

## CÓMO SE FORMÓ LA DIVERSIDAD ECOLÓGICA DEL PERÚ



# **CÓMO SE FORMÓ LA DIVERSIDAD ECOLÓGICA DEL PERÚ**

**Carlos Reynel  
R. Toby Pennington  
Tiina Särkinen**

**Contribuciones de F. Carrasco, E. Honorio, R. Linares, A. Tovar y T. Valqui**

**Ilustraciones de C. Reynel**

**MAYO 2013**

# CÓMO SE FORMÓ LA DIVERSIDAD ECOLÓGICA DEL PERÚ

Textos © Los Autores

Ilustraciones © Carlos Reynel R.

Está prohibida la reproducción de este libro sin el permiso expreso de los autores.

C. Reynel

Profesor Principal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional Agraria-La Molina,  
Lima, Perú

Miembro Titular de la Academia Nacional de Ciencias del Perú

reynel@lamolina.edu.pe

R. T. Pennington

Head, Tropical Diversity Section, Royal Botanic Garden Edinburgh, Scotland

T.Pennington@rbge.org.uk

T. Särkinen

Researcher, Tropical Diversity Section, Royal Botanic Garden Edinburgh, Scotland

t.sarkinen@rbge.org.uk

Primera edición, Mayo 2013.

Hecho el Depósito Legal en la Biblioteca Nacional del Perú: 2013-

Tiraje: 300 ejemplares

Impresión: Jesús Bellido M. - Los Zafiros 244 Balconcillo Tf 4702773 Lima 13

## ÍNDICE

<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>15</b>
<b>NOTA PREVIA .....</b>	<b>17</b>
<b>SOBRE ABREVIATURAS Y CARACTERÍSTICAS UTILIZADAS EN EL TEXTO .....</b>	<b>18</b>
<b>1. CONCEPTOS BÁSICOS Y TERMINOLOGÍA EN LOS ESTUDIOS DE DIVERSIDAD BIOLÓGICA .....</b>	<b>19</b>
<b>LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA; CÓMO ESTÁ ESTRUCTURADA, Y SUS NIVELES DE ANÁLISIS .....</b>	<b>21</b>
Escala Geográfica .....	21
Diversidad Alfa ( $D\alpha$ ) .....	21
Diversidad Beta ( $D\beta$ ) .....	22
Diversidad Gamma ( $D\gamma$ ) .....	22
Escala de los organismos vivos .....	22
Comunidades .....	22
Especies .....	22
Genes .....	23
<b>CLASIFICACIÓN E IDENTIFICACIÓN DE LOS ORGANISMOS VIVIENTES .....</b>	<b>23</b>
Nombre científico .....	23
Sistema Binomial de nomenclatura .....	23
Descripción y catalogación de nuevas especies de plantas y animales .....	26
Nombres comunes de las especies, y su problemática en un país Megadiverso .....	27
Sinonimia en la Nomenclatura Científica .....	28
Qué es una Especie .....	30
Concepto Morfológico .....	30
Concepto Reproductivo .....	30
Concepto Filogenético .....	31
<b>PROCESOS QUE ORIGINAN A LAS ESPECIES .....</b>	<b>33</b>
Procesos de Microevolución y Macroevolución .....	33
Microevolución: Perspectiva Genética de la Evolución .....	34
Macroevolución: Perspectiva de la Evolución en el contexto Geográfico y del tiempo Geológico .....	34
Diversificación y Especiación .....	41
Diversificación en la perspectiva de los espacios Geográficos y Ecológicos .....	42
Especiación en Poblaciones no contiguas en el territorio, o Alopátrica .....	42
Especiación en Poblaciones contiguas en el territorio; Especiación Simpátrica y Parapátrica .....	43
Diversificación en la perspectiva del desarrollo de linajes .....	49
Anagénesis .....	49
Cladogénesis o Radiación Evolutiva .....	49
Conceptos de Biogeografía de las Islas y su relevancia en el contexto de la diversificación de los organismos vivos .....	50

<b>2. MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA EN EL TIEMPO.....</b>	<b>57</b>
<b>REVELANDO CUÁLES SON REALMENTE LAS ESPECIES, Y CUÁL ES EL GRADO DE PARENTESCO ENTRE ELLAS.....</b>	<b>59</b>
Variación en las características de una especie, y herramientas para precisar su delimitación .....	60
Gradientes de variación morfológica .....	60
Fenología y Biología Reproductiva.....	61
Líneas adicionales de evidencia: Corología, Anatomía, Ontogenia, Citogenética, Palinología; el trabajo de Revisión Monográfica.....	61
Herramientas de análisis del parentesco entre especies y linajes .....	62
Criterio de Homología.....	62
Filogenética .....	64
Homología en la perspectiva Filogenética; cómo los Caracteres Morfológicos pueden emplearse para inferir la Evolución en los linajes de seres vivos .....	64
Cladística.....	64
Uso de secuencias de ADN para inferir Filogenias; Homología en el contexto molecular ....	65
<b>3. SURAMÉRICA Y PERÚ: LOS BIOMAS DE HOY .....</b>	<b>81</b>
<b>BIOMAS SURAMERICANOS DEL PRESENTE .....</b>	<b>83</b>
Concepto de Bioma y Ecorregión.....	83
Sumario de los Biomas suramericanos del presente .....	85
Biomás húmedos de llanura .....	85
Bosque húmedo de la llanura Amazónica.....	85
Bosque Atlántico de Brasil .....	86
Chocó .....	87
Biomás Montanos.....	88
Pastizal Altoandino y de tierras altas .....	88
Bosque Montano Nublado (BMN) .....	88
Tierras Altas de la Guyana.....	89
Bosque Subtropical del Paraná.....	90
Biomás secos .....	90
Bosque tropical Estacionalmente Seco (BTES).....	90
Caatinga .....	91
Sabana .....	92
Cerrado.....	93
Llanos.....	93
Desierto Costero Perú-Chile .....	93
Chaco .....	94
<b>PRINCIPALES SISTEMAS DE CLASIFICACIÓN Y MAPAS DE LA ECOLOGÍA Y VEGETACIÓN DEL PERÚ .....</b>	<b>97</b>
Mapa de Vegetación de los Andes peruanos (Weberbauer, 1922) .....	97
Mapa de Ecorregiones del Perú (Brack, 1986) .....	97
Mapa de Pisos Bioclimáticos del Perú (Rivas-Martínez <i>et al.</i> , 1988).....	97
Mapa Ecológico del Perú (INRENA, 1995).....	98
Mapa Forestal del Perú (INRENA, 1995) .....	98
Mapa de Regiones Ecológicas del Perú (Zamora, 1996) .....	100
Mapa de Sistemas Ecológicos, Cuenca Amazónica de Perú-Bolivia (NATURESERVE, 2007).....	100
Mapa de Ecorregiones del Perú (MINAM, 2010a) .....	100

<b>GRANDES PAISAJES ECOLÓGICOS EN EL PERÚ DEL PRESENTE / Con la contribución de A. Tovar, T. Valqui y R. Linares.....</b>	<b>101</b>
1. Ecorregión del Desierto del Pacífico .....	101
1a. Formación de Lomas .....	101
1b. Formaciones Ribereñas .....	101
2. Ecorregión del Bosque Seco Ecuatorial .....	102
2a. Bosques de Manglar.....	102
3. Ecorregión del Bosque Tropical del Pacífico .....	103
4. Ecorregión de la Serranía Esteparia .....	104
4a. Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (BTES).....	104
BTES de los valles Interandinos del Norte, Centro y Sur .....	106
4b. Bosques subxerófilos relictuales del flanco Oeste.....	107
5. Ecorregión de la Puna .....	108
6. Ecorregión del Páramo .....	109
7. Ecorregión de la Selva Alta o Yungas .....	109
7a. Bosque Montano nublado .....	109
7b. Bosque Premontano húmedo del flanco Este.....	110
8. Ecorregión del Bosque Tropical Amazónico o de Selva Baja.....	111
8a. Bosques húmedos del Napo .....	113
8b. Bosques húmedos del NorEste, con influencia Guayanense .....	113
8c. Bosques inundables de la bajura del río Amazonas, el Abanico Hidrográfico del Pastaza y la Depresión de Ucamara.....	114
8d. Bosques húmedos de las Sierras de Contamana, Contaya y Divisor .....	115
8e. Bosques húmedos de llanura del Departamento de Madre de Dios .....	115
8f. Pacales.....	116
9. Ecorregión de Sabana .....	116
10. Ecorregiones Oceánicas.....	117
<b>EL PROBLEMA DE LOS VACÍOS DE PROSPECCIÓN Y CONOCIMIENTO DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA DEL PERÚ .....</b>	<b>117</b>

#### **4. CONFORMACIÓN DEL RELIEVE Y ENTORNO FÍSICO DEL PERÚ EN EL TIEMPO**

<b>CONTEXTO GEOLÓGICO E HIDROGRÁFICO DE SURAMÉRICA; SU INFLUENCIA EN LA CONECTIVIDAD DE LOS BIOMAS .....</b>	<b>129</b>
Cuenca Hidrográfica del Amazonas.....	130
Cuenca Hidrográfica del Orinoco .....	132
Escudos Cratónicos .....	132
Escudo Guayanense .....	132
Escudo Brasileño.....	134
Andes y Escudos Cratónicos determinan las tierras altas y tierras de bajura de Suramérica .....	134
<b>CONFORMACIÓN DEL RELIEVE Y ESCENARIO HIDROGRÁFICO DEL PERÚ .....</b>	<b>135</b>
El territorio peruano como parte de la Placa Tectónica suramericana.....	135
Macizo de Arequipa .....	136

**PROCESOS GEOLÓGICOS INFLUYENTES EN LA FORMACIÓN DEL RELIEVE DEL PERÚ**

Subducción.....	146
Isostasia .....	148
Subsidiencia.....	148

**TERRITORIO DE LA COSTA: CONFORMACIÓN DEL RELIEVE Y CARACTERÍSTICAS FÍSICAS EN EL TIEMPO .....**

149	
Sector Norte de la Costa peruana.....	150
Sector Central de la Costa peruana.....	152
Sector Sur de la Costa peruana .....	152
Fondo Oceánico adyacente al Perú .....	153
Crestas y Zonas Volcánicas .....	153
Cordillera de la Costa.....	154

**DINÁMICA Y CRONOLOGÍA DE LA FORMACIÓN DEL RELIEVE DE LA COSTA PERUANA ..****TERRITORIO DEL ANDE: CONFORMACIÓN DEL RELIEVE Y CARACTERÍSTICAS FÍSICAS EN EL TIEMPO .....**

162	
Enfrentamiento de las Placas Tectónicas de Nazca, Suramérica, de Cocos y del Caribe .....	162
Dominios Geológicos de los Andes.....	164
Sector con ángulos de subducción casi planos .....	166
Sector con ángulos de subducción marcados.....	166
Dominio de los Andes del Norte, Centro y Sur; el Perú emplazado en el Dominio de los Andes Centrales .....	167
Dominio de los Andes Centrales.....	170
Dominio de los Andes del Norte y Cordillera Real Oriental.....	168
Dominio de los Andes del Sur.....	169

**DINÁMICA Y CRONOLOGÍA DEL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES PERUANOS.....**

169	
Levantamiento del Dominio de los Andes Centrales.....	170
Levantamiento del Dominio de los Andes del Norte .....	172

**APUNTES SOBRE LA FORMACIÓN DEL RELIEVE EN ÁMBITOS SELECCIONADOS DE LOS ANDES PERUANOS .....**

175	
Deflexión de Huancabamba, Portal NorOeste Andino .....	175
Deflexión de Abancay .....	178
Valles interandinos encañonados .....	178
Valle del Marañón.....	180
Valle del Santa .....	182
Valle del Mantaro .....	184
Valle del Mantaro-Sector al Norte de Huancayo.....	184
Valle del Mantaro-Sector al Sur de Huancayo.....	185
Valles del Apurímac y el Ene .....	186
Valle del Urubamba .....	187
Valle del Colca .....	188
Meseta del Altiplano Perú-Bolivia.....	189

**TERRITORIO DE LA AMAZONÍA: CONFORMACIÓN DEL RELIEVE Y CARACTERÍSTICAS FÍSICAS.....**

192
-----



<b>RASGOS GEOLÓGICOS EN LA LLANURA DE LA AMAZONÍA, CON INFLUENCIA EN SUS FORMACIONES ECOLÓGICAS .....</b>	<b>192</b>
Arco de Vaupés, Colombia .....	192
Arco de Purús, Brasil .....	193
Arcos Geológicos en la Llanura de la Amazonía peruana .....	193
Arco de Iquitos .....	193
Arcos SubAndinos .....	193
Sierras de Contamana, Contaya y Divisor .....	196
Arco de Fitzcarrald .....	198
Depresión de Ucamara y Abanico Hidrográfico del Pastaza .....	200
Ámbito de influencia Guayanense .....	200
Procesos de acarreo y depósito de sedimentos hacia tierras de la Amazonía peruana .....	202
Sedimentación hacia el tercio Norte .....	202
Sedimentación hacia los tercios Central y Sur .....	203
<b>INCURSIONES MARINAS HACIA EL CONTINENTE SURAMERICANO Y FORMACIÓN DEL SISTEMA ACUÁTICO PEBAS .....</b>	<b>204</b>
Portal Norte, Lago Maracaibo, Venezuela .....	205
Portal NorOeste Andino, Perú .....	205
Desarrollo del Sistema Acuático Pebas (53-11 Ma) .....	206
Sistema Pebas-Fase de presencia marina y fluvio-lacustre (53-24 Ma) .....	207
Sistema Pebas-Fase de predominio fluvio-lacustre (24-11 Ma) .....	208
Sistema Pebas-Fase final de involución (11-7 Ma) .....	210
<b>FORMACIÓN DE LAS CUENCAS HIDROGRÁFICAS INFLUYENTES EN LA AMAZONÍA PERUANA .....</b>	<b>213</b>
Cuenca del Amazonas y su dinámica en el tiempo .....	213
Fase de predominio Oceánico en la Amazonía, postrimerías del Mesozoico (65 Ma) .....	214
Fase del PaleoAmazonas-Orinoco (31-24 Ma) .....	214
Fase de predominio del Sistema Pebas (24-11 Ma) .....	215
Fase de flujo Oeste-Este y descarga al Atlántico (11 Ma en adelante) .....	215
Cuenca del río Orinoco y su dinámica en el tiempo .....	216
Cuenca del río Paraná y su dinámica en el tiempo .....	217
<b>MATERIAL PARENTAL EN LA FORMACIÓN DE SUELOS Y SEDIMENTOS EN EL TERRITORIO PERUANO .....</b>	<b>220</b>
<b>MATERIAL PARENTAL O ROCA MADRE .....</b>	<b>220</b>
Material parental de origen Volcánico .....	220
Material parental de origen Granítico .....	221
Material parental de origen Cuarcítico y Silíceo .....	221
Material parental de origen Calcáreo .....	221
<b>SUELOS TRANSPORTADOS O ALUVIALES .....</b>	<b>222</b>
Suelos aluviales de origen volcánico, ricos en nutrientes .....	222
Suelos aluviales de origen Cratónico .....	223
Suelos Aluviales asociados a aguas negras .....	223

<b>5. PARADIGMAS EXPLICATIVOS DE LA CONFORMACIÓN DE LOS BIOMAS Y LA MEGADIVERSIDAD NEOTROPICAL</b> .....	237
<b>PARADIGMAS DE ESCALA GLOBAL</b> .....	240
<b>BOSQUES TROPICALES COMO ENTORNOS ESTABLES</b> .....	240
<b>PARADIGMA TECTÓNICO Y EL GRAN INTERCAMBIO BIÓTICO (GIB)</b> .....	241
Dominios originarios de Biota .....	241
Puentes terrestres intercontinentales .....	242
Puente de África a Suramérica vía el Atlántico .....	243
Puentes desde Laurasia a Norteamérica: Behring y Puente NorAtlántico (Thule) .....	243
Puente de Norteamérica a Suramérica: ProtoAntillas, Promontorio de Aves e Istmo de Panamá; el Gran Intercambio Biótico .....	246
Puentes de Antártica y Australia a Suramérica.....	252
Comentarios y controversias en torno al Paradigma Tectónico.....	253
<b>TEORÍA DE LOS REFUGIOS DEL PLEISTOCENO (TR)</b> .....	254
Comentarios y controversias en torno a la TR.....	257
<b>INTERCAMBIO TRANSOCEÁNICO</b> .....	260
<b>CONSERVATISMO DE NICHOS</b> .....	261
<b>PARADIGMAS DE ESCALA REGIONAL</b> .....	262
<b>OROGENIA ANDINA</b> .....	262
<b>INFLUENCIA DE LOS SISTEMAS ACUÁTICOS CONTINENTALES EN LA AMAZONÍA</b> .....	263
Barreras representadas por los cursos de aguas .....	263
Influencia de incursiones marinas y Sistemas lacustres .....	264
<b>FLUCTUACIONES DE TEMPERATURA GLOBAL DURANTE EL PLEISTOCENO</b> .....	265
<b>ESPECIALIZACIÓN EDÁFICA EN LA AMAZONÍA</b> .....	266
<b>6. FORMACIÓN DEL COMPONENTE VIVIENTE EN LOS BIOMAS DEL PERÚ EN EL TIEMPO</b>	
<b>LOS BIOMAS DEL PERÚ EN EL TIEMPO</b> .....	277
<b>BOSQUE TROPICAL DEL PACÍFICO</b> .....	277
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	277
<b>BOSQUE DE MANGLAR</b> .....	279
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	279
<b>DESIERTO DEL PACÍFICO Y LOMAS</b> .....	281
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	285
Flora – Perspectivas recientes sobre su origen y desarrollo .....	284
<b>BOSQUES DEL FLANCO OESTE DE LOS ANDES, BTES ANDINOS Y SERRANÍA ESTEPARIA</b> .....	285
<b>Bosques del flanco Oeste de los Andes</b> .....	285
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	285
Bosques por debajo de 1500 m.....	285
Bosques por encima de 1500 m.....	286
<b>Bosque Tropical Estacionalmente Seco</b> .....	287
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	287
<b>Serranía Esteparia</b> .....	289
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	289
<b>PUNA</b> .....	291
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	291

<b>SELVA ALTA O YUNGAS: BOSQUE MONTANO NUBLADO Y BOSQUE PREMONTANO HÚMEDO DEL FLANCO ESTE.....</b>	293
<b>Bosque Montano Nublado (BMN).....</b>	293
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	293
<b>Bosque Premontano húmedo del flanco Este.....</b>	297
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	297
<b>BOSQUE TROPICAL AMAZÓNICO O DE LA SELVA BAJA.....</b>	298
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	298
Flora – Perspectivas recientes sobre su origen y desarrollo .....	305
<b>SABANAS DE LA AMAZONÍA SUR DEL PERÚ .....</b>	308
Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota .....	308

## RECUADROS

<b>Recuadro 1. Evolución y mecanismos de heredabilidad / Carlos Reynel y Farah Carrasco.</b> Evolución. Recombinación. Deriva Genética. Efecto Cuello de Botella. Fecundación no aleatoria. Mutación. Autogamia y Alogamia; Autofecundación y fecundación externa. Poliploidía. ....	35
<b>Recuadro 2. Extinción.</b> Paleozoico (570-245 Ma). Frontera Meso-Cenozoico (65 Ma). Cenozoico: Eoceno. Presente. ....	45
<b>Recuadro 3. Coevolución.</b> Coevolución de Morfologías especiales. Coevolución expresada en comportamientos especiales.....	52
<b>Recuadro 4. Fuentes de conocimiento sobre el pasado.</b> Geología. Registro Fósil, Sedimentología y Estratigrafía. Polen. Flora Fósil; Morfología comparativa. Reloj Molecula y Tasa de Mutación.....	71
<b>Recuadro 5. Vacíos de conocimiento de la Flora de los Bosques Húmedos del Perú /</b> Eurídice Honorio y Carlos Reynel. Distribución de colecciones Botánicas por Departamentos. Distribución de colecciones Botánicas vs. Accesibilidad. Densidad de colecciones Botánicas en el Bosque húmedo peruano. Vacíos de colección, prospección y conocimiento Botánico en los Bosques húmedos del Perú. ....	119
<b>Recuadro 6. Suramérica y la Tectónica de Placas, con comentarios sobre la vegetación y los Bosques. Albores de la formación de los actuales Biomas: Eras Paleozoica y Mesozoica.</b> Paleozoico (570-245 Ma); Masas continentales desagregadas. Comentarios sobre la vegetación y los Bosques. Mesozoico (245-65 Ma); Masas continentales forman Pangea; Se desagregan Laurasia y Gondwana; Elevaciones de la Temperatura Global y el Nivel Oceánico; Gran Expansión de los Bosques; los Continentes alcanzan una configuración cercana a la moderna; Proliferación y diversificación de las Plantas con Flores. Desplazamiento al Norte del continente suramericano y su influencia en el clima del Hemisferio Sur. ....	137
<b>Recuadro 7. Corriente de Humboldt, Lomas y procesos Bioclimáticos en la vertiente Oeste de los Andes peruanos.</b> Corriente de Humboldt. Desierto de Atacama. Formación de neblinas adyacentes al litoral y Lomas. Bipolaridad en el patrón de precipitación pluvial en el flanco Oeste de los Andes peruanos.....	156
<b>Recuadro 8. Bosque Petrificado Piedra Chamana.....</b>	173
<b>Recuadro 9. Bosques Montanos Nublados (BMN) y la influencia de Procesos Adiabáticos</b>	191
<b>Recuadro 10. Trozos de ámbar revelan la Diversidad Biológica en la Amazonia de Tamshiyacu, Dp. de Loreto, 15-12 Ma.....</b>	211

