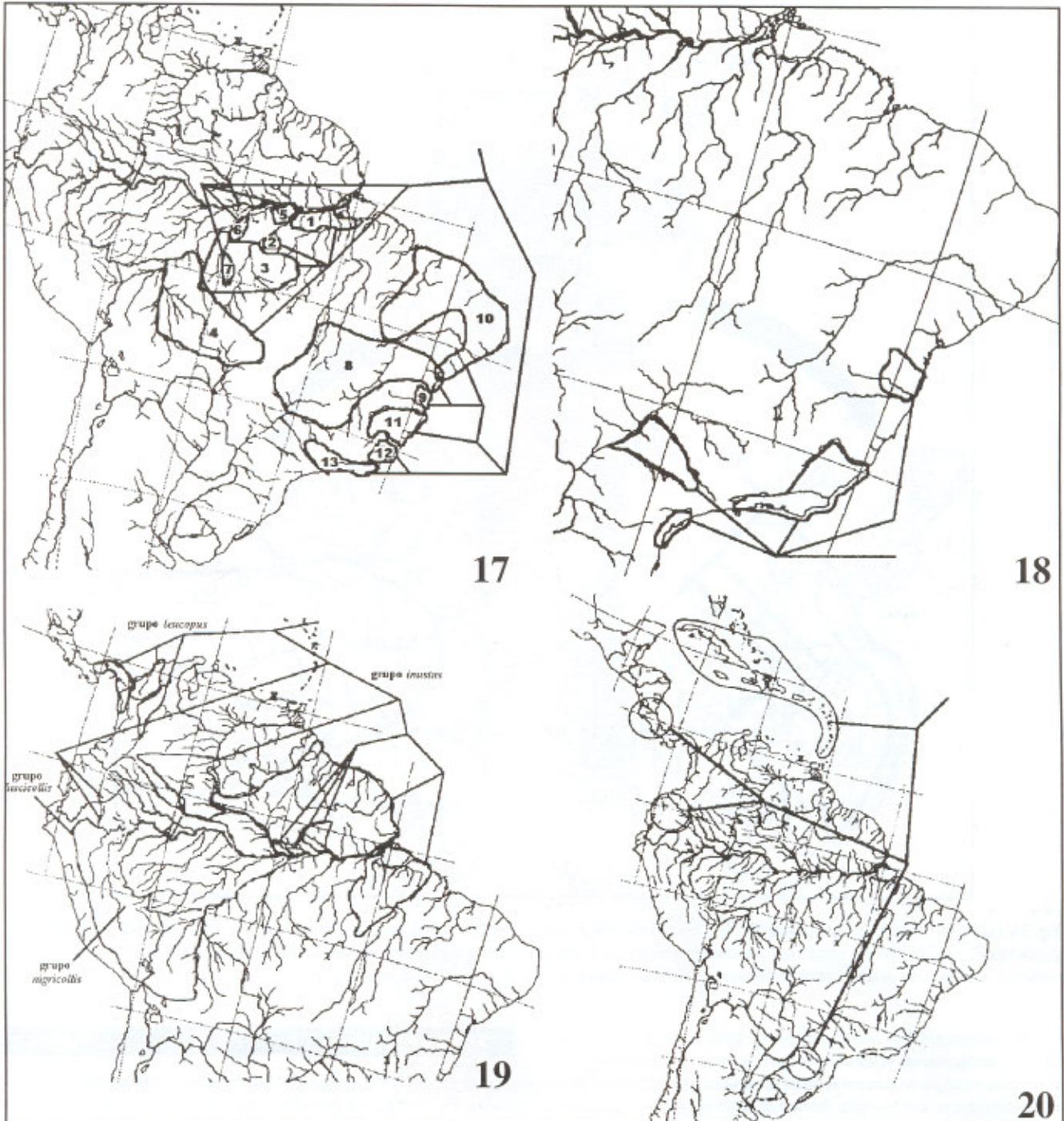
Fig. 7. Problemas de muestreo en el reconocimiento de grupos de distribución paróloga. Izquierda, filogenia hipotética con todas las especies generadas en la evolución de un grupo en una región, las flechas indican las especies conocidas y las cruces las especies que no son conocidas. Derecha, filogenia aparente con las siete especies conocidas y los falsos componentes generados en un estudio biogeográfico.