<b>Recuadro 11. Aspectos del Clima del pasado / 11-1. Sumario Paleoclimático desde el Mesozoico-Cretáceo, 144 Ma, con especial referencia a Suramérica y el Perú.</b> Mesozoico: Cretáceo, 144-65 Ma. Cenozoico: Paleoceno a Mioceno, 65-10 Ma. Cenozoico: Plioceno a Pleistoceno, 10-2 Ma. Cenozoico: Pleistoceno, desde 2 Ma en adelante / 11-2. La atmósfera terrestre y formación de los primeros Bosques; Diversidad de la Flora de los Bosque Neotropicales a través del tiempo / 11-3. Ciclos Climáticos de Milánkovitch y la datación de las Glaciaciones.....	225
<b>Recuadro 12. Sumario del registro Fósil de Reptiles y Mamíferos en el Perú, Mesozoico-Cretáceo y Cenozoico (144 Ma en adelante).</b> Mesozoico: Dinosaurios en el Perú. Cenozoico; Paleoceno (66-58 Ma); Eoceno y Oligoceno (58-24 Ma): Período de modernización de la Biota; Mioceno (24-5 Ma); Plioceno y Pleistoceno (5 Ma en adelante): desaparición de la antigua Megafauna y culminación del proceso de modernización. ....	270
<b>Recuadro 13. Estudios de caso sobre la Diversificación de organismos vivos en el territorio peruano y factores influyentes / Flora / 13-1.</b> Cronología de una migración a través de Puentes entre Placas Tectónicas y rutas en los Andes; los árboles de la Familia Rubiáceas: el árbol de la Quina y su diversificación / 13-2. Rápida y reciente diversificación de los arbustos de "Tarwi" del Género <i>Lupinus</i> / 13-3. Historia de las Leguminosas y Paradigmas Biogeográficos / 13-4. Desarrollo de defensas anti-herbivoría y la coexistencia de especies Simpátricas del Género <i>Inga</i> (Leguminosas), los árboles de Pacae, Shimbillo y Guaba / 13-5. Las especies Crípticas de <i>Mimosa</i> y otras Leguminosas en el Perú. 13-6. Los árboles de Copal ( <i>Protium</i> , Burseráceas), su especialización Edáfica y el pasado Geológico de los Andes / <b>Fauna Silvestre / 13-7</b> eríodo de modernización de la Biota; Mioceno (24-5 Ma); Plioceno y Pleistoceno (5 Ma en adelante): desaparición de la antigua Megafauna y culminación del proceso de modernización. ....	270
<b>Recuadro 13. Estudios de caso sobre la Diversificación de organismos vivos en el territorio peruano y factores influyentes / Flora / 13-1.</b> Cronología najes de los Delfines de río / 13-11. Sedimentos acarreados desde los Andes aportan nutrientes a los ríos Amazónicos influyendo en su Biota: el caso del Manatí ( <i>Trichechus inunguis</i> ). 13-12. Las Anguilas Eléctricas y la metamorfosis de los ambientes acuáticos de la Amazonía. 13-13. El río Amazonas como barrera para la distribución de Aves. 13-14. Las enfermedades y sus vectores irrumpen en nuevos ambientes a lo largo del tiempo Geológico: el caso del Mal de Chagas y <i>Trypanosoma cruzi</i> .....	311
<b>BIBLIOGRAFIA CITADA .....</b>	<b>337</b>
<b>GLOSARIO .....</b>	<b>371</b>
<b>ANEXOS</b>	
<b>Anexo 1.</b> Sitios Web de interés sobre Diversidad de la Flora peruana, y otros mencionados en el texto. ....	393
<b>Anexo 2.</b> Cronología de episodios influyentes en los actuales biomas del territorio peruano, desde el Cretáceo al presente.....	396
<b>ÍNDICE ANALÍTICO .....</b>	<b>399</b>





## INTRODUCCIÓN

El Perú es uno de los países con mayor Diversidad Biológica en el planeta. Récorde en el número de organismos vivientes encontrados en diferentes áreas del territorio han ido consolidando la visión de un país-emporio de especies de innumerables grupos de seres vivos. El valor y potencial de esta Biodiversidad son incalculables, y su prospección, aun incompleta, prosigue en avance.

Las formaciones Ecológicas actualmente visibles en el territorio del país, que albergan esa Megadiversidad, han sido modeladas a lo largo de millones de años por factores influyentes; éstos han afectado al unísono a las especies, y a los ambientes en que ellas habitan.

Dentro de los más notables eventos formadores de la Diversidad Biológica, reconocemos al levantamiento de los Andes, cuyas montañas han constituido nuevos espacios para la migración y colonización de plantas y animales, así como barreras o corredores Biológicos; a la acción del Océano, cuyas temperaturas han influido en las condiciones desérticas del margen Oeste peruano; a las configuraciones de las Cuencas Hidrográficas y sus cambios, que han determinado espacios integrados, cada uno con sus peculiaridades en cuanto a suelos y otras características. En ellos, las especies de organismos vivientes se han adaptado y han florecido.

Para comprender mejor el panorama presente de los paisajes Ecológicos, es revelador echar una mirada al pasado. Nos asomaremos a una historia de cambios dramáticos, muchas veces radicales, en el escenario de estos factores, y de su influencia en el componente viviente del territorio del país.

Este libro muestra una visión sobre estos temas, para muchos de los cuales las respuestas no son definitivas, y se hallan aun en el proceso de ser construidas. Su comprensión es fundamental para entender las

tendencias de cambio al futuro en los Biomas actuales. Hay un énfasis en el componente vegetal, que constituye el templete estructural de las formaciones Ecológicas, y de modo especial, en las formaciones boscosas. La mayor parte de su temática discurre a partir de los momentos del tiempo Geológico que corresponden a las postrimerías de la Era Mesozoica, aquella en la cual los Dinosaurios dominaron la tierra, subseguidos, en la era Cenozoica o actual, por el predominio de los Mamíferos, y de las Plantas con Flores, que conforman el principal tapiz de la vegetación Tropical del planeta. Una serie de hechos con implicancias críticas en la formación de las actuales formaciones Ecológicas en Suramérica y el Perú se desarrollaron a partir de esos momentos. Hay un sumario de éstos en el **Anexo 2**. Hemos detenido nuestra narración en el punto en que el hombre extiende su presencia en América, unos 15,000 años antes del presente, puesto que su influencia en el devenir de los paisajes desde entonces constituiría materia para un libro aparte.

El texto se halla dividido en seis Capítulos. Los dos primeros desarrollan los conceptos básicos asociados a la Diversidad Biológica, su análisis, y los métodos empleados por quienes estudian la génesis y los procesos de formación de linajes de organismos vivientes lo largo del tiempo. En el tercer y cuarto Capítulo se sumarizan las grandes formaciones Ecológicas presentes, así como el contexto Geológico e Hidrográfico de Suramérica y el Perú, y la dinámica de éste a través el tiempo.

Nuestro Quinto Capítulo se centra en las hipótesis o Paradigmas que diferentes autores, o corrientes de autores, han propuesto para explicar la manera como han sido conformadas la Megadiversidad y las características de los Biomas suramericanos. Finalmente, el último Capítulo resume los conocimientos existentes sobre los orígenes y los cambios en el tiempo para cada una de las principales Formaciones Ecológicas que constituyen los paisajes del presente, y el patrimonio de la Diversidad Biológica del Perú.



### NOTA PREVIA

Nuestro texto contiene muchas ideas desarrolladas desde el siglo pasado, que constituyen hipótesis explicativas a la Megadiversidad Neotropical, y son sujeto de polémica actual, con las usuales, y a veces extremadas, discrepancias entre científicos alineados en una u otra posición.

No existe una “ultima palabra” en torno a éstas, al menos por el momento. Es más, varias de ellas no necesariamente se contraponen entre sí. Mostramos las más importantes en el **Capítulo 5** (pg. 237), y al final, en cada caso, anotamos comentarios y puntos controversiales. Hemos tratado de dar espacio a todas esas ideas o Paradigmas, o al menos a los más importantes, porque consideramos enriquecedor para la comprensión de la realidad natural de un país Megadiverso, tomar contacto con esa cantidad de vertientes de interpretación.

El avance de la Ciencia y sus herramientas, cada vez más completas, posiblemente faciliten una síntesis de ellas, en los años venideros.

## **SOBRE ABREVIATURAS Y CARACTERÍSTICAS UTILIZADAS EN EL TEXTO**

Hemos utilizado las siguientes abreviaturas:

**Ba**= Miles de Millones de años atrás

**Km** = Kilómetros

**m** = Metros de altitud sobre el nivel del mar

**Ma** = Millones de años atrás

Como es usual, los nombres científicos de Géneros y especies de plantas y animales están escritos en cursiva, a diferencia de los nombres comunes, que se escriben en tipo normal. Hemos preferido mantener la interpretación tradicional de las Familias Botánicas mencionadas en el texto; en el **Anexo 1** se encuentran los detalles del portal en línea sobre Filogenia de las Angiospermas (APG), que actualiza los avances sobre la circunscripción de éstas.

Hemos utilizado como fuentes para la cronología en Ma de los diferentes Estadíos de la Era Mesozoica, a Stanley (1989) y Rosas *et al.* (2007).

Hay un **Glosario** al final del libro, en el cual se explican muchos de los términos de uso específico presentes a lo largo del documento, que están resaltados en negrita, o con la primera letra en mayúscula.

## **1. CONCEPTOS BÁSICOS Y TERMINOLOGÍA EN LOS ESTUDIOS DE DIVERSIDAD BIOLÓGICA**



## LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA; CÓMO ESTÁ ESTRUCTURADA, Y SUS NIVELES DE ANÁLISIS

El concepto de diversidad se refiere a la variedad, desemejanza, diferencia en un conjunto dado de elementos (RAE, 1992). Una definición amplia de la **Diversidad Biológica**, o **Biodiversidad (BD)**, la entiende como la riqueza de la vida y de sus variantes sobre la tierra; como los millones de plantas, animales y microorganismos existentes; también los genes que contienen, y en un nivel más panorámico, el abanico de ensamblajes de especies, conformantes de los Ecosistemas, muchas veces complejos, que constituyen los ambientes naturales.

La Diversidad Biológica se despliega en la naturaleza en dos planos principales, Geográfico y orgánico, como se precisa en las siguientes líneas.

### Escala Geográfica

Si nos enfocamos en la BD en la perspectiva de los espacios Geográficos y Ecológicos en los que ella existe, varios niveles de acercamiento son posibles. En el contexto de la Ecología del Paisaje, reconocemos los siguientes niveles de BD.

#### Diversidad Alfa ( $D\alpha$ )

La entendemos como el número de especies observables en una localización dada, dentro de una misma comunidad. La unidad de área en la cual esta cantidad de especies es medida, está en función del tipo de organismo. Por ejemplo, la  $D\alpha$  arbórea en Bosques Tropicales, se cuantifica frecuentemente en número de especies por hectárea.

### **Diversidad Beta ( $D\beta$ )**

Es definida como el cambio en la composición de especies conforme incrementamos la distancia a lo largo de un transecto; también, como el recambio o diferencia de especies de un hábitat a otro (Whittaker, 1972). Es claro que en muchos territorios del Perú, que ostentan gradientes climatológicas y Edáficas, la  $D\beta$  puede ser muy alta.

### **Diversidad Gamma ( $D\gamma$ )**

Este nivel expresa la diversidad de Biomas o grandes formaciones Ecológicas reconocibles en una porción usualmente grande del territorio, como una región o continente.

## **Escala de los organismos vivos**

Otra posibilidad de enfoque de la Diversidad Biológica se centra en los organismos en sí mismos. En cierta medida, podría coincidir con el expuesto previamente, pero el centro de atención en este caso son los individuos y sus conjuntos. Así, distinguimos los siguientes niveles.

### **Comunidades**

En esta escala, la BD comprende la variación en las **Comunidades Biológicas** en las que habitan las especies, y los Ecosistemas en los que existen las comunidades; también las interacciones entre esos niveles (Primack y Ross, 2002).

### **Especies**

A nivel de **Especies**, la BD comprende el abanico de las especies existentes sobre la tierra, desde los ancestrales y microscópicos Dominios de las Bacterias y Arqueas, hasta el de los organismos Eucariotas, que incluye los reinos pluricelulares de los Hongos, las Plantas y los Animales.

## **Genes**

A una escala más fina, la BD comprende la variación **Genética** dentro de las especies, y de sus Genes, tanto entre poblaciones, como entre individuos de una misma población.

## **CLASIFICACIÓN E IDENTIFICACIÓN DE LOS ORGANISMOS VIVIENTES**

A lo largo del tiempo, los naturalistas han propuesto Sistemas de Clasificación para los organismos vivientes. Éstos pretenden ordenarlos bajo esquemas que reflejen de la manera más exacta posible sus afinidades. En la medida que se producen avances en diferentes campos de la Ciencia, esas relaciones de cercanía o lejanía entre ellos son aclaradas, y los Sistemas de Clasificación van siendo perfeccionados, reflejando de una manera más exacta la realidad del ordenamiento natural.

## **Nombre Científico**

Los Nombres Científicos de una especie u otra jerarquía Taxonómica, además de constituir su denominativo universal, representan la llave hacia la información sobre éstas. Son tan necesarios como los nombres específicos de las personas en una sociedad humana moderna, para referir, comunicar de manera efectiva, plasmar e intercambiar una variedad de ideas y hechos sobre ellas. Sin un nombre, y de manera especial sin uno universalizado, en un mundo con una miríada de lenguas diferentes, la búsqueda y comunicación de información sobre cada una de las especies existentes y sus atributos sería inmanejable.

## **Sistema Binomial de nomenclatura**

Fue Carl von Linné, el naturalista y Botánico sueco (1707-1778), quien propuso y sentó las bases del sistema de clasificación, registro científico y nomenclatura de las especies de plantas, tal como lo

usamos actualmente. Sus pautas básicas son actualmente comunes para todos los grupos de organismos vivientes.

Para el tiempo de Linneo, la acumulación de información sobre especies nuevas, que eran reportadas desde lejanas latitudes en todo el mundo, conforme la exploración y la diseminación de información crecían, se había vuelto caótica. Plantas y animales sobre las cuales se documentaban distribuciones Geográficas y Ecológicas, usos, atributos y peculiaridades, eran aludidas simplemente por su nombre común, y referidas por medio de largos textos descriptivos. Conforme las referencias y el número de especies reportadas aumentaba, la posibilidad de concordar y corroborar las identidades que estaban siendo aludidas, y de sistematizar la información, era más y más problemática.

Resulta interesante comprender que Linneo fue, en realidad, un pionero en la comprensión de la Biodiversidad y su catalogación, aunque este término haya sido acuñado sólo mucho después del tiempo en que él vivió.

En el año 1753, luego de varias publicaciones previas en las cuales gestaba sus conceptos, Linneo publicó el libro *Species Plantarum*, o en Español, *Las Especies de Plantas*, en el cual clasificaba y catalogaba todas las plantas conocidas hasta ese momento. Pero no solo eso; asociaba cada especie y cada nombre a una descripción diagnóstica corta, preparada en Latín, y a un espécimen concreto, existente en su vasto y mundialmente famoso Herbario, buena parte del cual se conserva actualmente en Londres, custodiado por la Sociedad Linneana.

Uno de los aspectos más notables del trabajo de Linneo fue su vocación de acopio de especímenes Botánicos de diversas procedencias, pues además de ser él mismo un asiduo colector de plantas, adquirió muchas colecciones de viajeros y exploradores que habían recorrido lugares distantes. También fue notable su comunicación continua con naturalistas de muchos países, incluyendo los de otros continentes, lo cual le permitió nutrir y completar grandemente su muestrario de plantas de todo el mundo, e información sobre ellas, para el momento de la historia que le correspondió.

La propuesta de Linneo cimentó, entre otras cosas:



1. La consolidación de un sistema de clasificación jerarquizante, basado en el reconocimiento de categorías o grupos taxonómicos progresivamente incluyentes: Especie, Género, Familia, Orden, Clase, Filo (Phylum), Reino y Dominio; cualquiera de estas categorías es llamada, de modo general, un **Taxón**.

2. El uso de un sistema de Nombres Científicos para las Especies, basados en dos términos o epítetos, uno genérico y otro específico, a la manera de nombre y apellido, iniciando el sistema de Nomenclatura Binomial actualmente en uso, como por ejemplo, el nombre *Homo sapiens*, que designa a la especie humana.

3. La propuesta de tratamiento de cada concepto de especie bajo el respaldo de una descripción diagnóstica y sobre todo, de un espécimen, el último conocido bajo la denominación de **Tipo nomenclatural**: una muestra tangible que permite el análisis comparativo y la corroboración ulterior de una planta, de su pertenencia o no pertenencia a la misma identidad, con todas las herramientas de inspección o análisis posibles, incluyendo las más modernas y profundas.

El planteamiento contenido en la propuesta de Linneo era muy sencillo, pero a la vez brillantemente útil. Revolucionó el panorama de la detección y reporte de las especies nuevas en el mundo, y fue rápidamente adoptado por la comunidad científica de su tiempo, situación que ha perdurado hasta nuestros días.

En la nomenclatura Biológica científica, el nombre de una especie se expresa por un Binomio conformado por el nombre **Genérico** y el **Específico**. Los términos de este Binomio están seguidos por el nombre del autor (o autores) que proporcionaron la primera descripción de la planta. Para tomar un ejemplo cercano, emplearemos a la Quina o Cascarilla, que es el árbol nacional del Perú. El Nombre Científico de esta especie medicinal es *Cinchona officinalis* L.; nos expresa la identidad de este árbol del Género *Cinchona*, en particular la especie *officinalis*, entre las varias existentes en este grupo. El nombre específico en este caso, expresado en Latín, significa *medicinal*, y se explica por el hecho que los antiguos expendios de los Herbolarios se conocían como *officina*. La abreviatura luego del Binomio nos informa que la descripción original de la planta fue elaborada por el mismo

Linneo, cuyo apellido se abrevia, por consenso, como L. El valor de esta última información es bibliográfico, y nos orienta hacia una referencia en la cual podemos encontrar la descripción y observaciones originales sobre la planta, y aclarar dónde se encuentra su Tipo Nomenclatural.

### **Descripción y catalogación de nuevas especies de plantas y animales**

Para culminar el proceso de nombrar, describir y catalogar nuevas especies de organismos vivientes en la actualidad, los estudiosos siguen las pautas básicas propuestas por Linneo, asimiladas y refinadas a lo largo del tiempo en el Código Internacional de Nomenclatura Biológica de hoy. Una vez que una especie es detectada y reconocida como nueva, se precisan algunos procedimientos para su descripción y aceptación formal en el ámbito científico.

Se debe asignar un nombre a la especie, que debe ser seguido por una corta descripción diagnóstica en Latín o Inglés, de unas 1-4 frases, que aclara cómo ella difiere de las más cercanamente relacionadas, y en qué es única. Una ilustración y descripción detallada suelen acompañar a ese texto para hacerlo más útil. El espécimen Tipo, con su correspondiente información, incluyendo el Museo, Herbario o depositario formalmente reconocido en el que se encuentra, debe ser mencionado.

La publicación de nuevas especies o Taxones se efectúa en Revistas arbitradas, es decir editadas por profesionales especialistas, de las cuales son algunos ejemplos peruanos la *Revista del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Arnaldoa*, y en otros países *Novon, Systematic Botany*, etc. Actualmente, de acuerdo al Código más reciente, es también aceptada la publicación en línea, sin respaldo de publicación física; son ejemplos en ese sentido *Phytotaxa* y *Phytokeys*. Desde la fecha que la publicación es diseminada de manera efectiva, el nombre adquiere la categoría de válidamente publicado.

Bajo iniciativa de varias instituciones, se mantiene permanentemente actualizado el *International Plant Names Index* (IPNI), Base de Datos en línea que recopila todos los nombres de plantas publicados hasta el presente. Mostramos los detalles del Sitio Web correspondiente en el **Anexo 1**.

## Nombres comunes de las especies, y su problemática en un país Megadiverso

La diversidad de especies del Perú, para varios grupos de organismos, y en particular la de la Flora Amazónica, es un récord mundial; porcentajes elevados del total de especies del planeta se hallan en territorio peruano y de países colindantes. En ese sentido, puede observarse la **Tabla 1**.

En cuanto a plantas, el *Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú* (Brako y Zarucchi, 1993), y sus actualizaciones, reportan más de 18,000 Plantas con Flores nativas, registradas en el país, de las cuales alrededor de 6,600 especies son arbóreas. Dado lo incompleto de la prospección Botánica, situación que se discute en el **Recuadro 5**, parece razonable estimar que unas 20,000 especies de Plantas con Flores existirían en el territorio del Perú.

**Tabla 1.** Número de especies en el territorio peruano, estimadas para varios grupos de organismos, con comentarios.

Fuente: MINAM, 2011.

Organismos o Ambientes	Magnitud	Comentario
Plantas con flores	aprox. 20,000 especies	30% de la Flora nativa peruana es endémica
Mariposas	aprox. 3,700 especies	País con primer lugar en Diversidad de Mariposas en el mundo
Aves	aprox. 1,835 especies	País con segundo lugar en Diversidad de Aves en el mundo
Anfibios	aprox. 538 especies	País con cuarto lugar en Diversidad de Anfibios en el mundo
Reptiles	aprox. 421 especies	País con quinto lugar en Diversidad de Reptiles en el mundo
Zonas de Vida	84	De 104 posibles
Bosques Tropicales	716, 765 Km <sup>2</sup>	Segundo en superficie en América Latina; cuarto a nivel mundial

La enorme vastedad de Flora y Fauna trae como consecuencia dificultades en la identificación y Taxonomía de las especies, pero adicionalmente, problemas al tratar de interpretar sus nombres vernaculares, o **Nombres Comunes**. Ellos son los que la gente local emplea; cambian de una región a otra; pese a que algunos son muy empleados, pueden ser ambiguos y de difícil elucidación.

Es frecuente en el Perú, dentro de este contexto, que para una sola especie existan numerosos Nombres Comunes. Anotemos que en la Amazonía peruana, ámbito de distribución de miles de plantas y animales, habitan más de cuarenta grupos etnolingüísticos nativos, con denominaciones propias para los organismos existentes en su entorno. Pero más extendidamente aun, el problema va en la dirección opuesta: un nombre común engloba conjuntos de especies, muchas veces con características afines.

Buenos ejemplos de esto último, en el plano de las especies arbóreas, son los nombres comunes "Moena", empleado en la Amazonía del Perú para designar a cualquier árbol de la vasta familia de las Lauráceas, representada por centenares de especies diferentes en esa región, o el nombre común "Shimbillo", que alude a varias decenas de especies del Género *Inga*, Leguminosas (Reynel y Pennington, 1997). Inclusive, hay nombres como "Roble", utilizado en el país por los madereros para designar cualquier especie no reconocida de madera corriente; el nombre es prestado del Hemisferio Norte, en el que designa especies nativas del Género *Quercus*, que no son nativas en el Perú. Aun el nombre común "Cedro", que suele designar a la especie de valiosa madera, *Cedrela odorata*, distribuida en la llanura de la Amazonía peruana, puede referirse también a cualquiera de las otras ocho especies de este Género existentes en el territorio peruano (Pennington y Muellner, 2010).

### **Sinonimia en la Nomenclatura Científica**

La circunscripción de los límites de las especies es un tema central de los estudios Taxonómicos, que se valen de distintas líneas de evidencia para precisarlos. El avance de la ciencia y el estudio de las estructuras

de los organismos a niveles cada vez más profundos, como para plantas la Anatomía vegetal, el estudio del Polen, los estudios de **Ontogénesis** o desarrollo de las estructuras desde su estado de primordios, y en los tiempos modernos, la exploración molecular del **Genoma** de las especies, confieren una dinámica al entendimiento que tenemos de la delimitación y la posición taxonómica de éstas.

La **Sinonimia** es el proceso por medio de el cual normas de nomenclatura Biológica se aplican para asimilar los cambios en la delimitación o posición Taxonómica de los organismos y sus linajes, motivados por el avance de la investigación.

Una vertiente de Sinonimia atañe a las especies que ostentan altos niveles de variabilidad en su Morfología, o en las que ésta puede ser fuertemente influenciada por características del entorno en el cual se encuentran. Cuando poblaciones muy variables de la misma especie han sido objeto de varios Binomios para designarlas, las normas especifican que es uno solo de ellos, el más antiguo, el prioritario, y ello motiva que los otros adquieran la categoría de Sinónimos.

Otra vertiente de sinonimización, relativamente frecuente, surge cuando los estudiosos describen inadvertidamente la misma especie más de una vez. Esto ha sido relativamente frecuente en el pasado, para especies de distribución amplia, por la dificultad para acceder y examinar las colecciones de Tipos, distribuidas en Museos o depositarios en lugares muchas veces lejanos, en momentos de la historia en que la comunicación era más difícil o precaria que en la actualidad. Ello, en gran medida, ha sido superado; en esos casos, es necesaria la sinonimización de todos nombres posteriores al Binomio más antiguo, que es el prevalente.

Una de las revoluciones más significativas de la informática ha sido la construcción de Herbarios Virtuales en línea que despliegan las fotografías de especímenes, de modo que las colecciones importantes de Tipos Nomenclaturales se hacen fáciles de acceder y consultar. Varios de los Sitios correspondientes se pormenorizan en el **Anexo 1**.

Una forma adicional de Sinonimia se produce cuando avances en la investigación nos revelan que aquello que inicialmente nos parecía una sola entidad, por ejemplo un Género único, alberga en verdad dos grupos muy diferenciados de especies, cuyo reconocimiento se hace

necesario; este avance en la interpretación de un Taxón podría conducir a desagregar la entidad original en dos o más. El proceso inverso podría suceder también, debiendo derivar ambos en los consecuentes cambios en su nomenclatura.

## Qué es una Especie

Podemos reconocer varias perspectivas de acercamiento al concepto de especie.

### Concepto Morfológico

En la perspectiva Morfológica, entendemos una especie como el conjunto de individuos que tienen una Morfología similar; ellos muestran una coherencia en sus características, y también evidencian algunos atributos que los diferencian de otras especies.

Esta perspectiva es la base para el reconocimiento inmediato de plantas y animales. El trabajo taxonómico que se desarrolla en este nivel es llamado también **Taxonomía Alfa**. Es la herramienta de detección primaria de especies importantes, o únicas por su valor económico, de conservación, Ecológico, emblemático, etc. Constituye también la aproximación típica de identificación empleada en las evaluaciones de Diversidad Biológica que se desarrollan en los Bosques Tropicales, con fines de priorización de ambientes para su conservación, o para la toma de decisiones vinculadas a la intervención en ellos.

### Concepto Reproductivo

En la perspectiva reproductiva, el concepto refiere a las especies como conjuntos de individuos que son interfecundos, con capacidad de reproducirse entre sí, produciendo progenie fértil, pero también reproductivamente aislados de otras especies. Esta interpretación es también conocida como **Concepto Biológico de especie** (Mayr, 1982).

El estudio directo de las posibilidades de reproducción al interior de una especie puede revestir dificultades especiales. Un ejemplo de esto son las especies arbóreas. En ese caso, efectuar pruebas controladas de

interfecundidad puede demandar esfuerzos y recursos especiales, dada la altura sobre el suelo a la que se encuentran los órganos reproductivos, flores y los frutos. Muchos árboles alcanzan alturas de 40 m ó más en los Bosques de la Amazonía; el seguimiento de sus procesos de polinización, fecundación, la subsecuente formación de frutos y semillas puede constituir una labor ardua, costosa y de largo aliento. El control de la viabilidad de la progenie resultante, el cual en sentido estricto implica monitorear si ésta, una vez alcanzado el estado adulto, es capaz de producir descendencia viable, condiciona la investigación a lapsos inusualmente largos. Estas son limitantes para una certera delimitación de las especies en su contexto reproductivo.

### Concepto Filogenético

El concepto Morfológico de especie, dada su inmediata utilidad, ha sido empleado por los Taxónomos desde los tiempos de Linneo. El Concepto Biológico, basado en el aislamiento reproductivo, adquirió predominio en la segunda mitad de los 1900s, bajo el influyente empuje de científicos de vanguardia en el estudio de la Biología Evolutiva en ese momento (Dobzhansky, 1970; Mayr, 1982).

Entre 1980-1990, nuevas filosofías y métodos comenzaron a ser aplicados generalizadamente al problema de cómo definir las especies, tomando en cuenta el concepto de **Filogenia** (Hill y Crane, 1982; Donoghue, 1985). Éste es el estudio de las relaciones evolutivas entre organismos, del desarrollo de los linajes a lo largo del tiempo, y de su inferencia; se trata de un campo de investigación que ha adquirido nuevas herramientas en la actualidad, gracias al desarrollo de técnicas de estudio del Genoma.

Los conceptos Filogenéticos sugieren que los Taxones de jerarquías mayores, como Géneros, Familias, Órdenes, etc., debieran ser **Monofiléticos**, vale decir contener de manera exclusiva a *todos los descendientes de un ancestro común*. Esta lógica es extendida al nivel de especies por algunos Filogenetistas, quienes proponen que todas las especies deberían ser entidades Monofiléticas. A raíz del advenimiento del secuenciamiento de ADN como herramienta fundamental para establecer relaciones de Filogenia, la condición Monofilética puede

ahora ser comprobada mediante el análisis de múltiples individuos, los cuales pueden representar múltiples poblaciones, especies, etc.

No obstante, otra corriente de Filogenetistas ha advertido algunos problemas con la estricta definición de especies como entidades Monofiléticas. La crítica más importante a esta conceptualización radica en que, en muchos casos, el proceso de especiación en sí mismo acarrearía a las especies ancestrales perder su condición Monofilética. Por ejemplo, si una población de un árbol Amazónico peruano con amplia distribución hubiese quedado geográficamente aislada en uno de los valles Andinos, evolucionando hasta diferenciarse morfológicamente y aislándose reproductivamente, la especie ancestral con distribución Amazónica, aun existente, perdería su condición Monofilética, dado que coexistirían la especie ancestral mencionada, más las especies nuevas derivadas. El conjunto, entonces, no contiene de modo exclusivo a *todos los descendientes* de un ancestro común.

En la escala del Tiempo Evolutivo, el proceso de interfecundación entre las poblaciones, ampliamente distribuidas, de la especie ancestral, podría consolidarlas nuevamente como un grupo Monofilético. Hasta que ese lento proceso culmine, la especie ancestral no será Monofilética, pese a ser Morfológica y reproductivamente distinta, y por lo tanto una especie claramente definida bajo la visión de la mayoría de los Taxónomos y Biólogos Evolutivos.

Por esta razón, entre otras, algunos Filogenetistas han propuesto una segunda clase de Concepto Filogenético de especie. Está basado en atributos diferenciales, que llamamos **Caracteres** en este contexto. Son comunes a todos los miembros de una población interfecunda, y se hallan fijados genéticamente en ella. Los diferenciamos de otros rasgos, que aunque observables, no están presentes en todos sus integrantes (Nixon y Wheeler, 1990). Un ejemplo en este sentido son los ojos claros y oscuros en la población humana. De acuerdo al Concepto Filogenético basado en Caracteres, dicho rasgo no calificaría como **Carácter**, y no puede ser usado para definir a la especie humana, puesto que nos llevaría a concluir que las especies son dos, una de ojos claros y otra de ojos oscuros.



En la práctica, y de manera especial en un país Megadiverso como el Perú, las especies son generalmente delimitadas mediante su análisis en la perspectiva Morfológica. Adicionalmente, muchas especies así circunscritas se ajustan también al concepto Filogenético de especies basado en Caracteres, siendo diferenciables también en esa perspectiva.

En la mayor parte de los casos, los indicios para la delimitación de una especie son tomados desde varias líneas de evidencia, y considerados en su conjunto, para poder arribar a una conclusión final. Mayormente, éstos son coincidentes y no muestran discrepancia. Hay casos, no obstante, en los cuales las evidencias Morfológicas han revelado ser discordantes con la información Filogenética; al respecto, puede verse el **Recuadro 13-5**. Entonces, muchos autores prefieren anteponer los resultados de la información molecular para conseguir que el sentido Monofilético de una especie o Taxón predomine, aunque la argumentación científica sobre si esto es lo más conveniente prosigue en la actualidad.

## PROCESOS QUE ORIGINAN A LAS ESPECIES

### Procesos de Microevolución y Macroevolución

La Biología Evolutiva considera que la marcha de la Evolución se produce impulsada fundamentalmente por las fuerzas de Selección Natural, que actúan sobre las poblaciones de las especies. Ellas favorecen la reproducción y perpetuación de los Genes de individuos con mayor posibilidad reproductiva, asociada normalmente a mejores niveles de adaptación al medio en un momento dado, en el panorama cambiante, y muchas veces impredecible, de los ambientes naturales.

Se distinguen dos niveles de análisis en la marcha de los eventos evolutivos. La **Microevolución** comprende y estudia los procesos y cambios en el nivel Genético, que pueden ocurrir en conjuntos de

individuos en el transcurso de pocas generaciones. Uno de los campos de interés centrales de la Genética de poblaciones, concierne a los procesos de Microevolución.

Un segundo nivel de análisis pertenece a la **Macroevolución**, y se refiere a los procesos en el nivel de los Taxones y linajes de jeraquías superiores a la especie, en tiempos largos, en la escala del **Tiempo Geológico**, en el escenario dinámico de los ambientes Geográficos y Ecológicos del planeta.

### **Microevolución: Perspectiva Genética de la Evolución**

Los procesos Evolutivos se reflejan en la variación Genética de las poblaciones de las diferentes especies a lo largo del tiempo. Existen diversas fuentes de esa variación, como se aprecia en el **Recuadro 1**.

### **Macroevolución: Perspectiva de la Evolución en el contexto Geográfico y del tiempo Geológico**

Al enfrentarse a la supervivencia en ambientes cuyas características cambian, las especies de seres vivientes tienen pocas alternativas.

La primera de ellas es la extinción, y de hecho, hay evidencias muy claras de que ese ha sido el destino de incontables organismos, ante la severidad de los cambios ocurridos en la tierra durante algunos períodos. Eventos de extinción de escala global han golpeado al componente viviente de nuestro planeta, a lo largo de su historia, en los Océanos y la tierra; los más notables se resumen en el **Recuadro 2**.

Una segunda posibilidad es el replegamiento de las poblaciones hacia ambientes que conservan condiciones apropiadas para la vida, dentro de los márgenes propios de cada especie. La migración y supervivencia en espacios relictuales, o refugios, es una de las ideas centrales en la Teoría de los Refugios del Pleistoceno, cuyos conceptos se desarrollan en el **Capítulo 5** (pg. 237).

Una tercera alternativa para los linajes, si los cambios se producen gradualmente y a lo largo de períodos suficientemente extensos, es embarcarse en un proceso adaptativo, bajo las nuevas condiciones del entorno. Este proceso implica cambiar o sucumbir, evolucionando hacia la construcción de nuevas morfologías, funcionamientos, y perfiles genéticos, culminando eventualmente con la diferenciación y la formación de Taxones derivados.

### Recuadro 1

## EVOLUCIÓN Y MECANISMOS DE HEREDABILIDAD

Carlos Reynel y Farah Carrasco

### Evolución

La teoría que unifica los conocimientos vinculados al desarrollo de los linajes de seres vivos a través del tiempo, es la **Teoría de la Evolución por Selección Natural** (Darwin, 1859).

Algunas premisas son centrales en esta Teoría. La primera es que, en la naturaleza, los organismos vivientes poseen un potencial de reproducción que excede al número de individuos que sobreviven. De no existir limitantes y resistencias en el medio que causen mortandad, las poblaciones de las especies prontamente alcanzarían cantidades enormes.

De otro lado, la cantidad de recursos consumibles para el mantenimiento de una población es limitada, y su disponibilidad puede restringirse con el paso del tiempo. En el caso de plantas, estos recursos incluyen el espacio vital necesario, todo tipo de nutrientes del suelo, agua y gases procedentes de la atmósfera, empleados por las plantas durante la fotosíntesis. También, muchos interventores Bióticos, cuyo concurso es necesario para la exitosa culminación de ciclos vitales como la reproducción; un ejemplo de ello está constituido por los animales vectores que participan en la **Polinización** de las plantas, o en su **Dispersión**, que es el traslado de sus frutos y semillas en los ambientes naturales.

Los organismos establecidos en un área se enfrentan a estas restricciones, y a un destino de competencia en diferentes niveles, el cual deriva, en muchos casos, en la mortalidad de un porcentaje de ellos, o la imposibilidad de otros de completar sus ciclos vitales.

Una segunda premisa se refiere al hecho que los individuos que conforman una especie muestran una variación en sus atributos. Apreciamos que algunos caracteres **Fenotípicos** confieren a determinados individuos ventajas adaptativas, y los hacen más eficientes en sobrevivir, en su capacidad de reproducirse, y la de perpetuar su carga Genética, ocasionando que gran parte de esa variación, o **Genotipo**, se transmita por medio de la herencia.

Se entiende que la Selección Natural es una fuerza impulsora primordial de la evolución. Como resultado de ella, con el fluir del tiempo y el paso de generaciones, determinados atributos se vuelven más frecuentes en las poblaciones de una especie. De modo similar, hay otros que van desapareciendo, puesto que son desventajosos o neutros en la perspectiva de la supervivencia. Las variaciones en los caracteres pueden ser inicialmente sutiles, pero irse profundizando con el paso del tiempo, dando lugar a la formación de nuevas especies.

En ese contexto, el proceso por el cual algunos organismos se van adaptando a entornos o condiciones que se van haciendo diferentes, se conoce con el nombre de **Selección Adaptativa**.

En general, la Selección Natural actúa, además de su rol como motor de procesos Evolutivos, como un factor crítico de preservación y promoción de la variabilidad Genética y Morfológica de las poblaciones. Ésta constituye un escudo de protección para las especies, pues asegura la supervivencia de al menos algunos individuos cuando enfrentan variaciones castróficas, imprevistas, en su entorno Físico o Biológico.

### Recombinación

Una fuente que contribuye a la diversidad Genética de una población es la **Recombinación**, constituida por la recurrente transposición de fragmentos de ADN con el emparejamiento de **Cromosomas** durante la **Meiosis**. La redistribución resultante de este proceso configura una cambiante diversidad Genética en los seres vivos a lo largo del tiempo.

### Deriva genética

Además de la Selección Adaptativa, cuyo efecto es conspicuo cuando las poblaciones son grandes, otro proceso, la **Deriva Genética**, constituye también una fuerza Evolutiva principal, cuya influencia se acrecienta en poblaciones con números reducidos de individuos.

La **Deriva Genética** se produce por el flujo y variación en la frecuencia de los **Alelos** en una población, a lo largo del tiempo, *simplemente como resultado del azar*. Puede desempeñar un papel significativo en la determinación del curso Evolutivo de las poblaciones; se ha hecho notar que a raíz de ésta, algunos caracteres pueden desaparecer en parte de la población, ocasionando la conformación de subpoblaciones genéticamente divergentes.

### Efecto Cuello de Botella

Esta situación se presenta cuando la población de una especie queda reducida a un pequeño conjunto de individuos. Es evidente que eventos catastróficos en el pasado de la tierra, han ocasionado este efecto muchas veces.

Cuando ello sucede, una porción importante de la variación Genética puede quedar erradicada. En circunstancias extremas, como el conocido caso de algunas especies de grandes Felinos en África, los Leones y los Cheeta, las poblaciones remanentes pueden arrastrar problemas de introgresión Genética y pérdida de viabilidad, al quedar sometidas a un panorama de fecundación entre consanguíneos.

En el árbol de Castaña de Madre de Dios, también llamado Nuez de Brasil, *Bertholletia excelsa*, propio de la Amazonía Sur del Perú, se ha documentado una baja variabilidad Genética. Las poblaciones silvestres actuales procederían de propagaciones precolombinas basadas en escasas líneas parentales, y extendidas durante los primeros 1000 años de nuestra Era, desde los territorios del NorEste de la Amazonía. Esta reducción en la plataforma Genética de las poblaciones actuales estaría, por el momento, lejos del umbral asociado a problemas de viabilidad (Shepard y Ramírez, 2011).

### **Fecundación no Aleatoria**

La fecundación no Aleatoria resulta del predominio de preferencias por determinados atributos en el momento de la selección de pareja. Esto acarrea como resultado que la configuración genética de las siguientes generaciones sea direccionada hacia la fijación de los Genotipos favorecidos, divergiendo de lo que se obtendría por apareamientos al azar. Hay ejemplos de lo mencionado, entre otros, en especies de peces **Cíclidos**, en las que las hembras tienen marcada preferencia por los machos con colores más vivos (Seehausen *et al.*, 2008).

### **Mutación**

Una Mutación es un cambio permanente y trasmisible en la secuencia Genómica del ADN, debido al impacto de factores presentes en el ambiente, o de fallas en el proceso de replicación del material Genético.

Una fuente de Mutación está conformada por la radiación que alcanza de modo continuado a los organismos de nuestro planeta, procedente del espacio remoto, generada desde puntos distantes del universo. Ella puede resultar de eventos

sucedidos en núcleos estelares distantes, como Quásares y Púlsares, y se manifiesta en diferentes tipos de emisión, como la de Rayos Gamma y Rayos X.