Figs. 8-16. Patrón filogenético y biogeográfico de grupos neotropicales. 8, Nuevo género 1 de Ditomyiidae (Diptera); 9, nuevo género 2 de Ditomyiidae (Diptera); 10, grupo II de *Rhynchosciara* (Diptera: Sciaridae); 11, grupo III de *Rhynchosciara* (Diptera: Sciaridae); 12, grupo I de *Rhynchosciara* (Diptera: Sciaridae); 13, grupo *americana*¹ del grupo I de *Rhynchosciara*; 14, grupo *baschanti*² del grupo I de *Rhynchosciara*; 15, grupo *Evoplitis* de Pentatomidae (Heteroptera); 16, grupo *Ochlerus* de Ochlerini (Heteroptera: Pentatomidae) (8-14 modificadas de Amorim y Pires, 1996; 15 modificada de Grazia, 1997; 16 modificada de Campos, 1999).

delimitadas por eventos geológicos ocurridos a lo largo de la historia cretácica-terciaria de América del Sur. Y, finalmente, la secuencia de eventos cladogenéticos del cladograma biológico de áreas es congruente con la secuencia de eventos geológicos. O sea, hay congruencia corológica y cronológica entre el patrón biogeográfico y el patrón geológico, lo que indica que hay alta probabilidad de que esos eventos geológicos conocidos hayan sido la causa de los eventos de vicarianza encontrados.

El evento más antiguo que afecta la región Neotropical, después de su separación del África, parece ser la separación del Caribe en relación con la región Neotropical continental, fuera del propósito de este trabajo (Amorim, en preparación) (Fig. 21). Luego, hay una separación entre los elementos ligados al escudo de las Guayanas y al Escudo del Brasil por la formación de una transgresión marina amplia aún en el cretácico. Esa división genera los componentes denominados aquí 'NWNeo' y 'SENeo'



Figs. 17-20. Patrón filogenético y biogeográfico de grupos neotropicales. 17, *Callithrix* (Primates: Callitrichidae); 18, *Leontopithecus* (Primates: Callitrichidae); 19, *Saguinus* (Primates: Callitrichidae); 20, grupo *asymetrica* de *Neorhagmoclemina* (Diptera: Scatopsidae) (modificadas de Amorim y Pires, 1996).

(Amorim y Pires, 1996), que actualmente se yuxtaponen a lo largo de los ríos Amazonas-Madeira-Mamoré. El lago Titicaca, de agua salobre, en la frontera del Perú y Bolivia, es un relicto de ese evento geológico y precisamente se localiza en la continuación al suroeste de ese eje.

Los eventos de cladogénesis internos del componente noroeste de la región Neotropical están ligados especialmente al surgimiento de los Andes. El primero de ellos separa a América Central y las regiones cisandinas de la Amazonia propiamente dicha. El segundo parece corresponder al origen de la nueva transgresión formada más al norte, después de la elevación de los Andes en su porción sur, en que fue cerrado el paso a la altura de Bolivia. El nuevo eje de esa transgresión

marina parece haber sido a lo largo del río Solimões, continuándose por el río Japurá, que entra por Colombia, en lugar de desviarse hacia el sur. Eventos de transgresión en la región del Mar de Maracaibo parecen haber sido responsables por patrones más al norte.

Los eventos de cladogénesis del componente sudeste de la región Neotropical son de dos tipos. Por un lado, el gran brazo lacustre formado a lo largo del eje de los ríos Paraíba-São Francisco (curso medio)-Paraná separó la porción sudeste de la Amazonia y la selva Atlántica. Por otro lado, el surgimiento de la Serra do Mar y de la Serra da Mantiqueira generó una serie de áreas de endemismo a lo largo del eje sur-norte de la selva Atlántica.