También son Mutagénicos algunos compuestos inorgánicos radioactivos, y sustancias químicas de diversos tipos que pueden existir en los entornos naturales, ocasionando cambios a nivel del material Genético de los individuos.

Una fuente adicional de Mutación resulta de errores que ocurren al azar en los procesos de copia del material Genético durante la división celular, proceso que por su complejidad, está expuesto con cierta frecuencia a imperfecciones, que se convierten en fuentes de Mutación.

Estos procesos y sus efectos pueden comprenderse mejor si los situamos en la escala de Tiempo Evolutivo, y recordamos las recurrentes variaciones, muchas veces impactantes, que se han producido y se siguen produciendo en las condiciones ambientales de nuestro planeta.

Si bien es cierto, las Mutaciones pueden afectar Células Somáticas, en cuyo caso sus resultados no son transmisibles en la reproducción, las que son significantes en el contexto Evolutivo son las que afectan a las Células Germinativas o Gametos. A ese nivel, la mutación resulta transmisible, y cuando es examinada en la escala de Tiempo Evolutivo, afecta al Genoma de manera acumulativa.

### **Autogamia y Alogamia; Autofecundación y fecundación externa**

En las plantas, el autocruzamiento o **Autogamia** constituye una fuente de cambios, incrementando la frecuencia de **Homocigotes** de una población. Normalmente, acarrea la fijación de Genes defectuosos, y puede conducir a una población hacia una configuración Genética distinta de la original. La Autogamia representa normalmente, en la naturaleza, un tipo excepcional de fecundación; induce el rápido aumento de la consanguinidad y de la tasa de homocigosidad.

En contraposición, la **Alogamia** es la forma de reproducción sexual característica de las plantas superiores, basada en la Polinización cruzada y fecundación entre individuos genéticamente diferentes.

La fecundación externa o **Exogamia** se produce con el apareamiento entre individuos no emparentados; promueve el enriquecimiento de la plataforma Genética de las especies. Las poblaciones que se reproducen sexualmente tienen

muchas vías para promover la Exogamia. En muchos grupos de plantas Tropicales, como las Palmeras, por ejemplo el Aguaje, *Mauritia flexuosa*, o especies arbóreas maderables de la Familia Miristicáceas, conocidas con el nombre común de Cumalas, y Lauráceas, llamadas Moenas, entre varias otras, los sexos se encuentran en individuos separados, de manera que unos árboles desarrollan flores masculinas y otros flores femeninas, en una condición de distribución de sexos denominada **Dioecia**, que favorece la fecundación cruzada.

En los Mamíferos, variadas estrategias de comportamiento promueven la Exogamia. Un ejemplo es la conducta social en los monos Maquisapa *Ateles chamek* de la Amazonía peruana, en los que las hembras jóvenes abandonan el grupo familiar en cuanto alcanzan la edad reproductiva.

### Poliploidía

La **Poliploidía** es el incremento heredable del número de Cromosomas con respecto a la típica condición **Diploide** ( $2n$ ) de los individuos, es decir la conformación de dos o más sets de Genoma **Haploide** ( $n$ ). Puede ser el resultado de una no disyunción durante la **Mitosis** o **Meiosis**, o puede ocurrir cuando los Cromosomas se han dividido apropiadamente durante la Mitosis o Meiosis, pero la **Citoquinesis** no ocurre, por lo cual no hay separación del material Genético.

La Poliploidía, al dar lugar a la duplicación del número de Cromosomas dentro de individuos, conduce a la formación de nuevas configuraciones Genéticas, definiendo características nuevas, contribuyendo a la diferenciación Morfológica, y al aislamiento reproductivo de individuos y poblaciones.

La información que se ha ido acumulando sobre este fenómeno en el reino vegetal, y particularmente en las Plantas con Flores, evidencia que alrededor del 15% de los eventos de especiación acaecidos en ellas ha estado acompañado de incrementos hacia Poliploidía. Existe una correlación positiva entre la riqueza de especies en un Género dado y la incidencia de Poliploidía, lo cual ha sido interpretado como una evidencia indirecta de que ésta se encuentra asociada a la tasa de Diversificación (Wood *et al.*, 2009).



## Diversificación y Especiación

En la perspectiva Biológica Evolutiva, reconocemos que las especies y linajes de seres vivientes tienen un punto de origen en el tiempo; con el fluir de éste, pueden a su vez dar origen a Taxones derivados; finalmente, arriban a un ocaso, y ultimadamente se extinguen.

Se llama **Especiación** al proceso Evolutivo por el cual una o más especies son formadas desde una ancestral, haciéndose reproductivamente independientes. De manera general, llamamos Diversificación al proceso de generación de varias especies, Géneros, Familias, etc., derivados a partir de un linaje.

Para examinar los fenómenos de génesis y formación de nuevas especies, debemos trasladarnos a una larga escala temporal, la del **Tiempo Evolutivo**, de decenas o centenares de miles de años, o millones de años. Comprendemos que en esa escala, y en el contexto Geográfico y Ecológico de las comunidades naturales, estaríamos asistiendo a procesos de origen, desarrollo, proliferación y ocaso de las diferentes unidades Taxonómicas existentes en ellas, Familias, Géneros o Especies.

Varios cambios deben producirse en la escala de las poblaciones de seres vivos para que estas se encaminen en un proceso de Especiación. Los requisitos fundamentales son la agudización de sus diferencias, la consolidación de aislamiento reproductivo entre ellas, fijando características tanto **Fenotípicas**, expresadas de modo visible en la Morfología o el funcionamiento, como **Genotípicas**, es decir de nivel Genético, y la diferenciación en sus rangos Ecológicos. Ello permitiría su ulterior coexistencia como conjuntos de individuos que han perdido la posibilidad de intercambio reproductivo (Givinish, 2010).

Los procesos de evolución conducentes a la formación de nuevas especies podrían tomar largos lapsos en muchos casos, pero se ha hecho evidente que eventualmente pueden haber ocurrido con relativa rapidez. Un ejemplo ha sido mostrado para la Ictiofauna del Lago Victoria, el más grande de África, ubicado en el Centro-Este de dicho continente, y notorio por su extraordinaria cantidad de peces endémicos, más de 500 solamente para el grupo de los Cíclidos. La historia pasada del Lago se ha reconstruido mediante el uso de

técnicas de prospección sísmica y el análisis de columnas barrenadas de sus sedimentos; habría atravesado por períodos de desecación en momentos relativamente recientes. Un estudio molecular de los linajes de peces indica que la diversificación extraordinariamente rápida de los Cíclidos allí existentes, se habría iniciado hace sólo unos 100,000 años (Johnson *et al.*, 1996; Verheyen *et al.*, 2003).

### **Diversificación y Especiación en la perspectiva de los espacios Geográficos y Ecológicos**

Varios modelos han sido propuestos para explicar los procesos de Especiación y Diversificación de linajes de organismos vivientes, en el marco de la realidad Geográfica y Ecológica de los ambientes naturales (Rieseberg y Willis, 2007). Los resumimos a continuación.

#### **Especiación en Poblaciones no contiguas en el territorio, o Alopátrica**

El primer modelo corresponde a la diferenciación Alopátrica, o en el nivel de especies, **Especiación Alopátrica**. Ésta se origina por el aislamiento Geográfico de conjuntos de individuos de una población.

Puede surgir, característicamente, bajo dos modalidades. Una es el resultado del arribo de un limitado número de individuos a un área nueva; este proceso es reconocido como **Efecto Fundador**. Hay evidencias de su ocurrencia en medios como los archipiélagos, donde individuos migrantes se desplazan hasta islas distintas desde tierra firme. Trasladando este concepto al espacio de la cordillera Andina que se elevó a través del Tiempo Geológico, este mismo proceso habría tenido lugar al desplegarse entornos nuevos y aislados entre sí.

Otra es la denominada Especiación **Vicariante**, en la cual una especie distribuida en un área amplia es desagregada por el surgimiento de barreras, como por ejemplo ramales montañosos, o territorios que se desertifican, produciendo el aislamiento de poblaciones. En esos casos, la separación Geográfica acarrea una progresiva divergencia de caracteres que, con el paso del tiempo, culmina en la conformación de nuevas especies o Taxones. Algunos autores han sugerido que, en general, esta modalidad de especiación habría constituido una de las vías evolutivas predominantes en los linajes de organismos actuales

(Barraclough y Vogel, 2000; Coyne y Orr, 2004). La **Tabla 2** muestra ejemplos de algunos eventos propios del desarrollo del relieve en el territorio peruano, que podrían haber determinado procesos Alopátricos.

### **Especiación en Poblaciones contiguas en el territorio; Especiación Simpátrica y Parapátrica**

Estos modelos explican la Especiación a partir de una población contigua, extendida en un territorio dado, conformada por individuos que tienen intercambio Genético entre sí.

La **Especiación Simpátrica** ocurre, en teoría, cuando una nueva especie emerge desde el interior de una población asentada en un territorio dado. Hay cierto consenso sobre que esto sería posible vía Poliploidía. Otros procesos podrían generarla también. Una subpoblación de una especie de planta, en el interior de su área de distribución, podría cambiar levemente la pigmentación de sus flores, o el matiz de sus fragancias, elevando la oportunidad de sus individuos de ser visitados por polinizadores diferentes. Ello conduciría a la formación de una especie nueva con el transcurso del tiempo. Estudios enfocados en las relaciones Planta-Animal evidencian el impacto significativo que pueden traer cambios sutiles, como por ejemplo la posición en que se despliegan algunas estructuras florales, en el éxito reproductivo y el servicio diferenciado de polinizadores. Hay información adicional sobre esto en el **Recuadro 3**, bajo **Coevolución de Morfologías especiales**. Una investigación enfocada en la diferenciación de las defensas químicas en árboles Amazónicos, y su posible significado en el contexto de la Especiación Simpátrica, se muestra en el **Recuadro 13-4**. Aun así, los ejemplos concretos de esta modalidad de especiación son escasos (Savolainen *et al.*, 2006)

Una segunda posibilidad está conformada por **Especiación Parapátrica**. En ésta, aunque no existe una barrera que interrumpa la contigüidad de la población, se produce un gradiente ambiental que genera presiones selectivas diferenciadas en territorios adyacentes. Con el paso del tiempo se forman subpoblaciones que divergen, conformando ultimadamente especies distintas.

Un ejemplo de este caso está representado por las poblaciones de plantas de las tierras bajas Amazónicas que fueron elevadas en un gradiente de altitud a raíz del levantamiento de los Andes. Algunos grupos, como el Género *Cinchona*, los Árboles de la Quina, habrían tenido génesis por este proceso (Antonelli et al., 2009).

Estudios enfocados en la distribución de la Familia de los árboles de Copal o Incienso, Burseráceas, revela que linajes de este grupo son altamente especializados en términos del tipo de suelo en el cual crecen, y su diversificación habría sucedido por ocupación de nichos distintos colindantes a un área de distribución original, en un probable ejemplo de especiación Parapátrica (**Recuadro 13-6**).

**Tabla 2. Eventos del desarrollo del relieve y los paisajes, que habrían determinado procesos Alopátricos en el territorio peruano**

EVENTOS Capítulos en que se desarrollan	INFLUENCIA COMO GENERATRIZ DE PROCESOS ALOPÁTRICOS EN LA FLORA Y FAUNA
<b>LEVANTAMIENTO DE LA CORDILLERA DE LOS ANDES</b> Cap. 4	Separación o pérdida de conectividad de poblaciones de organismos situadas en el ámbito de influencia del levantamiento de los Andes
<b>LEVANTAMIENTO DE ARCOS GEOLÓGICOS (ejm. Iquitos, Fitzcarrald)</b> Cap. 4	Separación de Cuencas Hidrográficas anteriormente integradas, y disminución en la conectividad de poblaciones y comunidades de seres vivos. Impedimento en la dispersión de organismos acuáticos y otros asociados a ellos
<b>INCURSIONES MARINAS (Sistema Acuático Pebas de la Amazonía peruana)</b> Cap. 4	Porciones de tierra firme quedan separadas por medios acuáticos salinos, acarreado una pérdida de la conectividad entre poblaciones
<b>EXPANSIÓN DE ARIDEZ (ejm. Desierto costero del Centro-Sur del Perú)</b> Cap. 4 / 5 (bajo Teoría de los Refugios del Pleistoceno)	Retracción de la vegetación húmeda hacia fragmentos desagregados, entre los cuales las poblaciones pierden conectividad
<b>EPISODIOS GLACIARES, DE FRÍO INTENSO</b> Cap. 5 (bajo Teoría de los Refugios del Pleistoceno)	Retracción de la vegetación hacia zonas más bajas en altitud, más abrigadas o más protegidas, con la consecuente formación de fragmentos cuyas poblaciones pierden conectividad

## Recuadro 2

### EXTINCIÓN

El planeta ha estado sometido a eventos catastróficos de diferente índole desde su formación, y varios de ellos, a lo largo del tiempo, han golpeado y arrasado sus ambientes naturales, acuáticos y terrestres. A raíz de éstos, muchos linajes han quedado trancos, pero también se han abierto posibilidades para la expansión de otros y sus descendientes. Algunos autores, basados en el análisis del registro fósil, han sugerido que la Biota del planeta, intrínsecamente, atraviesa por largos ciclos de diversificación, seguidos de subsecuente extinción a lo largo del Tiempo Geológico (Rohde y Muller, 2005). En las siguientes líneas comentamos los eventos de extinción global de mayor calibre, ocurridos a partir de la Era Paleozoica, unos 570 Ma. Las extinciones de linajes ocasionadas por eventos Geológicos y climáticos de gran escala han dejado huellas que son posibles de interpretar. Otros impactos, de naturaleza Biológica, como la irrupción de enfermedades o Patógenos, son más difíciles de trazar. El **Recuadro 13-14** desarrolla un ejemplo de interés en esa perspectiva.

#### Paleozoico (570-245 Ma)

Hace unos 245 Ma, en las postrimerías del Paleozoico, Período Pérmico, habría ocurrido el más profundo de los eventos de extinción en masa experimentados en la tierra. Fue antecedido por dos eventos de extinción masiva previos, uno 500 Ma, en el Período Ordovícico, que habría erradicado la mitad de las familias de Fauna

del globo, y otro en el Devónico, 345 Ma, que habría aniquilado un 40% de éstas (Bowring *et al.*, 1998; Benton y Twitchett, 2003).

La masiva extinción del Pérmico afectó a los principales grupos de animales existentes, y los habitantes del mar; se calcula que entre el 80-96% de las especies marinas se extinguieron durante este episodio; el proceso de recuperación de la vida luego de este arrasamiento habría sido particularmente lento (Benton y Twitchett, 2003; Sahney y Benton, 2008). La extinción habría barrido definitivamente todos los linajes existentes de Trilobites, Artrópodos ancestrales que pululaban en el suelo Oceánico, y habían sobrevivido a aniquilaciones anteriores. Pese a su dimensión mayúscula, parece haber impactado en menor medida a las plantas, muchos de cuyos grupos subsistieron y se diversificaron a lo largo de los momentos siguientes.

Una hipótesis sugiere que la extinción de las postrimerías del Pérmico fue causada por la activación de un foco volcánico en una enorme extensión de Siberia. A consecuencia de las fumarolas producidas, se habría desencadenado una drástica elevación en el porcentaje de CO<sub>2</sub> atmosférico, y una elevación global de la temperatura en más de 10°C, con impacto devastador en los medios marinos, que habrían quedado dramáticamente enrarecidos en su cantidad de Oxígeno. El Magma habría combustionado Carbón mineral pre-existente en esas zonas, liberando Metano, exacerbando aun más la elevación de la temperatura atmosférica. Lo descrito habría gatillado un Cambio Climático Global, aumentando la aridez. El clima frío que había caracterizado al Paleozoico habría sido abruptamente sustituido por uno caluroso en extremo, cambiando las condiciones Ecológicas en el mar y la superficie terrestre (Campbell *et al.*, 1992; Wignall y Twitchett, 1996; Knoll *et al.*, 1996; Benton y Twitchett, 2003; Zhong *et al.*, 2006).

### **Frontera Meso-Cenozoico (65 Ma)**

Es hace unos 65 Ma que se produce el evento de extinción masiva más ampliamente conocido, acaecido en las postrimerías del Mesozoico, en el límite Cretáceo-Terciario, también conocido como **Frontera K / T**. Resultó en la desaparición de un altísimo porcentaje de las especies de seres vivientes de los ambientes terrestres, cercano al 50% del total (Alvarez *et al.*, 1980). Grupos conspicuos de Fauna, sobre todo los Dinosaurios, con todo su variado despliegue, fueron extinguidos; el evento habría afectado en mayor medida a organismos de zonas Tropicales del planeta (Keller, 2001; Brusatte *et al.*, 2012). La Flora mostró

un pulso de extinción y cambio en su composición, menos dramático, pero también de escala global. El impacto en las zonas tropicales fue mayor. Se estima que en el Neotrópico, 75% de las especies de plantas se extinguió como consecuencia de este evento, en contraposición a 30% de la Flora norteamericana (Jaramillo, 2012). Posteriormente al arrasamiento, se hicieron gradualmente disponibles ambientes para una creciente Fauna de Mamíferos, cuya Diversificación se extendería hasta el momento actual.

No hay un consenso sobre la génesis de este episodio (Keller *et al.*, 2009). La interpretación más aceptada es que fue resultado del impacto de un asteroide de unos 10 Km de diámetro, o tal vez una lluvia de ellos. La nube de polvo y material eyectados desde los puntos de choque habrían oscurecido la atmósfera por un período de varios años, obstaculizando la fotosíntesis y marcando el inicio de un invierno global. Una finísima capa de Iridio, raro elemento casi exclusivamente contenido en meteoritos y escasamente presente en la tierra, tapiza los sedimentos de la frontera K / T; el grosor de esta capa aumenta en dirección al Caribe. Adicionalmente, hay huellas de un cráter de unos 250 Km de diámetro, cuya topografía y cronología coinciden con los eventos, cercano al área de la localidad de Chicxulub, de la actual Península de Yucatán, México; éste ha sido atribuido al impacto mencionado (Álvarez *et al.*, 1980; Hut *et al.*, 1987).

Otro explicativo sugiere que una o varias explosiones volcánicas de gran envergadura, cuyas erupciones habrían lanzado cenizas a la atmósfera en cantidades masivas, habrían sido la causa de la catástrofe descrita, fatal para los seres vivientes. Es posible, inclusive, que ambos eventos catastróficos se combinaran al azar en ese momento del tiempo (Brusatte *et al.*, 2012).

### **Cenozoico: Eoceno**

Alrededor de 37-34 Ma, en el intervalo Eoceno-Oligoceno, otro episodio de extinción, de menor escala, parece haber afectado de modo especial las latitudes Septentrionales del globo (Taberlet y Cheddadi, 2002). Se habría originado en un ciclo de expansión de los casquetes polares y el frío asociado, con génesis posible en la separación Suramérica-Antártica, como se recapitula en el **Recuadro 11**, aunque algunos autores lo asocian también al impacto de un meteorito que se habría precipitado en el área de la actual bahía de Chesapeake, al Norte de Estados Unidos. Habría afectado a la Fauna terrestre, sobre todo la de Mamíferos; en menor proporción a la Flora; ha sido consistentemente documentado en los

territorios del hemisferio Norte. La mayor parte de los Géneros y grandes grupos de plantas superiores sobrevivieron, al igual que muchos Mamíferos; no obstante, muchas especies desaparecieron. Las huellas de esta extinción sugieren que tal vez no habría sido ocasionada por un evento único, sino por varios pulsos sucesivos de Cambios Climáticos (Graham, 2011).

### Presente

Varios autores han hecho notar que el arrasamiento de especies y ambientes llevado a cabo por la especie humana, y particularmente la alteración de entornos naturales desde la Revolución Industrial en la segunda mitad de los 1800s, actualmente exacerbado en las zonas Tropicales, tiene una dimensión comparable a la masiva extinción de la frontera Meso-Cenozoico, hace 65 Ma, que extinguió a los Dinosaurios y muchos otros linajes de seres vivos (Raven, 1984).

Dado que existen ambientes Tropicales sobre los cuales nuestro conocimiento es muy escaso, y esta es una realidad en países como el Perú, tal como se desprende del **Recuadro 5**, la magnitud de esta hecatombe es difícil de calcular. Se ha observado que la culminación de esta mayúscula destrucción se está produciendo en el lapso equivalente a la vida de un solo ser humano, y nos priva de la posibilidad de estudiar y utilizar para bien de la humanidad, muchas de las especies erradicadas en este irreversible proceso (Smith *et al.*, 1993; Pimm y Raven, 2000).



## Diversificación en la perspectiva del desarrollo de los linajes

### Anagénesis

Se conoce con este término al cambio dentro de una misma línea evolutiva, conducente a la formación de una nueva especie, a lo largo de un proceso paulatino en el tiempo.

Por ejemplo, en el escenario de un archipiélago, este proceso podría iniciarse vía el ingreso de una especie migrante colonizadora hacia un nuevo ambiente. Los cambios adaptativos resultantes de este ingreso a nuevas condiciones, podrían generar una especie derivada con el paso del tiempo (Whittaker *et al.*, 2008).