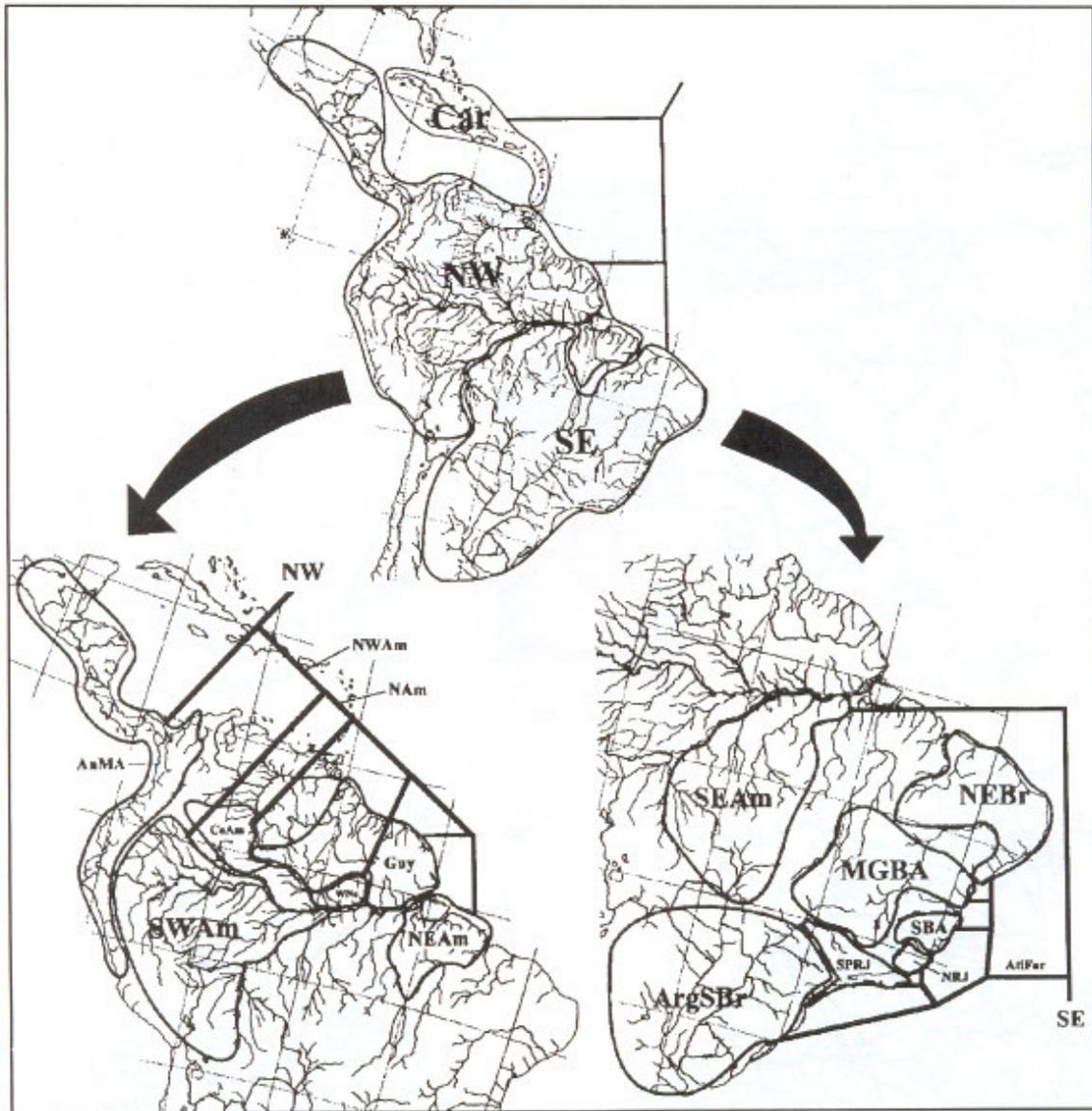


Fig. 21. Patrón general para la evolución biogeográfica de la región Neotropical. El primer evento de vicarianza separa las áreas caribeñas de la región Neotropical continental; la división siguiente separa la parte continental en un componente noroeste y otro sureste. El límite entre esas dos áreas está dado por los ríos Amazonas-Madeira-Mamoré. El área noroeste se extiende al este de la boca actual del río Amazonas. Compare con los eventos geológicos del cretácico en la figura 3D.