### Cladogénesis o Radiación Evolutiva

En contraposición a la Anagénesis, que afecta el devenir de una sola línea evolutiva en el tiempo, el concepto de Radiación Evolutiva, o **Cladogénesis**, se refiere a la ramificación profusa de un linaje produciendo un conjunto de Taxones derivados en un momento del tiempo. Ciclos o pulsos de Radiación Evolutiva son frecuentemente encontrados cuando se estudia la marcha cronológica de los linajes de seres vivos (Wilson, 1961; Erwin, 1985; Richardson *et al.*, 2001; Davies, 2005). Hay evidencias de este proceso, en plantas y animales, en determinados lapsos. Un ejemplo es el horizonte correspondiente a las postrimerías del Cretáceo, unos 65 Ma, en que varios grupos ancestrales de Aves, Insectos y Plantas con Flores habrían proliferado (Futuyma, 1986; Judd, 1999; Davies *et al.*, 2004; Friis *et al.*, 2005; Whitfield y Lockhart, 2007).

En el escenario de la zona Andina, el levantamiento de la cordillera, que originó espacios nuevos, con condiciones Ecológicas diversas, habría promovido Cladogénesis en grupos de organismos adaptables a las alturas montañosas. Estudios realizados en los arbustos pertenecientes al grupo del Tarwi, *Lupinus* (Hughes y Eastwood,

2006), las plantas-roseta de *Espeletia* (Monasterio y Sarmiento, 1991) y Aves como los Picaflones (Kay *et al.*, 2005), sugieren que, en escalas de tiempo relativamente cortas, procesos de Cladogénesis habrían generado la enorme diversidad de estos linajes, y el alto contenido de especies únicas existentes en el relieve de los Andes. Un ejemplo en ese sentido se muestra en el **Recuadro 13-2**.

### **Conceptos de Biogeografía de las Islas y su relevancia en el contexto de la Diversificación de los organismos vivientes**

La Teoría Biogeográfica de las Islas, o **Teoría de las Islas**, consolidó muchos de sus postulados a raíz de estudios clásicos desarrollados en la década de 1960, enfocados en la diversidad de especies de plantas y animales en archipiélagos, y la relación entre ésta y tres variables principales, la migración, la especiación y la extinción (MacArthur y Wilson, 1967).

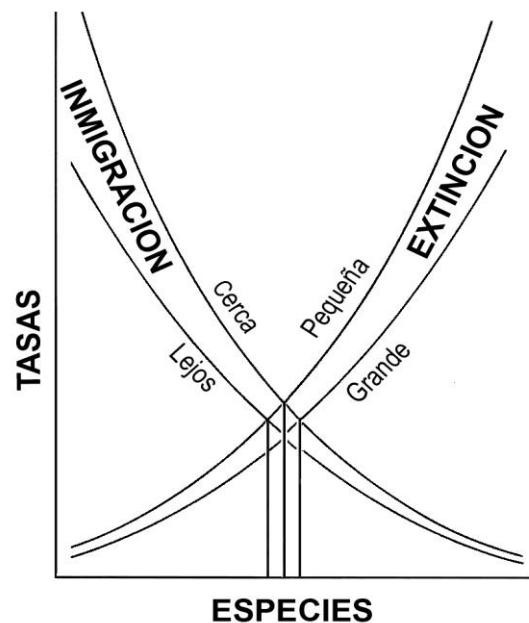
Las ideas desarrolladas a partir de estos estudios han sido muy influyentes en la investigación de los procesos de Diversificación y Radiación Evolutiva. También, en otros campos de interés actual de la Ecología, como la conservación de los Bosques en un escenario de destrucción y alteración producida por el hombre, que los transforma en fragmentos, similares a las islas de un archipiélago.

En los conjuntos de islas hay flujos de migración de especies que arriban procedentes del continente, aunados a procesos de diferenciación y especiación de éstas. Adicionalmente, eventos de extinción, todos enmarcados por el aislamiento propio de la condición insular.

Algunos postulados de la Teoría predicen, por ejemplo, que en los archipiélagos hay una relación positiva entre el tamaño de cada isla, su cercanía al continente, y el número de especies que arriban a esa isla por inmigración. A mayor tamaño de la isla, y mayor cercanía al continente, el número de inmigrantes será mayor, y viceversa. Asimismo, las Tasas de extinción tienen una tendencia inversa a la mencionada, como se muestra en la **Figura 1** (pg. 51).

Un postulado central indica que el número de especies existentes en una isla, o en una comunidad Biótica cuyos límites son precisables, puede estimarse para cualquier momento del tiempo. Éste resulta de la sumatoria de las especies previamente presentes, más el aporte de las migrantes que arribaron de otros lugares, más las que se formaron allí por procesos de especiación. A ese conjunto, que representa el balance positivo, debe sustraérsele el número de extinciones ocurridas, con lo cual se obtiene el total de las especies presentes.

Posteriormente, algunos autores han aportado refinamientos a las ideas mencionadas, enfatizando la edad de la isla como un factor de influencia en la Diversidad de especies (Whittaker *et al.* 2008). Un desarrollo adicional está representado por la **Teoría Neutral Unificada de Biodiversidad y Biogeografía** (Hubbell, 1986, 1997, 2001).



**Figura 1.** Visualización de conceptos de la Teoría de las Islas: relaciones entre las Tasas de Inmigración y Extinción en islas de tamaños diferentes y a distintas distancias de tierra firme. Islas más grandes o más cercanas al continente muestran una Tasa de Inmigración mayor. También, la Tasa de Extinción es menor en ellas.

### Recuadro 3

#### COEVOLUCIÓN

El concepto de **Coevolución** alude al ajuste de la Morfología y funcionamiento, que se desarrolla entre una especie y su aliada, por ejemplo una planta y un animal asociado, o un grupo de éstos, cuyo vínculo de interdependencia se profundiza a lo largo del Tiempo Evolutivo. Un aspecto central en este proceso, es la presión ejercida por la Selección Natural, que actuaría reforzando la interdependencia entre las plantas y animales involucrados.

La **Selección Sexual** es la que atañe no a la lucha de los organismos por el mantenimiento de su integridad, sino aquella en el plano de la consecución de pareja. Deviene en el éxito o fracaso reproductivo, y por lo tanto, deja una huella en la marcha de la Genética de las poblaciones. La Selección Sexual constituye un espacio en el cual se encuentran numerosos ejemplos vinculados a la Coevolución.

Dos coyunturas críticas para la exitosa reproducción de las plantas, la **Polinización** o acarreo del polen desde las anteras de una flor hasta el estigma de otra, y la **Dispersión** o traslado de los frutos y semillas, son ejemplos de circunstancias que podrían devenir en alianzas Coevolutivas con el concurso de un animal vector. El marco conceptual de la Coevolución nos ayuda a comprender los mecanismos influyentes en la Diversificación de muchos grupos de organismos. Se ha hecho notar que hay vasta evidencia en el sentido que grupos funcionales de Polinizadores ejercen presiones selectivas reales sobre los caracteres florales (Fenster *et al.*, 2004; Givinish, 2010).

Aun así, el concepto ha sido motivo de reevaluación, en particular, en el terreno de los llamados **Síndromes de Polinización**. Éstos son casos bastante definidos de Morfologías de plantas y vectores que se corresponden, y fueron reconocidos y fuertemente enfatizados en algunas publicaciones seminales en esta temática como expresión de vínculos de nivel muy específico; algunos de ellos se exponen líneas abajo. Aunque el avance de la investigación ha ido reflejando que los Síndromes no necesariamente representan alianzas imprescindibles, o predecibles entre una especie y su exclusivo par aliado, hay evidencias de que son reales a

nivel de grupos de especies que interactúan regularmente. En ese sentido, se entiende la posibilidad de una “Coevolución difusa” que se ajustaría más a lo que en realidad ocurre en los ambientes naturales (Murcia, 2003).

### **Coevolución de Morfologías especiales**

Las plantas habrían precisado muchas veces, mediante procesos Coevolutivos, adecuar su morfología y el funcionamiento de sus estructuras reproductivas, las flores, de manera muy sofisticada, para afianzar una relación de alianza con un vector específico, o un grupo de ellos, de modo que ellas ejecuten la Polinización, y de esta manera aseguren la fecundación y la perpetuación de la especie. Diferentes tipos de animales, dentro de ellos Escarabajos, Abejas, Abejorros, Moscas, Mariposas, Aves, e incluso Mamíferos, como pequeños Roedores, Zarigüeyas y Murciélagos, participan como vectores en el contexto de ese proceso. Cumplen con su misión atraídos por conjuntos de mecanismos de orientación y recompensa consolidados por la planta. Se observan fragancias especiales, atractivos para algunos desde puntos lejanos, cuando la flor no es aun visualizada; colores vistosos, comunes en las corolas, que actúan como banderolas, y deben encontrarse dentro del espectro cromático de visión del animal vector; finalmente, la producción de néctar, recompensa alimenticia exudada desde glándulas especiales, **Nectarios**, ubicadas al interior de la corola de las flores.

La Selección Sexual puede ejercer presión hacia especificidad en Polinizadores diferentes, y hacia el aislamiento reproductivo. Estudios experimentales con la herbácea *Aquilegia*, una Ranunculácea, muestran cómo, cambiando la posición de sus tubos nectaríferos (que son espolones, como los observables en las flores de nuestro Mastuerzo, *Tropaeolum*) desde pendulares, posición asociada a la visita de Lepidópteros, hasta erectos, postura propia de la polinización por Picaflores, el número de visitas de los primeros Polinizadores disminuye notoriamente. Este tipo de selección puede haber constituido una fuerza rectora de cambios Morfológicos, especialización en nichos distintos, y Especiación (Fulton y Hodges, 1999; Givinish, 2010).

La flor nacional del Perú, la Cantuta, *Cantua buxifolia*, es un arbusto con bellas flores de buen tamaño, a menudos rojas o moradas. Estas se caracterizan por su posición péndula, y su corola con forma de tubo, con las anteras y parte del pistilo sobresalientes del nivel de la corola. Las características florales de esta planta sugieren un Síndrome de Polinización asociado a Picaflores. Éstos pueden sostenerse en vuelo para ejecutar la Polinización de las flores que se hallan en posición pendular. Las anteras, sobresalientes de la corola, facilitarían la

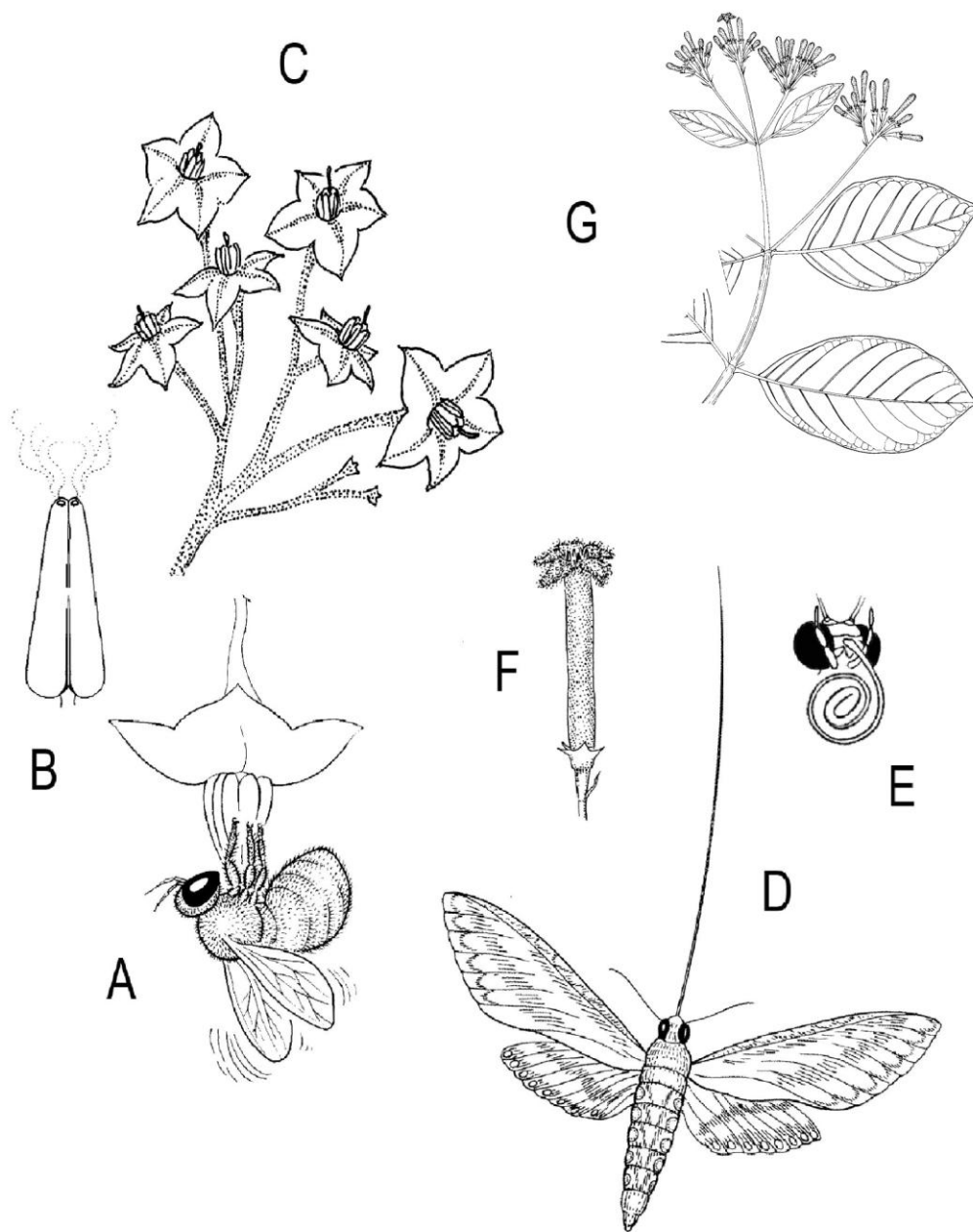
impregnación de polen en la cabeza del vector (Faegri y Van der Pijl, 1979; Bertin, 1989). Incidentalmente, la observación de estas flores asociadas a Colibríes ha sido frecuentemente plasmada en la cerámica y textiles de las culturas precolombinas del Ande peruano.

Otros contextos Coevolutivos son frecuentes en las Plantas con Flores, relacionados a adaptaciones conducentes a la Exogamia. Para este fin, ellas pueden consolidar barreras ante la fecundación con polen cercano o emparentado.

La **Heterostilia** es una condición en la cual existen tipos de flores sutilmente diferentes, llamados **Morfos florales**, dentro de la misma especie. Se le ha asociado frecuentemente a procesos de Coevolución, en el sentido de promover la fecundación entre individuos distantes, y por Polinizadores diferentes. Bajo esta estrategia, la planta produce algunas flores con estilo largo y estambres cortos, ubicados al fondo de la corola, debajo del nivel del estigma; también otras, con estilos cortos y estambres largos, que sobresalen del nivel del estigma. De esta manera puede comprometer a dos o más especies de insectos para realizar la Polinización. Una mariposa, por ejemplo, se encarga de la Polinización de las flores con estilos largos y anteras cortas, insertando su larga proboscis en la corola, y Polinizando el estigma que está alejado de las anteras; otro insecto, como una abeja, que no posee un órgano succionador largo, Poliniza la flores con anteras largas y estilos más cortos (Barth, 1985). Hay variados ejemplos de especies forestales nativas del Perú que presentan Heterostilia; uno de ellos es el árbol de Laurel o Añayo Caspi, *Cordia alliodora* (Boshier y Lamb, 1997).

### **Coevolución expresada en comportamientos especiales**

Del mismo modo, comportamientos especiales podrían haber sido alcanzados por algunos animales vectores a lo largo de alianzas y bajo la presión de Selección Adaptativa. En los arbolitos de Mutuy, la Leguminosa *Senna*, las anteras se abren por poros en los extremos. El grupo de abejas que son vectores de polinización en ese caso, han desarrollado un comportamiento especial; se aferran a los estambres y zumban, ocasionando una vibración que ocasiona la salida del polen. El insecto vector queda cubierto por éste, y lo transporta en su búsqueda de néctar (Barth, 1995). Una morfología y comportamiento asociado similar ocurren en las especies del vasto Género *Solanum*, al que pertenece la Papa o Patata, *Solanum tuberosum*, como se observa en la **Figura 2** (pg. 55).



**Figura 2. Coevolución** de insectos y sus plantas asociadas. (A). Mediante su zumbido, un Abejorro hace salir el polen de las anteras (B) de una planta de *Solanum* (C); éste impregna su cuerpo, haciendo posible la Polinización. (D). Lepidópteros de la Familia Noctuidae poseen una larga Proboscis que llevan enrollada (E) y despliegan para tomar el néctar de flores que tienen corola en forma de tubo largo, polinizándolas. Corolas de ese tipo (F) son frecuentes en la Familia Rubiáceas, a la que pertenece el árbol Nacional del Perú, *Cinchona officinalis* (G).

A y D basados en Barth, 1985.





## **2. MÉTODOS PARA EL ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA EN EL TIEMPO**



## **REVELANDO CUÁLES SON REALMENTE LAS ESPECIES, Y CUÁL ES EL GRADO DE PARENTESCO ENTRE ELLAS**

Nuestra comprensión de aspectos importantes de la Diversidad Biológica descansa en una correcta delimitación de sus unidades Taxonómicas, tales como las especies. De nuestro entendimiento de ellas se derivan, por ejemplo, la priorización de áreas para la conservación, y las modalidades de intervención o manejo de los ambientes naturales.

Actualmente, herramientas moleculares son empleadas para aclarar las relaciones de parentesco entre las especies; ellas permite entender la Evolución de determinadas características a través del tiempo; también, la direccionalidad de los cambios. Nos permiten aclarar, por ejemplo, si determinados tipos de tubérculos han evolucionado desde ciertos tipos de raíces. Cuestiones como éstas pueden conducir a respuestas con valor aplicativo en campos como el mejoramiento de los cultivos agrícolas.

Adicionalmente, son también puntos de análisis importantes el contexto temporal de las variaciones sucedidas, y su posible irreversibilidad. Una pregunta que puede ejemplificar lo último, es la que atañe a si muchas o pocas especies propias de los Bosques húmedos Tropicales de llanura habrían evolucionado desde ancestros de zonas frías.

## **Variación en las características de una especie, y herramientas para precisar su delimitación**

En la Morfología de las poblaciones de una especie dada, hay siempre presente cierta variabilidad en los caracteres, o **Variación Natural**. Ello representa una dificultad para la delimitación de las especies; el nivel de variación propio de cada una debe ser analizado y determinado. La variación se extiende al nivel Genético, involucrando la de los caracteres moleculares.

Una de las preguntas siempre presentes para quienes trabajan en el terreno de la Taxonomía Alfa, es en qué medida las diferencias Morfológicas reflejan la realidad de aislamiento reproductivo de las entidades reconocidas como especies. Para resolver este dilema, quienes profundizan esta temática recurren a varios criterios y herramientas.

### **Gradientes de variación Morfológica**

Con la finalidad de evidenciar las gradientes de variación de una especie, son útiles las observaciones y muestreos reiterados de los mismos individuos en sus ambientes naturales. En el caso de plantas, se hace preciso extenderlos a diferentes momentos del año, diferentes niveles del follaje, y diferentes lapsos de la formación de algunas estructuras, para producir muestrarios de la variación intraindividual y poblacional posible en una especie. A este tipo de colecciones se les conoce con el nombre de **Colecciones Élite**. Hacen posible interpretar apropiadamente la identidad de especímenes que se aprecian morfológicamente divergentes, pero que en realidad pueden pertenecer a la misma especie; permiten distinguir la variación debida a la plasticidad Fenotípica, que no nos sirve para la delimitación de las especies, de aquella que refleja reales diferencias Genotípicas, y es por ello valiosa para establecer sus límites.

## **Fenología y Biología Reproductiva**

La modalidad clásica de estudio de la fecundación entre plantas se desarrolla mediante experimentos de cruzamiento, en los cuales se coloca, de manera controlada, polen procedente de las anteras de una flor en el estigma de otra, manteniendo esta última aislada, para analizar si se produce fecundación y si ésta es viable.

No obstante, el estudio de la **Fenología** o periodicidad en la formación de las estructuras vegetales también hace posible la delimitación de poblaciones interfecundas. Mediante la observación directa de eventos Fenológicos en los ambientes naturales, se puede documentar la existencia de poblaciones en las cuales hay fuertes indicios de interfecundidad, como por ejemplo la aparición sincrónica de flores, su apertura al unísono, y la presencia concordada de Polinizadores activos.

Adicionalmente, la interfecundidad es verificable por medio del estudio de los vectores de Polinización, de la presencia de polen impregnado en partes específicas del cuerpo de ellos, de la efectividad de éste al tomar contacto con el estigma, y de la capacidad para la producción de semillas viables.