Aún es necesario un número mayor de estudios biogeográficos detallados para aumentar el número de corroboraciones a esa reconstrucción, pero estudios en curso muestran congruencia con el patrón general (en serpientes, por ejemplo, Ferrarezzi, en preparación). Además de eso, algunos detalles de la congruencia entre el patrón geológico y el biogeográfico son particularmente impresionantes. De esos, tal vez el más significativo sea la presencia de una especie de *Saguinus* (Primates) en la región este del estado de Pará cuya especie hermana está en el estado de Amapá y en las Guayanas. La extensión del componente NWNeo al oeste de la desembocadura del río Amazonas se verifica en otros grupos (como se muestra en la figura 15 para *Pseudeoplitus*).

Un evento de dispersión podría explicar esa distribución. Ese patrón, no obstante, solo podría explicarse por vicarianza si hubiese habido un dislocamiento reciente de la cuenca del Amazonas hacia una posición más occidental. Las reconstrucciones geológicas muestran exactamente eso: hay un proceso orogénico reciente en el extremo oriental de la Amazonia que aisló las cuencas de los ríos Itapecuru y Meaurim (estado de Maranhão) y de Parnaíba (estado de Piauí) del resto de la cuenca Amazónica. Es interesante advertir que esos ríos contienen elementos faunísticos exclusivos de la cuenca Amazónica, como es el caso de las rayas de agua dulce (Potamotrigonidae).

La Amazonia actual

Las implicaciones biogeográficas de esos resultados son particularmente interesantes. La primera es que la historia de los endemismos actuales en la región es mucho más antigua que cualquiera de las reconstrucciones biogeográficas *a priori* propuestas hasta ahora —dispersión, refugios, lagos, entre otras. Ésta comienza luego después de la separación entre África y América del Sur, durante la fragmentación de Gondwana, como una serie de eventos que se extienden desde el Cretácico hasta el final del terciario.

La segunda es que la Amazonia no es una unidad histórica. De hecho, hay dos Amazonias distintas: una de ellas está relacionada con el Escudo de las Guayanas y la otra, con el Escudo del Brasil. Cada una de ellas tiene asociaciones con áreas no amazónicas. El noroeste de la Amazonia (NWAm) tiene relaciones más recientes con América Central y las áreas al oeste de los Andes en el Perú, Ecuador y Colombia que con el sudeste de la Amazonia (Fig. 22). El sudeste de la Amazonia, a su vez, tiene relaciones más recientes con la selva Atlántica que con el noroeste de la Amazonia. Ejemplos de esos componentes en primates es la presencia de especies de