### **Líneas adicionales de evidencia: Corología, Anatomía, Ontogénesis, Citogenética, Palinología; el trabajo de Revisión Monográfica**

El análisis de la distribución Geográfica de los organismos vivientes, o **Corología**, puede constituir un criterio robusto para aclarar los límites posibles, Ecológicos y Morfológicos, de las especies. Los patrones de variación a lo largo de los rangos de ocurrencia de éstas, reflejando coherencia en determinados espacios, permiten muchas veces su circunscripción.

Técnicas como la **Anatomía**, así como el estudio de la **Ontogénesis** o desarrollo desde los primordios y estructuras embrionarias, proporcionan luces sobre la **Homología** de determinados caracteres,

tema central que desarrollaremos en los párrafos siguientes. Los estudios de **Citogenética**, que se enfocan en los Cromosomas, su número y particularidades, y la **Palinología** o estudio del **Polen**, cuyos patrones de ornamentación suelen ser consistentes (**Figura 4**), ayudan a reflejar los límites de los grupos Taxonómicos.

Aparte de herramientas como las mencionadas en las líneas anteriores, actualmente se utilizan técnicas moleculares que permiten analizar porciones del Genoma, con la finalidad de evidenciar las afinidades y relaciones existentes entre diferentes linajes de organismos, que se reflejan en la similitud de su ADN.

Los Taxónomos reevalúan y actualizan de manera continua la apropiada delimitación de las especies y de los Taxones al interior de un linaje dado, y la propiedad de su nomenclatura. Este trabajo es conocido como **Revisión Monográfica**.

## Herramientas de análisis del parentesco entre especies y linajes

### Criterio de Homología

Para revelar la afinidad verdadera entre diferentes especies o Taxones que muestran características en común, es crítico el análisis de los **Caracteres** llamados **Homólogos**. Ellos son los *verdaderamente comparables*, en el sentido de tener una naturaleza similar por su origen y estructura (Kaplan, 1984).

Por ejemplo, podríamos referirnos a dos formaciones presentes en algunas plantas y superficialmente muy parecidas, espinas y aguijones. La aparente similitud de éstas podría conducirnos a conclusiones erradas sobre su relación. Una espina y un aguijón pueden tener un aspecto muy similar en el sentido de ser ambas aguzadas, y brotar de las superficies de las plantas, inclusive de puntos más o menos semejantes. Sin embargo, en un sentido más profundo, hay una diferencia sustancial entre una y otra; la espina es una formación de origen *Xilemático*, es decir originada en el leño, en tanto que el aguijón es una estructura de origen *Floemático*, originada en la corteza. En la

perspectiva de su Homología, una espina es en realidad más similar u Homóloga con una rama que con un aguijón, pese a que superficialmente se parece más al segundo. En esa misma perspectiva, un aguijón es más comparable a cualquier otra formación Floemática, por ejemplo una placa de Corteza. Evidentemente, son las técnicas de estudio progresivamente más profundas, las que permiten aclarar la existencia o ausencia de Homología entre determinadas formas.

Un segundo ejemplo puede estar conformado por flores que tienen una sola envoltura o verticilo: solamente tépalos, en vez de un verticilo de sépalos (cáliz) y otro de pétalos (corola). En los albores de los sistemas de clasificación de las plantas, la envoltura floral única fue fuente de mucha confusión, aclarada con el paso del tiempo, sobre todo con el advenimiento de las técnicas de Anatomía Vegetal. La envoltura floral única, conformada por tépalos, podría interpretarse como Homóloga en todos los casos. No obstante, la presencia de un verticilo de tépalos puede proceder de génesis distintas; en algunas especies puede resultar de la reducción del cáliz, por lo que la envoltura remanente, desarrollada, sería de naturaleza petaloide, o en un caso totalmente contrario, de la reducción de la corola, de lo cual el verticilo sería de naturaleza sepaloide. Los estudios de Anatomía floral, basados en la disección transversal fina de la flor, pueden revelarnos trazas de conductos vasculares rudimentarizados de alguno de los verticilos, y contribuir a aclarar la verdadera situación en un caso como el descrito (Yamazaki, 1988).

Mencionamos como ilustrativo, también, el ejemplo de las extremidades presentes en los animales vertebrados, que son Homólogas; el brazo de un ser humano o miembro anterior de un Mamífero, el ala de un Ave, y la aleta lateral de un Pez. Todas ellas, desde el punto de vista de su Ontogénesis u origen, de su modelo de construcción básico y de su función, son estructuras Homólogas, es decir verdaderamente comparables.

## Filogenética

### Homología en la perspectiva Filogenética; cómo los Caracteres Morfológicos pueden emplearse para inferir la Evolución en los linajes de seres vivos

El concepto de Homología ha sido refinado, colocándolo en una perspectiva Evolutiva, empleando métodos de estudio **Filogenéticos**. Utilizando el ejemplo de las espinas relatado líneas arriba, es claro que las espinas pareadas presentes en los Géneros *Acacia* y *Machaerium* de la Familia Leguminosas son Homólogas, en tanto son Morfológica y Anatómicamente similares a Estípulas lignificadas. Tales espinas, en ese contexto, son referidas como una **Homología Primaria**. No obstante, *Acacia* es miembro de la Subfamilia de las Mimosoídeas, y no está cercanamente relacionado a *Machaerium*, que pertenece a las Papilionoídeas. El conocimiento de la Filogenia de las Leguminosas nos hace comprender que las espinas de *Acacia* y *Machaerium* han resultado de evoluciones independientes, ocurridas más de una vez. Este fenómeno se conoce con el nombre de **Homoplasia**. En contraste, un atributo como el característico fruto Legumbre, el cual es propio de esta Familia, es Morfológicamente similar en todos los casos, y constituye también una Homología Primaria. Dado que ese tipo de fruto es compartido por las Leguminosas en su conjunto, puede inferirse, adicionalmente, que debe haberse originado una sola vez, simultáneamente al origen de la Familia; esto es conocido como una **Sinapomorfia**, un carácter que define a una Familia, o a un Taxon dado, en la perspectiva Filogenética.

### Cladística

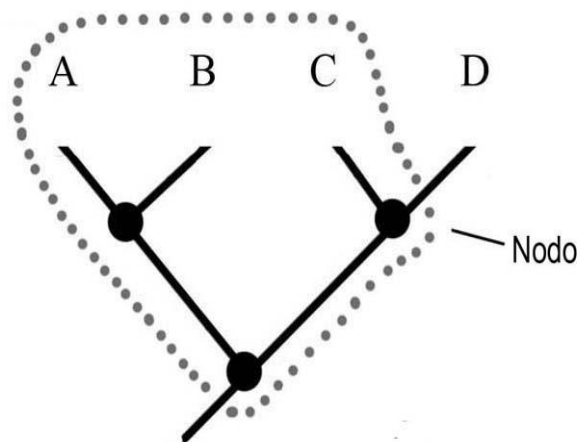
La ponderación de Caracteres bajo esa visión Filogenética llevó al desarrollo de una escuela de pensamiento llamada **Cladística**, que se ha extendido en uso a partir de la década de 1980, para interpretar y estimar las relaciones Evolutivas y la afinidad entre organismos y linajes de éstos.

El **Análisis Cladístico** examina series de Caracteres, enfocándose en Taxones en su totalidad, como todas las especies de un Género, o todos los Géneros de una Familia. Los Caracteres que demuestran ser Morfológicamente idénticos en estructura, posición y origen



Anatómico, son considerados Homólogos Primarios. Se trabajan simultáneamente todos los Caracteres posibles; en el caso de plantas, caracteres de las hojas, flores, frutos, etc.

La concordancia de todos los Caracteres en la definición de los mismos grupos o subgrupos Taxonómicos haría el análisis sencillo, pero la presencia de Homoplasia, que actúa como una interferencia al momento de efectuarlo, hace que esto no sea así. Para salvar esa dificultad, el Análisis Cladístico se vale del criterio de **Parsimonia**, cuyo objetivo es la reducción, al mínimo posible, del número de Homologías que representen Homoplasias. Procedimentalmente, esto significa minimizar el número de cambios de caracteres que van surgiendo en el **Árbol Filogenético** resultante, es decir el número de “pasos” en la construcción de éste.



**Figura 3. Árbol Filogenético.** Los Taxones están representados por las letras A, B, C y D. Solamente los grupos Monofiléticos son aceptables en la perspectiva Taxonómica Filogenética. El grupo dentro del punteado no lo es, dado que no incluye a todos los descendientes de un ancestro común; es Parafilético. Muchos grupos Taxonómicos tradicionalmente aceptados, como por ejemplo los Reptiles, son insostenibles en esta perspectiva.

Un **Árbol Filogenético** (Figura 3, pg. 65) es una representación gráfica que muestra las relaciones evolutivas entre todos los Taxones que conforman un linaje dado. Está basado en la existencia o no de Caracteres Morfológicos o Genéticos comunes entre ellos, que expresan su parentesco, y son representados por **Nodos**. Adicionalmente, la representación contiene las Ramas que se desprenden desde cada Nudo. Los Taxones que quedan agrupados en un Árbol Filogenético dado, representan a los descendientes de un ancestro común (Arbedo, 1999).

Utilizando algunas fuentes de datación, como el registro Fósil, puede integrarse al análisis la cronología de presencia o ausencia de caracteres, haciendo posible en algunos casos la calibración de la Filogenia en el tiempo (Donoghue y Benton, 2007).

Dado el número de Taxones y caracteres posibles de analizar, el manejo de los datos involucrados se hace complejo, y usualmente requiere de programas computacionales específicos, varios de los cuales se hallan actualmente disponibles. El Análisis Cladístico permite revelar, en muchos casos, los grupos Monofiléticos, definidos por Sinapomorfias.

### **Uso de secuencias de ADN para inferir Filogenias; Homología en el contexto molecular**

El empleo de secuencias de ADN ha traído consigo una verdadera revolución en el estudio de las relaciones evolutivas entre organismos. Antes de exponer cómo son empleadas para inferir Filogenias, es preciso examinar brevemente la estructura misma del ADN, y cómo se encuentra alojado en las células de plantas y animales.

El **Genoma** contiene el código Genético completo de un organismo dado. Su mayor parte se encuentra ubicada en el **Genoma Nuclear**, al interior del Núcleo de la célula, y en éste, se halla organizado en **Cromosomas**, cada uno de los cuales contiene determinados Genes en particular; los seres humanos poseemos 23 pares de Cromosomas, una copia de éstos procedente de la madre, y otra del padre; a esta condición se le conoce como **Diploide**.

El Genoma está conformado por **Ácido Desoxirribonucleico** o **ADN**, molécula con el aspecto de un hilo, y dispuesta en espiral o hélice, a la manera de un resorte, en una estructura doble *-la Doble Hélice-*. La molécula de ADN es la generatriz de todas las instrucciones Bioquímicas necesarias para construir un ser vivo, comandar su desarrollo, funcionamiento y herencia. Está formada por series de **Nucleótidos**, que son combinaciones de azúcar, fosfato y una de cuatro **Bases de Nitrógeno**, conocidas simplemente como **Bases**, usualmente abreviadas por sus iniciales, "A", Adenina, "C", Citocina, "G", Guanina y "T", Timina, éstas siempre dispuestas en pares, Adenina-Timina y Citosina-Guanina, también llamados **Pares de Bases** (pb). Los últimos suelen cuantificarse por miles, con un millar de ellos expresado como 1 Kpb.

Tanto en las plantas como los animales la mayor parte del ADN se encuentra en el **Genoma Nuclear**. No obstante, existen Genomas adicionales, más pequeños, que no se encuentran en Cromosomas, sino en dos de los Organelos de la Célula, específicamente en los **Mitocondrios** y los **Cloroplastos**. Se hallan organizados como una molécula circular y cerrada al interior de éstos. Son transmitidos únicamente por la madre; por tratarse de Genomas con una copia única se les conoce como **Haploides**.

Plantas y animales poseen **Genoma Mitocondrial** (ADNmt). Éste contiene los Genes que codifican la producción de proteínas asociadas a la generación de energía. En los vertebrados, el ADNmt es una molécula de ADN con tan solo 16 Kpb; en las plantas vasculares varía entre 160-2,400 Kpb.

Las plantas, además, poseen el pequeño **Genoma del Cloroplasto** (ADNcp), formado por los Genes que codifican la producción de proteínas necesarias para la Fotosíntesis. Este Genoma tiene diferentes tamaños; en las plantas vasculares, fluctúa entre 120-160 Kpb.

El uso de secuencias de ADN en estudios Filogenéticos ha puesto en manos de los especialistas una fuente de Caracteres casi ilimitada. Ello contrasta con el reducido número de Caracteres Morfológicos disponibles para inferir Filogenias.

El fundamento del Análisis Filogenético molecular descansa en comparar la misma región del Genoma de los diferentes Taxones que

se examinan. Por ejemplo, se puede comparar la misma secuencia de ADN en todos los Géneros de la Familia Leguminosas.

Se advierte, sin embargo, una dificultad. Encontrar el mismo Gen en el Genoma Nuclear de diferentes individuos puede ser complicado, dado que en algunos casos éstos se agrupan conformando las llamadas **Familias MultiGenes**. Ellas son juegos de Genes muy similares, con funciones Bioquímicas muy parecidas, formadas en el proceso de duplicación de Genes a lo largo del Tiempo Evolutivo.

Para evitar las complicaciones mencionadas, propias del Genoma Nuclear, la gran mayoría de los estudios de Filogenia en animales se emplean Genes del ADNmt, y en plantas, del ADNcp; en las últimas, adicionalmente, el Genoma de regiones no codificadoras entre Genes. Una ventaja adicional es que tanto el Mitocondrio como el Cloroplasto, a diferencia del Genoma Nuclear que es **Diploide**, tienen Genomas **Haploides**, poseedores de una copia única, la materna; esto es una gran ventaja, pues nos da la certeza de estar comparando el mismo Gen en todos los individuos.

Los Genes pueden amplificarse empleando un proceso llamado **Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR, en inglés)**, y sus secuencias exactas de Nucleótidos en el ADN pueden ser precisadas, revelando el orden que tienen las Bases. De este modo, las correspondientes secuencias de múltiples Taxones, ya resueltas, pueden alinearse, es decir colocarse una al lado de otra, y compararse; dicho procedimiento es conocido como **Alineamiento de Múltiples Secuencias**. Si en la posición de la primera Base de un Gen, varios de ellos tienen una "A", y otros una "T", eso sugiere la existencia de dos grupos, cada uno definido por su correspondiente Base. Así, tanto la "A" y la "T" pueden interpretarse como Homologías Primarias. Sabemos, no obstante, que algunas de las "A" podrían haber evolucionado independientemente, representando Homoplasias, del mismo modo que discutimos líneas arriba para los Caracteres Morfológicos. La resolución de este dilema, si son Homoplasias o Sinapomorfias, puede lograrse mediante un Análisis Filogenético empleando el criterio de Parsimonia, del mismo modo descrito para Caracteres Morfológicos. Dos herramientas adicionales que robustecen este procedimiento son el **Análisis Bayesiano**, que incorpora a éste modelos de las secuencias de ADN en evolución, y el análisis probabilístico.

El Alineamiento de Múltiples Secuencias permite establecer una hipótesis de Homología Primaria, y por ello es crucial para el proceso de inferencia de Filogenias. No obstante, debe considerarse la posibilidad de interferencias por Homoplasia, del mismo modo que cambios ocurridos por Mutación en porciones del Genoma, a lo largo del Tiempo Evolutivo. Adicionalmente, se sabe que con el paso del tiempo, tramos del ADN pueden experimentar cambios por incorporación o pérdida de pequeñas porciones, es decir Inserciones o supresiones, las últimas también conocidas como **Deleciones**. Estos cambios son especialmente frecuentes en el ADN de regiones no codificadoras entre Genes, bastante en uso para estudios de linajes de plantas a nivel de especies. Todas estas dificultades hacen que el Alineamiento de Múltiples Secuencias y su interpretación pueda volverse complicado, y verse influenciado por la subjetividad.

Actualmente, el Jardín Botánico de Kew, Londres, ha plasmado la puesta en línea de una Base de Datos de información Genómica de plantas, Plant DNA C-value Database, Royal Botanic Gardens Kew, que despliega la información de porciones específicas del Genoma de especies vegetales, como se pormenoriza en el **Anexo 1**.



## Recuadro 4

### FUENTES DE CONOCIMIENTO SOBRE EL PASADO

La historia de la vida sobre la tierra es revelada por diferentes medios y técnicas, desarrolladas por la Geología Histórica y la Biología Evolutiva. Las principales herramientas de estos campos, que permiten conocer el origen y los cambios de los ambientes Ecológicos, se describen a continuación.

#### Geología

Una primera herramienta empleada para desentrañar la historia de la tierra, y la forma como la vida se ha establecido y diversificado sobre ella, es el estudio de las rocas. Su examen permite inferir aspectos relacionados al devenir de la corteza terrestre.

La antigüedad de algunas rocas puede ser aproximada a través del estudio de trozos de minerales como el Uranio, cuyos átomos se transforman en átomos de Plomo a ritmos constantes, dando la posibilidad de datar la edad de rocas y formaciones Geológicas por medio de la comparación de las proporciones entre estos elementos.

Las rocas más antiguas que se han hallado en nuestro planeta datan de más de 4,000 Ma (Luhr, 2003). La naturaleza de algunas, especialmente aquellas que se originan bajo enormes presiones y temperaturas en el interior de la corteza de la tierra, las rocas **Metamórficas**, al igual que aquellas que resultan del enfriamiento

del Magma o material en fusión original de la corteza terrestre o rocas **Ígneas**, permite reconstruir la historia de las temperaturas de la corteza terrestre a lo largo del tiempo, y revela en qué momentos la vida pudo florecer sobre su superficie.

Los cambios en la posición entre diferentes áreas de la corteza terrestre en el tiempo pueden examinarse estudiando las tensiones existentes entre ellas, y sus tendencias de desplazamiento. Son muy útiles, en ese sentido, la Cartografía y Fotogrametría comparada de diferentes ámbitos. Herramientas modernas, como las imágenes satelitales, son recursos poderosos para resolver interrogantes en estos campos.

El **Paleomagnetismo** estudia la variación de los campos magnéticos a lo largo de la historia de la tierra; una de sus fuentes informativas principales es el magnetismo remanente en algunas rocas, fraguadas con la dirección del campo magnético existente en el momento en que se solidificaron. Comparado con el que existe en la actualidad, el Paleomagnetismo permite deducir los cambios de orientación que han sufrido distintas porciones y macizos de la superficie terrestre. Mediante estas herramientas se ha conseguido, por ejemplo, documentar desplazamientos ocurridos en el territorio Suramericano, y particularmente en los Andes peruanos, en relación a los Polos magnéticos, a lo largo del tiempo (Macedo-Sánchez *et al.*, 1992).

### **Registro Fósil, Sedimentología y Estratigrafía**

El registro **Fósil** es empleado por la Geología y la Paleontología, asociado al estudio de la secuencia Geológica de los estratos del interior de suelo, para en ese contexto, aclarar la edad relativa y la sucesión histórica de eventos y existencias de organismos vivientes.

Las existencias de Fósiles en Museos de todo el mundo es enorme, y éstos cobran importancia crítica para desentrañar la cronología e historia de la vida sobre tierra. Esfuerzos recientes por integrar toda la evidencia Fósil acopiada a nivel mundial han desembocado en el establecimiento de la Base de Datos Paleobiológica en línea, **The Paleobiology Database**, que integra los registros Fósiles conocidos de animales y plantas marinos y terrestres, y provee datos de su Taxonomía y distribución a nivel global, contextualizados en el tiempo Geológico, basados en colecciones. El correspondiente Sitio Web se muestra en el **Anexo 1**.



La **Estratigrafía** ha desarrollado técnicas de análisis que, partiendo desde los estratos superficiales hacia los más profundos, depositados en el perfil del suelo, permiten interpretar la secuencia de eventos de la historia terrestre. Sedimentos terrestres y marinos, apropiadamente examinados e interpretados, brindan indicios informativos sobre el desplazamiento de territorios, la acción de los cursos de aguas superficiales, los avances Glaciares, la presencia de organismos vivientes, el Paleoclima, los niveles de aridez o humedad y otros aspectos del pasado. Cuando están situados sobre rocas cuya edad puede ser precisada, o en asociación con éstas, proporcionan información cronológica de eventos sucesivos.

En esta faceta de estudio, cobran importancia las rocas **Sedimentarias**. Ellas son las formadas por partículas erosionadas, arrastradas y posteriormente conglomeradas en algunos espacios, correspondientes a los lugares de depósito o acumulación de sedimentos por las corrientes de agua o los vientos. Atrapadas al interior de este tipo de rocas, que constituyen parte del campo de estudio de la **Sedimentología**, o estudio de los sedimentos, se hallan muchas veces restos fosilizados de organismos, conformando una suerte de libro natural sobre el pasado.

Las características de aridez o humedad de los ambientes suelen dejar una huella diferenciada con el paso del tiempo en las reacciones Químicas y composición de las rocas. En medios áridos, se hace frecuente la presencia de **Halita** o sal mineral, y **Evaporitas**, sedimentos Químicos con génesis en la evaporación de aguas salinas con diferentes contenidos; son ejemplos de éstas el Yeso, la Dolomita y la Caliza. En medios con alta humedad, en contraposición, son formadas otras rocas, como las **Bauxita** y el **Carbón mineral**.