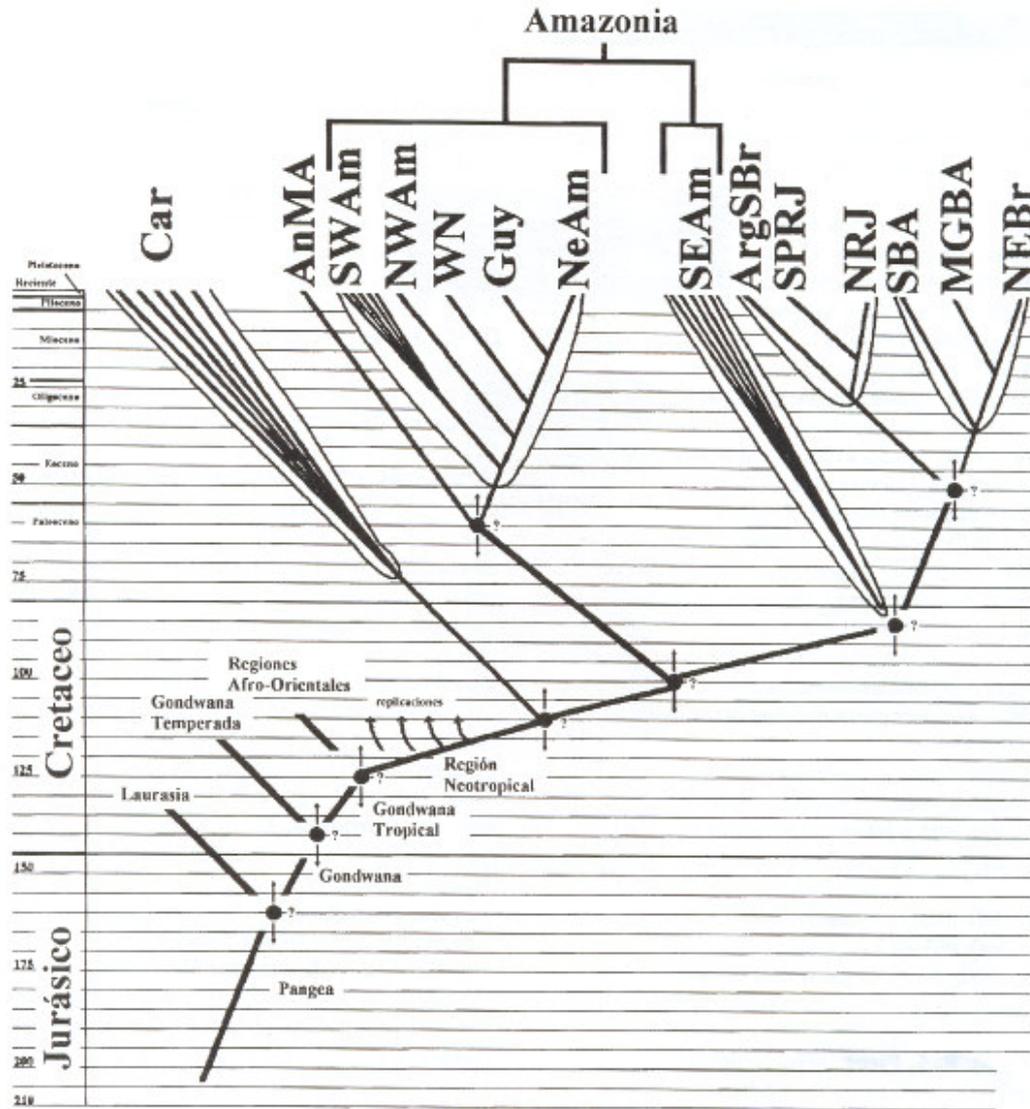


Fig. 22. Cladograma con la secuencia de eventos de vicarianza en la historia de la región Neotropical sobre una base temporal, con la indicación del origen 'poliflétrico' de la Amazonia. No hubo distorsión de la unidad de tiempo para destacar los periodos más recientes. Las abreviaturas son las mismas que las de la figura 21 (modificado de Amorim y Pires, 1996).

Callithrix en el sudeste de la Amazonia y en la selva Atlántica (Fig. 17); y la presencia de especies de *Saguinus* en el extremo noroeste de la América del Sur (Fig. 19).

La Amazonia actual, por lo tanto, es sólo la expansión hasta la yuxtaposición de las biotas forestales del Escudo de la Guyana y el Escudo del Brasil, formando un ambiente forestal actualmente contiguo. Ambas son, típicamente, biotas tropicales forestales, pero ellas se originan de unidades históricas distintas en América del Sur, cuyo origen se remonta a la transgresión marina del Cretácico que dividió la América del Sur. Desde el punto de vista biogeográfico, la 'Amazonia', por lo tanto, es una unidad artificial: el elemento unificador es topográfico (la cuenca que concentra ríos que se originan en diferentes áreas altas) y no biogeográfico (histórico).