Residuos antiguos y detritus de plantas y animales en suelos sedimentados contienen Carbonatos asociados, y en éstos, algunas formas de **Isótopos** de Oxígeno, como las moléculas  $^{13}\text{O}$ , en proporciones más altas o bajas. Éstas reflejan las condiciones de humedad o aridez existentes en sus entornos, dado que menores tasas de Oxigenación son características de medios más áridos. Algunos estudios han conseguido documentar, con estas herramientas, cambios climáticos sucedidos en localizaciones de la cordillera Andina a lo largo del tiempo (Quade y Garziona, 2007). Las moléculas de Oxígeno isotópico  $^{16}\text{O}$  y  $^{18}\text{O}$ , que son estables, se incorporan al exoesqueleto de los microorganismos marinos en las mismas proporciones que éste se encontraba en su entorno original. Mediante su cuantificación es posible calcular la cantidad de Oxígeno presente en el Océano, y también en la atmósfera, en tiempos pasados.

Grupos de microorganismos actualmente presentes en las profundidades marinas, como las **Diatomeas**, **Foraminíferos** y el **Nannoplancton**, existen desde tiempos muy remotos. Dado que poseen una cubierta Silíceo o de Carbonatos, al morir se depositan y perduran en estratos en los fondos marinos. Sus rangos de adaptación a medios con diferentes temperaturas son conocidos; por ello, su cantidad y proporciones en los sedimentos Oceánicos ofrecen indicios robustos sobre el Paleoclima (Haugh *et al.*, 2005).

Actualmente, las aguas Oceánicas poseen un estrato superficial relativamente estrecho de aguas cálidas, con bajos contenidos de Oxígeno. El deshielo regular de los casquetes polares genera un flujo de aguas gélidas, bien oxigenadas, que se profundizan y se esparcen en las profundidades de la **Psicrófera** o capa del fondo profundo del mar. El nivel de la línea cálido-frío, ha variado de profundidad concordantemente a expansiones y retracciones Glaciares acaecidas en el pasado, como las del Pleistoceno. Muchas de estas variaciones Paleoclimáticas son perceptibles cuando se estudian los estratos de microorganismos sedimentados en el fondo Oceánico.

Muestreos empleando barrenos especiales, permiten extraer columnas completas, representativas de una cronosecuencia de depósitos y capas sedimentadas de la Psicrófera. Algunos atributos de los fangos depositados, dentro de ellos su coloración, composición química, y la de microorganismos presentes, reflejan el nivel de Oxígeno Oceánico; éste, a su vez, el de la atmósfera del planeta. Los depósitos en la Psicrófera reflejan también las condiciones de temperatura y los patrones de las corrientes marinas a lo largo del tiempo.

El acarreo Eólico de polvo desde los continentes hacia el mar hace que éste se deposite en el fondo Oceánico. La ocurrencia y la duración de episodios ocasionados por la desertificación en la superficie terrestre, así como los cambios climáticos concordantes, son interpretables desde el análisis de los sedimentos marinos; de este modo, por ejemplo, algunos autores han podido establecer la cronología de episodios de sequía que caracterizaron determinados momentos de la historia de la tierra (Parmenter y Folger, 1974).

Una herramienta más para el diagnóstico de las condiciones atmosféricas pasadas se ha consolidado mediante el análisis del aire atrapado en burbujas dentro del hielo. Éstas son obtenibles en columnas barrenadas, en los estratos profundos de los casquetes polares; conforman material albergado a lo largo de la enormidad del Tiempo Geológico, y documentan los contenidos de Oxígeno, CO<sub>2</sub> y otros gases presentes en la atmósfera del pasado (Graham, 2011).

## Polen

El **Polen** es la estructura seminal masculina propia de las Plantas con Flores; es dispersada por diferentes medios para alcanzar el estigma o parte femenina y receptiva de las flores, fecundándolas. La **Exina**, capa externa que recubre el grano de polen, es uno de los materiales más resistentes de la naturaleza; adicionalmente, sus patrones de ornamentación son característicos en las diferentes familias de plantas (**Figura 4**).

Las comunidades de Flora de un área dada pueden identificarse desde el polen depositado en el suelo, o acarreado hacia el piso de lagunas o lagos cercanos, ya que éste es un material extremadamente perdurable. Columnas de sedimentos conteniendo polen constituyen cronosecuencias que pueden ser datadas e interpretadas, y ofrecer información sobre el Paleoclima y las características de ambientes del pasado. Relacionando las proporciones de polen presentes en comunidades vegetales propias de determinados ambientes actuales, se pueden caracterizar aquellas que imperaron en el pasado, representadas por sus ensamblajes de polen (Faegri e Iversen, 1989).

La **Palinología**, o estudio del polen, ha permitido documentar, por ejemplo, la manera como Bosques del Ande se han retraído hacia tierras bajas en momentos de Último Máximo Glacial, hace unos 20,000 años. En los flancos Andinos de Colombia, Ecuador y Perú, se han realizado estudios Palinológicos ahora clásicos, que han permitido interpretar el pasado de las comunidades forestales y la manera como fueron afectadas por el levantamiento de los Andes, por los cambios climáticos del pasado, y por el arribo de especies de plantas que migraron desde formaciones distantes (Wijmstra y Van der Hammen, 1966; Van der Hammen, 1974, 1982, 1985, 1989; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Hooghiemstra *et al.*, 2002; Hooghiemstra y Van der Hammen, 2004; Moscol, 2010).

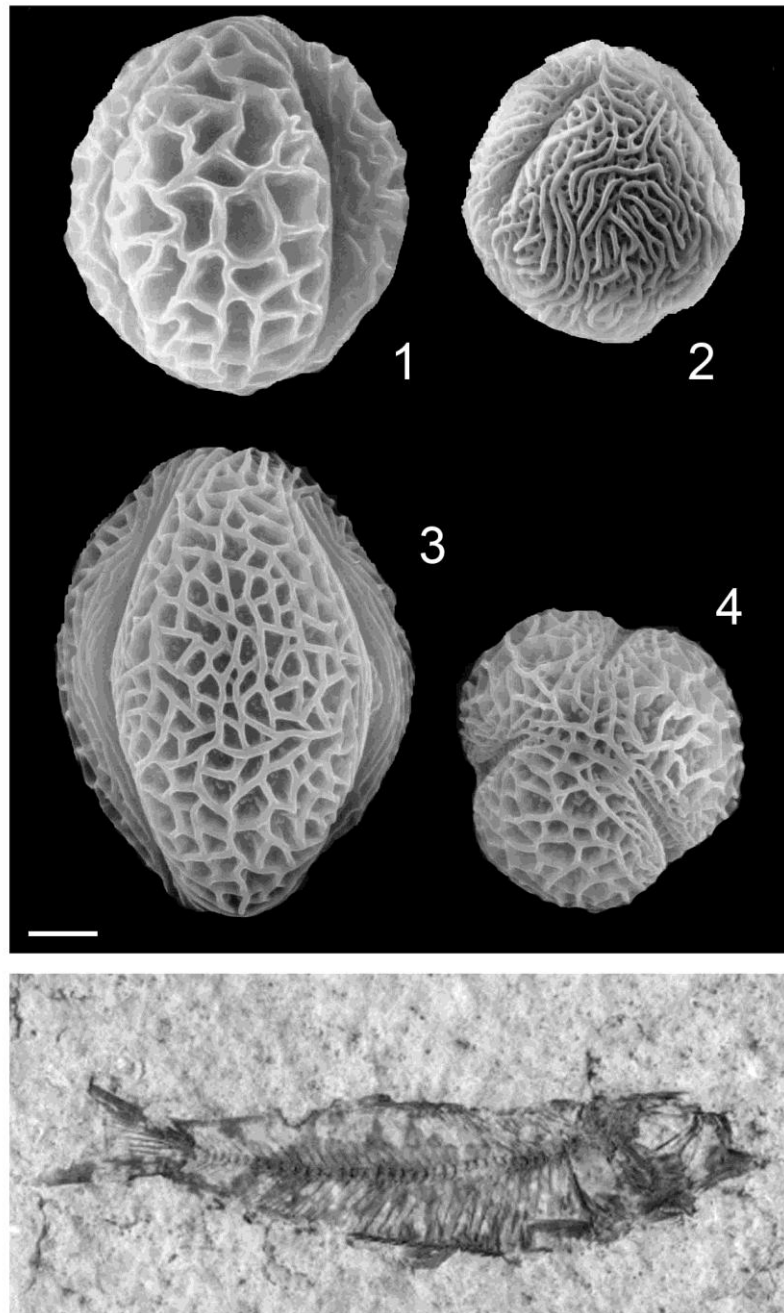
### Flora Fósil; Morfología comparativa

La identidad de plantas fosilizadas, pero sobre todo los agrupamientos de éstas en comunidades, hacen posible inferir aspectos tales como el Paleoclima y el devenir de algunos ambientes naturales. Es posible reconocer los ensamblajes de plantas propios de ambientes cálidos o fríos, de determinados rangos de altitud, o de condiciones edáficas específicas, tal como se ha podido evidenciar en diferentes tipos de Bosque en la llanura de la Amazonía peruana (Woodcock *et al.*, 2009; Woodcock, Dos Santos y Reynel, 2000).

La identidad de las especies en sí misma ofrece un indicio sobre las condiciones Ecológicas que pudieron imperar en un momento pasado. El análisis de las identidades del conjunto de Flora Fósil de la localidad de Belén, cerca a la Península de Illescas en la Costa Norte peruana, revela que muchas especies relacionadas a las de la llanuras de la Amazonía actual ocupaban esa zona hace 30 Ma. Ello permite deducir que las condiciones húmedas fueron prevalentes entonces en esa área. De modo similar, Fósiles de especies Taxonómicamente relacionadas a las que actualmente caracterizan Bosques Secos han sido halladas en el ámbito Andino de Ecuador, indicando la presencia de comunidades vegetales adaptadas a la aridez desde hace unos 15 Ma en las localizaciones de estudio (Burnham 1995, Burnham y Carrasco, 2004; Manchester *et al.*, 2012).

El estudio de la Flora del Bosque Petrificado Piedra Chamana, en el Departamento de Cajamarca, sobre el cual se extienden ideas en el **Recuadro 8**, ha permitido inferir que esta localización, actualmente ubicada a 2500 m, se hallaba a nivel del mar hace unos 30 Ma, momentos en los cuales un Bosque Tropical Amazónico de llanura la dominaba; el levantamiento de los Andes la cargó hasta su actual elevación (Woodcock *et al.*, 2009).

Varias estructuras de plantas o animales guardan estrecha relación con características de sus entornos. En la madera se observan huellas del clima pasado. La **Dendrocronología** estudia las señales que éste ha dejado en el proceso de formación del leño; posee variadas herramientas modernas para la datación e interpretación del clima durante los períodos, muchas veces milenarios, de la vida de un árbol.



**Figura 4.** Algunas fuentes de información sobre el pasado: Granos de Polen y Fósiles.

Los granos de Polen fotografiados con el Microscopio Electrónico de Barrido (Figura superior) corresponden a tres especies arbóreas de *Zanthoxylum* (Rutáceas); 1, *Z. brisanum* (Chanchamayo, Dp. de Junín); 2, *Z. paulae* (Brasil); 3-4, *Z. juniperinum* (Costa Rica), la última en vista lateral y polar. Nótese lo distintivo de la ornamentación. La escala (barra en blanco) equivale a 5 Micras. El Fósil del pez Teleósteo, en la Figura inferior (tamaño natural), es Cenozoico.

Se halla actualmente disponible en línea la Base de Datos sobre Anatomía de la Madera, **The Inside Wood Database**, que compila registros de la Anatomía de la Madera de especies de plantas vasculares actuales y Fósiles, y provee una plataforma digital integrada para el estudio comparativo de maderas y su identificación. El Sitio Web correspondiente se muestra en el **Anexo 1**.

La densidad de los **Estomas**, diminutas estructuras presentes en la superficie de las hojas de las plantas y relacionadas a su respiración, guarda relación con la abundancia o enrarecimiento de Oxígeno en los ambientes en los cuales crecen diferentes especies. El análisis comparativo de su cantidad en hojas Fósiles, contra las densidades actuales en las hojas de estas plantas, es diagnóstica. Se utilizan como referencia para este tipo de estudio las especies que han persistido a lo largo del tiempo Geológico, y habitan también hoy los ambientes del planeta, de las cuales son ejemplos las *Cycas*, o el árbol *Gynkgo biloba*. La cantidad de estomas por unidad de área foliar bajo las condiciones Bioclimáticas de hoy, puede compararse con la de material fosilizado y datado, permitiendo inferir las condiciones atmosféricas pasadas.

Otros aspectos Morfológicos de las plantas son también empleados para la reconstrucción de la Paleoeología. Comunidades vegetales de ambientes húmedos muestran mayores porcentajes de hojas grandes, con los bordes enteros, con el ápice de las láminas, o Acumen, estrechado, y son inermes, en comparación con los ambientes secos, en los cuales las láminas foliares son de menor tamaño, y el porcentaje de bordes aserrados y de estructuras espinosas es más elevado. La evaluación e interpretación de estos aspectos en localizaciones Fósiles hace posible reconstruir las condiciones que imperaron con anterioridad, en el entorno de determinadas comunidades de organismos (Wilf, 1997; Wilf *et al.*, 1998; Wolfe, 1978, 1993; LAWG, 1999).

### **Reloj Molecular y Tasa de mutación**

La hipótesis del Reloj Molecular propone que los Genes y los productos resultantes de éstos, así como el desarrollo Genético en los linajes de seres vivos, evolucionan en Tasas más o menos constantes a lo largo del tiempo. Por ello, el análisis de ciertas porciones del Genoma puede reflejar aspectos de la cronología de los linajes, y de su antigüedad (Arbogast *et al.*, 2002).

En un contexto Genético, la divergencia entre linajes puede interpretarse como el porcentaje de diferencia de Nucleótidos entre dos secuencias de ADN relacionadas, ocurrido en un tiempo dado. Su calibración podría lograrse si se aclara la fecha en que divergieron. Ello, idealmente, debería obtenerse de información independiente de la molecular, por ejemplo el registro Fósil (Quental y Marshall, 2010).

Algunos autores interpretan que la **Tasa de Mutación** (TM) ocurrida como resultado de factores diversos, podría ser constante a lo largo de escalas de Tiempo Evolutivo. Por ello, la cantidad de Mutación hallable en el material genético de una especie, constituiría un indicador de su antigüedad, actuando en este sentido como una suerte de reloj, un **Reloj Molecular**. En relación a esta interpretación, no hay un consenso completo en la actualidad (Lessios, 2006).

En cuanto a la incidencia de Mutación, diferentes Genes, y Alelos del mismo Gen, ostentan diferentes TM. Si bien la incidencia de Mutación en cualquier Gen es baja, el número de Mutaciones nuevas por generación en la población en su conjunto puede ser muy alto si se considera de manera global. Se sabe que la TM espontánea es reducida; para las Mutaciones detectables en el Fenotipo, varía de 1 en 1,000 a 1 en 1'000,000 de Gametos por generación, según el Alelo implicado (Curtis *et al.* 2006).

Se ha hecho evidente con los avances de la investigación, que las TM varían en diferentes especies y linajes; se ha hallado que en el caso de plantas, el hábito es influyente en la TM; las plantas herbáceas ostentan mayores TM que las perennes, y ello guardaría relación con la diferente duración de sus lapsos de vida por generación; adicionalmente, los Genes que codifican las proteínas muy importantes, cuyo mal funcionamiento puede ser fatal para el organismo que las posee o su viabilidad, tienden a tener una baja TM (Andreasen y Baldwin, 2001; Bromham, 2009; Smith y Donoghue, 2008).

Las observaciones mencionadas evidencian que no existe un Reloj Molecular universal y constante, aunque sí es posible emplear estos conceptos para inferir las cronologías de linajes, considerando y analizando cada caso específico. Para este fin se han desarrollado refinamientos de análisis, con algoritmos que permiten incorporar la estimación de las cronologías en un Árbol Filogenético dado, en ausencia de una TM constante. Ellos utilizan análisis probabilísticos y el **Análisis Bayesiano** en estas optimizaciones. Para emplear apropiadamente estas opciones de análisis, alguna forma de calibración, idealmente obtenida de un registro Fósil apropiado, es necesaria para determinar la edad de un Nodo, o varios, en el correspondiente Árbol Filogenético.





### **3. SURAMÉRICA Y PERÚ: LOS BIOMAS DE HOY**



## BIOMAS SURAMERICANOS DEL PRESENTE

### Concepto de Bioma y Ecorregión

La comprensión de los patrones de distribución de la Diversidad Biológica, sus gradientes y su mantenimiento, persiste como una cuestión central en el panorama de las ciencias naturales.

En una escala continental, la Diversidad de especies puede dividirse en unidades Geográficas mayores, llamadas Biomas; a éstos se les conoce también como Ecoregiones, Regiones Biogeográficas, o en la perspectiva de la vegetación, Zonas Vegetacionales o Fitocorios. Hay varios mapas para los Biomas de Suramérica, pero ellos difieren en la manera como muestran la diversidad a través del continente, y la forma como se han elaborado (Särkinen *et al.*, 2011; Jarvis *et al.*, 2010).

El concepto de Bioma fue desarrollado a inicios de los 1800s (Von Humboldt y Bonpland, 1805); los gestores del concepto enfatizaron por primera vez la relación existente entre la composición y estructura de la vegetación, el clima y aspectos de la Geografía. Señalaron que la comprensión de los procesos determinantes del relieve y el paisaje es esencial si se desea entender la vegetación y sus patrones. También, articularon por primera vez ideas precursoras sobre que los Biomas pueden ser vistos como el escenario evolutivo de los linajes que contienen.

Actualmente, la delimitación de los Biomas terrestres se obtiene usualmente sobre la base de patrones florísticos combinados con aquellos Bioclimáticos, como el régimen de lluvias, la temperatura y la presencia o ausencia de ciclos de fuego en los diferentes ambientes. Altos números de Taxones endémicos evidencian Ecosistemas únicos, que pueden haber evolucionado en relativo aislamiento de otros. La similitud Florística a nivel de las Familias Botánicas ha sido un criterio para la separación o unificación de grandes formaciones Ecológicas o Biomas, y las diferencias a nivel de Géneros o especies han sido empleadas para definir formaciones de menor jerarquía.

La sistematización, análisis e interpretación de información cada vez más completa sobre la composición de la Flora en áreas poco

estudiadas, lleva al reconocimiento de nuevos Biomas, conforme se integran los avances de la investigación. Ejemplos de éstos son los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (BTES) que existen a lo largo de Suramérica, y los Pastizales SubTropicales de tierras altas, detectados en territorio brasileño (Prado, 2000; Bridgewater *et al.*, 2003; Linares-Palomino, 2004a, 2004b; Linares-Palomino y Ponce, 2005; Pennington *et al.*, 2010; Särkinen *et al.*, 2011).

Los Mapas preferidos por muchos Ecólogos en la actualidad han sido elaborados sobre la base de datos obtenidos de Sensores Remotos, en los cuales los Biomas son definidos mediante la estructura de la vegetación, como es el caso del Mapa de la Cobertura Terrestre de Suramérica (Eva *et al.*, 2004). Aunque Mapas elaborados de esta manera son superiores en su resolución de detalles, sus estratos no consideran las similitudes en la composición Florística, por lo cual no representan, necesariamente, unidades Biológicas o Biogeográficas significativas; contienen, más bien, unidades estructurales.

Mapas con buen nivel de resolución de las unidades Florísticas, es decir los ensamblajes de especies distintivos, los endemismos, con consideración del detalle de los aspectos físicos, son idóneos para interpretaciones relacionadas a Biogeografía, Biología de la Conservación y Macroevolución. No obstante, este último tipo de Mapa, normalmente, representa los ámbitos de modo estilizado, sin detalles de nivel local.

Un buen ejemplo de Mapa con base Florística es el de Ecorregiones de World Wildlife Fund, WWF (Dinerstein *et al.*, 2005; Olson *et al.*, 2001). Otros disponibles son el Mapa de Provincias Biogeográficas de la IUCN (Udvardy, 1975), el Mapa Base de las Américas (Daly y Mitchell, 2000), el esquema Biogeográfico de América Latina (Morrone, 2006) y el Mapa de Sistemas Ecológicos elaborado por Nature Serve, que cubre actualmente Perú y Bolivia, y se halla actualmente disponible en línea (Josse *et al.*, 2003; [www.natureserve.org/aboutUs/latinamerica/andes\\_amazon.jsp](http://www.natureserve.org/aboutUs/latinamerica/andes_amazon.jsp)). El Mapa ideal en esta perspectiva debería reunir una gran resolución e incluir información florística detallada; los vacíos de conocimiento existentes hacen que dichos sustentos sean aun preliminares.