Otro elemento interesante que resulta del análisis es el reconocimiento de otras unidades menores. Además de la región sudeste de la Amazonia (al sudeste del eje Amazonas-Madeira-Mamoré), hay un área grande al oeste del Madeira-Mamoré delimitada al norte por el Solimões-Japurá, que corresponde, por ejemplo, a la distribución del género *Callimico* (Primates). Como fue comentado, por otro lado, las especies endémicas del noroeste del estado de Pará tiene relaciones

de mayor proximidad con las especies al oeste de la cuenca del río Amazonas.

Finalmente, se debe abandonar el concepto biogeográfico tradicional de Amazonia como unidad histórica idéntica a la delimitación de la cuenca Amazónica. Los elementos faunísticos y florísticos de otras cuencas —especialmente del Orinoco, Parnaíba, Meaminim e Itapecuru, además de los ríos de las Guayanas— forman parte de la historia de la biota del Escudo de las Guayanas. En ese sentido, la selva Atlántica es parte de la misma unidad histórica que la selva en el sudeste de la Amazonia, derivada del Escudo de las Guayanas. Así, por ejemplo, muchas de las interpretaciones biogeográficas que postulan 'invasión' de elementos amazónicos hacia afuera de la cuenca son solo 'ruido de análisis' que resulta de la falsa suposición de que el sudeste amazónico tenga una fauna 'amazónica'.

Agradecimientos

Agradezco a Jorge Llorente-Bousquets por la traducción del texto al español y a Juan J. Morrone por su ayuda en la edición del texto.

Referências

- Ab'Saber, A. N.** 1959. Pavimentos dendríticos atuais e subatuais das caatingas brasileiras. *Not. Geomorfol.*, 4: 48-49.
- Ab'Saber, A. N.** 1962. Revisão dos conhecimentos sobre o horizonte sub-superficial de cascalhos inhumados do Brasil Oriental. *Bol. Univ. Paraná, Geogr. Fis.*, 2: 1-32.
- Ab'Saber, A. N.** 1967. Domínios morfoclimáticos e províncias fitogeográficas do Brasil. *Orientação*, 3: 45-48.
- Ab'Saber, A. N.** 1971. A organização natural das paisagens inter e subtropicais brasileiras, p. 1-14. *In*: III Simpósio sobre o Cerrado. São Paulo, EDUSP e Editora Edgard Blücher.
- Ab'Saber, A. N.** 1977a. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul por ocasião dos períodos glaciais Quaternários. *Paleoclimas*, 3: 1-19.
- Ab'Saber, A. N.** 1977b. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*, 52: 1-21.
- Absy, M. L.** 1979. A palynological study of Holocene sediments in the Amazon Basin. Tesis de Doctorado, Universidad de Amsterdam.
- Absy, M. L.** 1982. Quaternary palynological studies in the Amazon Basin, pp. 67-73 *in*: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*. New York, Columbia University Press.
- Adams, C. C.** 1902. Southeastern United States as a center of geographical distribution of flora and fauna. *Biol. Bull.*, 3: 115-131.
- Adams, C. C.** 1905. The post-glacial dispersal of the North American biota. *Biol. Bull.*, 9: 53-71.
- Amorim, D. S.** 1987. Refúgios quaternários e mares epicontinentais: Uma análise dos modelos, métodos e reconstruções biogeográficas da região Neotropical, incluindo o estudo de grupos de Mycetophiliformia (Diptera: Bibionomorpha). Tesis de Doctorado, Universidad de São Paulo, São Paulo.
- Amorim, D. S.** 1991. Refuge model simulations: Testing the theory. *Revta. Bras. Ent.*, 35(4): 803-812.
- Amorim, D. S.** 1992. An empirical system of ranking of biological classifications using biogeographic components. *Revta. Bras. Ent.*, 36(2): 281-292.
- Amorim, D. S. y M. R. S. Pires.** 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation, pp. 183-219 *in*: Bicudo, C. E. M. y N. A. Menezes (eds.), *Biodiversity in Brazil: A first approach*, CNPq, São Paulo.
- Bigarella, J. J.** 1964. Variações climáticas no Quaternário e suas implicações no revestimento florístico do Paraná. *Bol. Paran. Geogr.*, 10(15): 211-231.
- Bigarella, J. J.** 1971. Variações climáticas no Quaternário Superior do Brasil e sua datação radiométrica pelo método do carbono 14. *Paleoclimas*, 1: 1-22.
- Bigarella, J. J. y A. N. Ab'Saber.** 1961. Palaeogeographische und paleoklimatische Aspekte des Känozoikums in Süd-brasilien. *Zeitschr. Geomorph.*, 8(3): 286-312.
- Brooks, D. R., T. B. Thorson y M. A. Mayes.** 1981. Freshwater stingrays (Potamotrygonidae) and their helminth: Testing hypotheses of evolution and coevolution, pp. 147-176 *in*: Funk, V. A. y D. R. Brooks (eds.), *Advances in Cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*, New York Botanical Garden, New York.
- Brown, K. S., Jr.** 1976. Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera: systematics and derivation of known and new Heliconiini (Nymphalidae: Nymphalinae). *J. Ent.*, (B), 44: 202-242.
- Brown, K. S., Jr.** 1979. Ecologia geográfica e evolução nas florestas Neotropicais. Parte VI, in the series Padrões geográficos na evolução em lepidópteros Neotropicais. Tesis de Livre Docente, Unicamp, Campinas.
- Brown, K. S., Jr.** 1982. Paleocology and regional patterns of evolution in Neotropical forest butterflies, *in*: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, New York, Columbia University Press.
- Camargo, J. M.** 1996. Meliponini neotropicais (Apinae, Apidae, Hymenoptera): Biogeografia histórica. *An. Encontro Abelhas 2*, Ribeirão Preto: 107-121.
- Campos, L. A.** 1999. Análise cladística de Ochlerini Rolston, 1981 e descrição de dois novos gêneros (Heteroptera: Pentatomidae). Tesis de Doctorado, Instituto de Biociências da USP, São Paulo.
- Cracraft, J. y R. O. Prum.** 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution*, 42: 603-620.
- Darlington, P. J., Jr.** 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. New York, John Wiley y Sons.
- De Candolle, A. P.** 1820. Géographie botanique, p. 359-436 *in*: Levrault, F. C. (ed.), *Dictionnaire des Sciences Naturelles 19*, Paris, Levrault.
- De Candolle, A. P.** 1838. *Statistique de la famille des Composées*. Paris y Strasbourg, Treuttel & Würz.
- de Vivo, M.** 1997. Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semi-arid vegetation of northeastern Brazil. *J. Comp. Biol.*, 2(1): 63-74.
- Dixon, J. R.** 1979. Origin and distribution of reptiles of lowland tropical rain forest of South America, pp. 217-240 *in*: Duellman, W. E. (ed.), *Monographs of the Museum of Natural History*, University of Kansas, No. 7.
- Duellman, D. E.** 1982. Quaternary climatic-ecological fluctuations in the lowland tropics frogs and forests, *in*: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, New York, Columbia University Press.
- Grazia, J.** 1997. Cladistic analysis of the *Evoplilus* genus group of Pentatomini (Heteroptera: Pentatomidae). *J. Comp. Biol.*, 2(1): 43-48.
- van der Hammen, T.** 1972. Changes in vegetation and climate in the Amazon basin and surrounding areas during the Pleistocene. *Ecologie Mijnb.*, 51: 641-643.
- van der Hammen, T.** 1974. The Pleistocene changes of vegetation in tropical South America. *J. Biogeogr.*, 11: 3-26.
- van Geel, B. y T. van der Hammen.** 1973. Upper Quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia). *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 14: 9-92.
- Haffer, J. L.** 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- Haffer, J. L.** 1970. Geologic-climatic history and zoogeographic significance of the Uraba region in northwestern Colombia. *Caldasia*, 10(5): 603-636.
- Haffer, J. L.** 1974. Avian speciation in tropical South America, with a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). *Publ. Nuttall Ornith. Club*, 14: 1-390.
- Haffer, J. L.** 1977. Pleistocene speciation in Amazonian birds. *Amazoniana*, 6: 161-192.
- Haffer, J. L.** 1981. Aspects of Neotropical bird speciation during the Cenozoic, pp. 371-394 *in*: Nelson, G. y D. E. Rosen (eds.), *Vicariance biogeography: A critique*, New York, Columbia University Press.
- Haffer, J. L.** 1982. General aspects of the refuge theory, pp. 6-24 *in*: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, New York, Columbia University Press.
- Hueck, K. y P. Siebert.** *Vegetationskarte von Südamerikas*. Stuttgart, Fischer Verlag.
- Hultén, E.** 1937. *Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period*. Stockholm, Aktiebolaget Thule.
- Humphries, C. J. y L. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Oxford, The University Press.
- Lamas, G.** 1973. *Taxonomia e evolução dos gêneros Ituna Doubleday (Danainae) e Paititia gen.n., Thyridia Hubner e Methona Doubleday (Ithomiinae) (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Tesis de Doctorado, Instituto de Biociências, USP, São Paulo.
- Marroig, G. y R. Cerqueira.** 1997. Plio-Pleistocene South American history and the Amazon Lagoon hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. *J. Comp. Biol.*, 2(2): 103-119.

- Müller, P.** 1973. *The dispersal centres of vertebrates in the Neotropical realm*. Biogeographica, Vol. 2. The Hague, W. Junk.
- Nelson, G.** 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions, with a historical note on Adanson's "Familles des Plantes" (1763-1764). *Sist. Zool.*, 28(1): 1-21.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *Amer. Mus. Novit.*, 3167: 1-58.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Petri, S. y V. J. Fúlfaro.** 1983. *Geologia do Brasil (Fanerozóico)*. T. A. Queiroz, Editor y EDUSP, São Paulo.
- Platnick, N. I. y G. Nelson.** 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, 27(1): 1-16.
- Prance, G. T.** 1973. Phytogeographic support for [sic] the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. *Acta Amazon.*, 3(3): 5-28.
- Prance, G. T.** 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia*, 3(4):207-222.
- Prance, G. T.** 1982. *Biological diversification in the tropics*. New York, Columbia University Press.
- Räsänen, M. E., A. M. Linna, J. C. R. Santos y F. R. Negri.** 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, 269: 386-390.
- Rosen, D. E.** 1978. Vicariance patterns and historical explanations in biogeography. *Syst. Zool.*, 27(2): 159-188.
- Simpson, B. B. y J. L. Haffer.** 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 497-518.
- Stresemann, E.** 1919. Über die europäischen Baumlauler. *Verh. Ornith. Ges. Bayern*, 14: 39-74.
- Stresemann, E.** 1920. Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas. *Club Nederl. Vogelk. Delft.*, 10: 71-91.
- Vanzolini, P. E.** 1970. Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. Instituto de Geografia, USP, Séries Teses e Monografias, no. 3, p. 1-56.
- Vanzolini, P. E.** 1973. Distribution and differentiation of animals along the coast and in continental islands of the state of Sao Paulo, Brasil. I. Introduction to the area and problem. *Pap. Av. Zool.*, 26(24): 281-294.
- Vanzolini, P. E. y E. E. Williams.** 1970. South American anoles: The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arg. Zool. (São Paulo)*, 19: 1-298.
- Vanzolini, P. E. y E. Williams.** 1981. The vanishing refuges: A mechanism for ecogeographic speciation. *Pap. Av. Zool.*, 34(23): 251-255.