Suramérica contiene algunas de las áreas con mayor Diversidad Biológica del planeta; en cuanto a vegetales, alberga entre 90,000-

120,000 especies de plantas Espermatofitas o con semillas, casi el 40% del total mundial. La Diversidad de organismos, no obstante, no se halla distribuida uniformemente en el continente. En una escala general, los Bosques húmedos de la Amazonía contienen especies distintas a aquellas de las alturas montañosas de los Andes, y muchas áreas difieren, en una escala más fina, en su riqueza de especies y de endemismos (Prance, 1994; Raven, 1998; Thomas, 1999; Myers *et al.*, 2000).

El nivel de exploración en países suramericanos dista aun de hallarse completo; solamente para el territorio combinado de Ecuador y Perú, se estima que el número de especies de plantas no conocidas por la ciencia asciende a unas 6,400 (Joppa *et al.*, 2010).

#### **SUMARIO DE LOS BIOMAS SURAMERICANOS DEL PRESENTE (Figura 4, pg. 95)**

Una síntesis bastante sumaria de las principales Regiones Ecológicas de Suramérica es la siguiente. La definición de los grandes Biomas existentes difiere tenuemente entre los autores y mapas disponibles.

#### **BIOMAS HÚMEDOS DE LLANURA**

El Bioma suramericano más extenso es el de los Bosques húmedos de llanura. Ocurre en áreas con elevada precipitación pluvial, la cual fluctúa desde 1750 hasta más de 9000 mm por año (Walsh, 1996).

A diferencia de las especies arbóreas presentes en las Sabanas, aquellas de los Bosques húmedos carecen de adaptaciones al fuego, como cortezas de gran grosor, o tallos subterráneos. Algunas inclusive poseen resina combustible, como se observa en la Familia de los Copales, Burseráceas; esta característica sería letal en un ambiente propenso al fuego. Plantas Epífitas y Helechos arbóreos son elementos comunes en estas forestas, sin tener la predominancia que se observa en los Bosques Montanos Nublados.

**Bosque húmedo de la llanura Amazónica.** Esta unidad cubre el área más vasta de llanura en Suramérica, geográficamente continua, incluyendo los Bosques húmedos de la Amazonía, que se extienden con

continuidad Florística hasta el territorio de las Guayanas. La Cuenca Hidrográfica Amazónica cubre más de 7 millones de Km<sup>2</sup>; unos 4-6 millones se hallan cubiertos de Bosques húmedos (Pires, 1973).

Los patrones de precipitación pluvial en la Amazonía no son uniformes. Ésta puede exceder 3000 mm anuales en algunas áreas, en tanto otras reciben solamente 1750 mm. El tipo de suelo, la estacionalidad de la precipitación y la elevación varían a través de los espacios Amazónicos, y se ha evidenciado que correlacionan con la Diversidad Alfa y la composición de la Flora (Clinebell *et al.*, 1995; Ter Steege *et al.*, 2006, 2010).

Los Bosques de la Amazonía son famosos por su Megadiversidad, documentada en récords como el observado para árboles, con más de 300 especies distintas en 1 ha (Gentry, 1986, 1988a, 1988b; Valencia, 1994). El conocimiento de esta Diversidad dista de ser completo al presente. Se ha documentado, no obstante, que en el caso de las especies forestales hay marcada dominancia de una “Oligarquía”, es decir un número limitado de especies muy frecuentes; la elevada diversidad es determinada por numerosas especies que son localmente raras (Condit *et al.*, 1996; Pitman *et al.*, 1999, 2001). El estimado de especies endémicas en este realme Ecológico es, asimismo, significativo; para el caso de plantas, solamente en el Perú se estima un aproximado de 6000 especies.

Varios grupos Taxonómicos son exclusivos de la Amazonía, dentro de ellos las Familias Botánicas Lisocarpáceas (Lissocarpaceae), Duckeodendráceas (actualmente comprendidas en las Solanáceas); también, Dialipetalantáceas (Dialypetalanthaceae), Peridascáceas, Poligonantáceas (Polygonanthaceae), así como las Rabdodendráceas (Rhabdodendraceae) (Takhtajan, 1986). Algunos recursos vegetales de importancia económica incluyen al Guaraná *Paullinia cupana*, la Yuca o Mandioca *Manihot esculenta*, el Caucho *Hevea brasiliensis*, la Ipecacuana *Psychotria [Cephaelis] ipecacuanha*, el Cacao *Theobroma cacao*, el Curare *Chondodendron tomentosum*, el Palo Rosa *Aniba duckei*, la Castaña o Nuez de Brasil *Bertholletia excelsa*, el Marfil vegetal *Phytelephas* spp., y otros (Daly y Mitchell, 2000).

**Bosque Atlántico del Brasil.** Este Bioma, también conocido como **Mata Atlántica**, incluye Bosques húmedos y siempreverdes actualmente existentes en la costa SurEste de Brasil, con fragmentos en Argentina y

Paraguay. Se ha estimado que en épocas precolombinas estas forestas cubrían 1.3-1.5 millones de Km<sup>2</sup> a lo largo de las costas, extendiéndose hasta las tierras altas del Escudo Brasileño. Hoy en día, solamente el 11% de esa área original existe (Conservación Internacional, 2000; Morellato y Haddad, 2000; Ribeiro *et al.*, 2000).

La topografía de la Mata Atlántica es irregular y muy disectada por varias cadenas de colinas que pueden hacerse montañosas. Varias elevaciones sobrepasan los 2200 m, y los picos más altos en Itatiaia, Estado de Rio de Janeiro, y la Serra da Mantiqueira, llegan casi a 2800 m. La precipitación pluvial varía desde unos 1000 mm anuales en las zonas de bajura, hasta 2000-2500 mm en las montañosas (Guedes-Bruni y Lima, 1997).

Pese a las variaciones regionales, los Bosques de la Mata Atlántica son generalmente poco estacionales; la precipitación se halla distribuida de manera más uniforme a lo largo del año y poseen buenas condiciones de humedad, por lo cual hay muchas Epífitas, las que son más abundantes que en el territorio de la Amazonía. Hacia el Sur de São Paulo, la mayor parte de las Forestas de bajura son semi-decíduas.

El Bosque Atlántico de Brasil alberga unas 15,780 especies de plantas vasculares, casi 5% de la Flora mundial, con un 45% de endemismo. La Flora es muy afín a la de la Amazonia, pero es notoria la abundancia de la Familia Mirtáceas, que junto a las Leguminosas domina el dosel arbóreo. Las Familias más diversas son las Orquídeas, Leguminosas, Compuestas, Bromeliáceas, Gramíneas, Mirtáceas, Melastomatáceas, Euforbiáceas, Rubiáceas y Apocináceas (Rizzini 1979, Stehmann *et al.* 2009).

**Chocó.** Los Bosques pluviales de las bajuras del Chocó se hallan en la vertiente Oeste de los Andes, extendiéndose desde Panamá hasta el centro Ecuador, y representan las únicas forestas pluviales de la costa Occidental suramericana. Este territorio, topográficamente diverso, alberga unos 1800 Km<sup>2</sup> de Bosques húmedos; está flanqueado al Este por Bosques Montanos Andinos, al Sur por Bosques tropicales secos, y al NorOeste por un paisaje que se hace progresivamente más árido en Panamá (Herrera-MacBryde *et al.*, 1997; Neill, 1997).

Las zonas Norte y Central del Chocó son famosas por sus niveles récord de precipitación pluvial, que es muy continua y fluctúa entre

4000-9000 mm anuales. La Flora de este ámbito es poco conocida; se relaciona a la de los Bosques húmedos Centroamericanos y Amazónicos. Las tres Familias Botánicas más abundantes son Clusiáceas, Mirtáceas y las Palmeras; otras muy frecuentes son Rubiáceas, Anonáceas y Moráceas. La presencia de Leguminosas es relativamente baja en comparación a la Amazonía; los niveles de endemismo de esta Flora superan el 20% (Gentry, 1989).

## BIOMAS MONTANOS

La cordillera de los Andes incluye tres grandes Biomas. Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (BTES) son observables a elevaciones menores a 2500 m en los valles interandinos y a lo largo de la costa del Pacífico, en ambientes en los cuales la lluvia es insuficiente para sostener Forestas húmedas. Hay Bosques Montanos Nublados entre 2000-3400 m en el flanco Este de los Andes, donde la humedad procedente de la llanura de la Amazonía es condensada. Finalmente, por encima de 3000 m se observan Pastizales Altoandinos.

**Pastizal Altoandino y de Tierras Altas.** Los Pastizales Altoandinos son observables por encima de la línea de dosel cerrado de los Bosques Montanos, y también la línea de nieve, en zonas de cumbres y alturas entre 3000-5000 m. Se caracterizan por la presencia de Gramíneas de hojas rígidas, plantas herbáceas y arbustivas con forma de roseta, arbustos con hojas **Esclerófilas** siempreverdes, y plantas tipo almohadilla, que recubren el suelo en algunas áreas. Las especies presentes muestran adaptaciones a la helada y los vientos desecantes, con escasas especies arbóreas.

Los Pastizales Altoandinos son usualmente subdivididos en dos regiones Biogeográficas, los **Páramos** de Colombia, Ecuador y el Norte de Perú, y las **Punas** de del Centro-Sur de Perú, Bolivia y Norte de Argentina.

Los Páramos poseen una mayor humedad, y también un tapiz de Gramíneas, pero hay visible una Flora de porte arbustivo, dentro de ella las emblemáticas plantas-roseta de *Espeletia*, características en los Páramos de Colombia y Ecuador.



La Puna se observa usualmente en zonas más áridas. En términos generales, dos estratos de ésta son reconocibles, Puna húmeda y seca, considerando los niveles de precipitación. Las zonas más secas, con alrededor de 100 mm de Precipitación Total Anual Promedio, se hallan hacia el Sur de Bolivia, colindando con Argentina; las más húmedas en el NorEste de Bolivia, con unos 800 mm (Solbrig, 1973).

Áreas pequeñas de Pastizales de zonas altas son también observables en Brasil oriental, en el Estado de Rio de Janeiro, cerca a Itatiaia; los describimos más abajo dentro de los Bosques Subtropicales del Paraná.

La Flora Gramínea de las tierras altas suramericanas es rica tanto en número de especies como de endemismos. Aparte de ésta, otras Familias con gran número de especies son las Compuestas, Orquídeas, Melastomatáceas, Gentianáceas, Ericáceas y Bromeliáceas. Géneros emblemáticos presentes en los Pastizales Altoandinos, con alto número de endemismos locales, incluyen *Polylepis* (Rosáceas), *Baccharis*, *Espeletia*, *Gynoxys*, *Pentacalia*, *Senecio* (Compuestas), *Lupinus* (Leguminosas), *Miconia* (Melastomatáceas), *Calceolaria* (Escrofulariáceas) y *Valeriana* (Valerianáceas) (Luteyn, 1999).

**Bosque Montano Nublado (BMN).** Esta formación ocurre en el flanco Este de los Andes; se caracteriza por su elevada humedad, resultado de la intercepción de la evapotranspiración procedente de la llanura de la Amazonía. La Temperatura Máxima Promedio Anual en el límite inferior de los BMN bordea los 20 °C, con una Mínima de 7 °C; la Precipitación Total Anual Promedio excede los 1200 mm, y la presencia de nubes desde el nivel del suelo es frecuente. Las Familias arbóreas dominantes son Lauráceas, Melastomatáceas y Rubiáceas; las Compuestas y Ericáceas se hacen gradualmente predominantes en las mayores altitudes. La Diversidad y los niveles de endemismo en esta formación son muy altos; se trata también de uno de los espacios más amenazados por la acción Antropogénica (Gentry, 1995; Honorio y Reynel, 2004; Reynel, 2012).

**Tierras Altas de las Guayanas.** Este territorio, centrado en el Escudo Guayanense, contiene una vasta extensión de áreas boscosas de llanura. También, numerosas montañas de topografía singular, que se elevan hasta unos 2800 m, caracterizadas por su cima plana, conocidas con el nombre de **Tepuis**. Colectivamente, se conoce como **Pantepui**, o

Tierras Altas de las Guayanas, al área en la cual ellas se emplazan. El Pantepui cubre unos 6000-7000 Km<sup>2</sup>, aunque su área de influencia por escorrentía y acarreo de nutrientes es bastante mayor. Las tierras altas del Pantepui se observan constantemente húmedas; reciben unos 2000-4000 mm anuales de precipitación pluvial, sin presencia de una estación seca propiamente dicha. Las Temperaturas Promedio Anuales se hallan entre 8-20°C, dependiendo de la elevación, con un mínimo absoluto de cerca de 0°C en las mayores altitudes (Daly y Mitchell, 2000).

Las Familias de plantas más frecuentes incluyen las Lauráceas, Magnoliáceas, Eleocarpáceas, Rubiáceas y Mirtáceas. Al menos 4000 especies de plantas son endémicas; es notoria la Familia endémica Tepuiantáceas, propia de las formaciones de Tepuis; también la SubFamilia Pakaraimoideae, perteneciente a las Dipterocarpáceas, Familia propia del viejo mundo, abundante en el SurEste de Asia (Takhtajan, 1986; Daly y Mitchell, 2000).

**Bosque Subtropical del Paraná.** La región de los Bosques Subtropicales del Paraná se ubica en el ámbito sureño de Brasil, al Sur de las formaciones de Cerrado y al Oeste del Bosque Atlántico de Brasil. Se extiende brevemente hacia el NorEste de Argentina (Misiones) y el Este de Paraguay. Sus especie más emblemática es el árbol *Araucaria angustifolia*, una Conífera que se encuentra además acompañada por *Podocarpus lambertii*, otra especie perteneciente al mismo grupo.

Inmersos entre estos Bosques brasileños de *Araucaria*, en el ámbito de Campos de Cima de Sierra, en Rio Grande do Sul, hay un tipo de vegetación único, conocido como Pastizal Subtropical de Tierras Altas, con composición florística única y un 25% de endemismos de Flora vascular (Iganici *et al.*, 2011).

## BIOMAS SECOS

**Bosque Tropical Estacionalmente Seco (BTES).** Los BTES se hallan dispersos en fragmentos a través de Suramérica, con sus áreas más extensas en el NorEste de Brasil (Caatinga), Bolivia (Bosque Chiquitano), el Norte de Argentina y las costas caribeñas de Colombia y Venezuela. Fragmentos más pequeños se observan en los valles Interandinos de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. Constituyen una

formación casi siempre dominada por árboles, con dosel continuo o casi continuo, y con un estrato herbáceo en el cual las Gramíneas son un elemento menor. En las **Sabanas**, en contraste, la presencia de árboles es espaciada y la capa de Gramíneas Xerófilas, y tolerantes al fuego, adquiere predominancia. Adicionalmente, las especies presentes en BTES y Sabanas son propias en cada caso.

Los BTES ocurren en áreas en las cuales la Precipitación Total Anual Promedio es menor a 1600 mm, y hay un período de por lo menos 5-6 meses con menos de 100 mm. La vegetación es mayormente decidua durante la estación seca. Los BTES tienen menor estatura y menor área basal que los Bosques húmedos tropicales; las especies espinosas son un componente frecuente.

Ocurren generalmente en suelos fértiles, a menudo relacionados con rocas calcáreas, con niveles de nutrientes moderados a altos, bajos niveles de aluminio, y pH moderado a alto. Como puede verse, se trata entonces de suelos muy apropiados para la agricultura, por lo cual hoy en día constituyen uno de los ambientes más alterados por la acción del hombre.

El concepto de BTES es interpretado en sentido amplio, por la coherencia observable en sus ensamblajes de Flora. Incluye formaciones diversas, como bosques altos con humedad algo mayor, hasta matorrales con Cactáceas, correspondientes a los extremos más secos de su rango ambiental. Las Familias de plantas predominantes son las Leguminosas, Cactáceas y Bignoniáceas (Pennington *et al.*, 2006, 2009). Algunas que caracterizan esta formación y se observan con bastante menor frecuencia en otros Biomas incluyen a las Caparidáceas, Zigofiláceas y Bombacáceas. Los BTES tienen, en general, una menor Diversidad de especies que los Bosques húmedos, pero sus niveles de endemismo son muy altos, particularmente en el territorio Andino (Särkinen *et al.*, 2011).

**Caatinga.** Esta región Fitogeográfica se extiende al NorEste de Brasil. Cubre un área entre 600,000-900,000 Km<sup>2</sup> en un territorio de bajura, con elevaciones de 400-500 m, alcanzando ocasionalmente unos 1000 m. Se trata de un ambiente cubierto predominantemente por vegetación de matorrales espinosos, intercalados con cubierta de Cactáceas. Incluye también zonas colinosas con humedad variable y vegetación siempreverde. Las Familias de plantas predominantes y

más diversas son Leguminosas, Euforbiáceas y Cactáceas. Varios Géneros son endémicos; dentro de ellos se observan *Apterokarpos* (Anacardiáceas), y las raras *Auxemma* (Boragináceas), *Neoglaziovia* (Bromeliáceas), y *Fraunhoferia* (Celastráceas) (Sampaio, 1995).

**Sabana.** En Suramérica, las Sabanas cubren casi 2 millones de Km<sup>2</sup> y conforman el segundo tipo de vegetación en extensión, luego de los Bosques húmedos tropicales (Sarmiento, 1983).

Las Sabanas son pastizales tropicales que varían desde áreas desprovistas de vegetación arbórea, con extensiones de Gramíneas, hasta forestas densas con el sotobosque dominado por éstas; hay predominio de vegetación Xerófila. Es característica la presencia recurrente de fuego; las plantas presentes ostentan adaptaciones morfológicas ante éste, tales como cortezas suberosas de buen grosor, tallos subterráneos bien desarrollados y estrategias para el almacenamiento de agua. Sus condiciones climáticas son similares o ligeramente más húmedas que en los BTES, pero con suelos más pobres. En razón a los atributos del suelo, los árboles de las Sabanas suelen presentar hojas Esclerófilas, es decir muy duras y con entrenudos cortos, y siempreverdes (Ratter *et al.*, 1996, 1997).

La Precipitación Total Anual Promedio se sitúa alrededor de 1500 mm, y varía entre 750 mm en el NorEste de Brasil, hasta unos 2000 mm en los Ecotonos hacia el Bosque húmedo de la Amazonía. La estación seca dura unos 3-5 meses.

La riqueza Florística de las Sabanas varía considerablemente, con un pico en el núcleo de este ámbito en el Brasil Central, en el cual puede observarse hasta 100 especies de árboles y arbustos por hectárea (Ratter *et al.*, 1996, 1997, 2006).

Las Sabanas agrupan varias formaciones con cierta coherencia Florística. Áreas más pequeñas de Sabanas incluyen a los Llanos de Moxos al Norte de Bolivia, las islas de Sabana rodeadas de Bosques húmedos en la cuenca de la Amazonía, la Gran Sabana de la Guayana Venezolana, la Sabana de Roraima-Rupununi, y las adyacentes en el territorio de las Guayanas. Áreas grandes de la región del Pantanal en Brasil, y adyacentes en Bolivia, están también cubiertas por vegetación de Sabana.

**Cerrado.** La más extensa Sabana suramericana está conformada por el Cerrado de Brasil Central y zonas adyacentes de Paraguay y Bolivia; en momentos recientes habría alcanzado una extensión de casi 1.8 millones de Km<sup>2</sup>. Es reconocida por Botánicos y Zoólogos como un gran centro de Diversidad y endemismo (Ratter *et al.*, 2006).

La formación del Cerrado, entendida en su sentido amplio, varía desde pastizales densos, con cubierta esparcida de arbustos y pequeños árboles, hasta una foresta con dosel de hasta 12-15 metros de alto (designada en Brasil con el nombre de *Cerradão*; Ratter *et al.*, 1997). Algunas de las Familias de plantas más comunes en esta formación incluyen a las Leguminosas, Malpigiáceas, Mirtáceas, Melastomatáceas y Rubiáceas.

**Llanos.** Los Llanos, que cubren unos 500,000 km<sup>2</sup>, son la segunda gran área dominada por vegetación de Sabana en Suramérica, abarcando desde el Este de Venezuela hasta el Oeste de Colombia. Se sitúan en una extensa llanura drenada por el río Orinoco y sus tributarios, flanqueada al Oeste y Norte por la cordillera de los Andes y la cordillera de la Costa en Venezuela. En este ámbito, la Precipitación Total Anual Promedio varía entre 1,000 mm en el extremo Este, hasta 2,200 mm en las áreas situadas al SurOeste; la estación seca fluctúa entre 1-6 meses. La Flora de los Llanos comparte muchas especies con el Cerrado, pero es menos diversa. Se estima que la flora vascular en esta formación asciende a unas 3200 especies, pero sólo 1% de ellas son endémicas, lo cual podría ser reflejo del origen relativamente reciente de los sedimentos que constituyen el sustrato de este Ecosistema (Sarmiento 1984; Huber *et al.*, 2006; Pennington *et al.*, 2006).

**Desierto Costero Perú-Chile.** Esta formación Hiperárida se emplaza en el margen Oeste y al Centro del continente suramericano; resulta de la presencia de la Corriente de Humboldt, que fluye a lo largo de la costa Pacífica del continente, del efecto de intercepción de la humedad procedente del Este por la cordillera de los Andes, y también el efecto de continentalidad, en el caso de las tierras que se sitúan más lejos del mar.

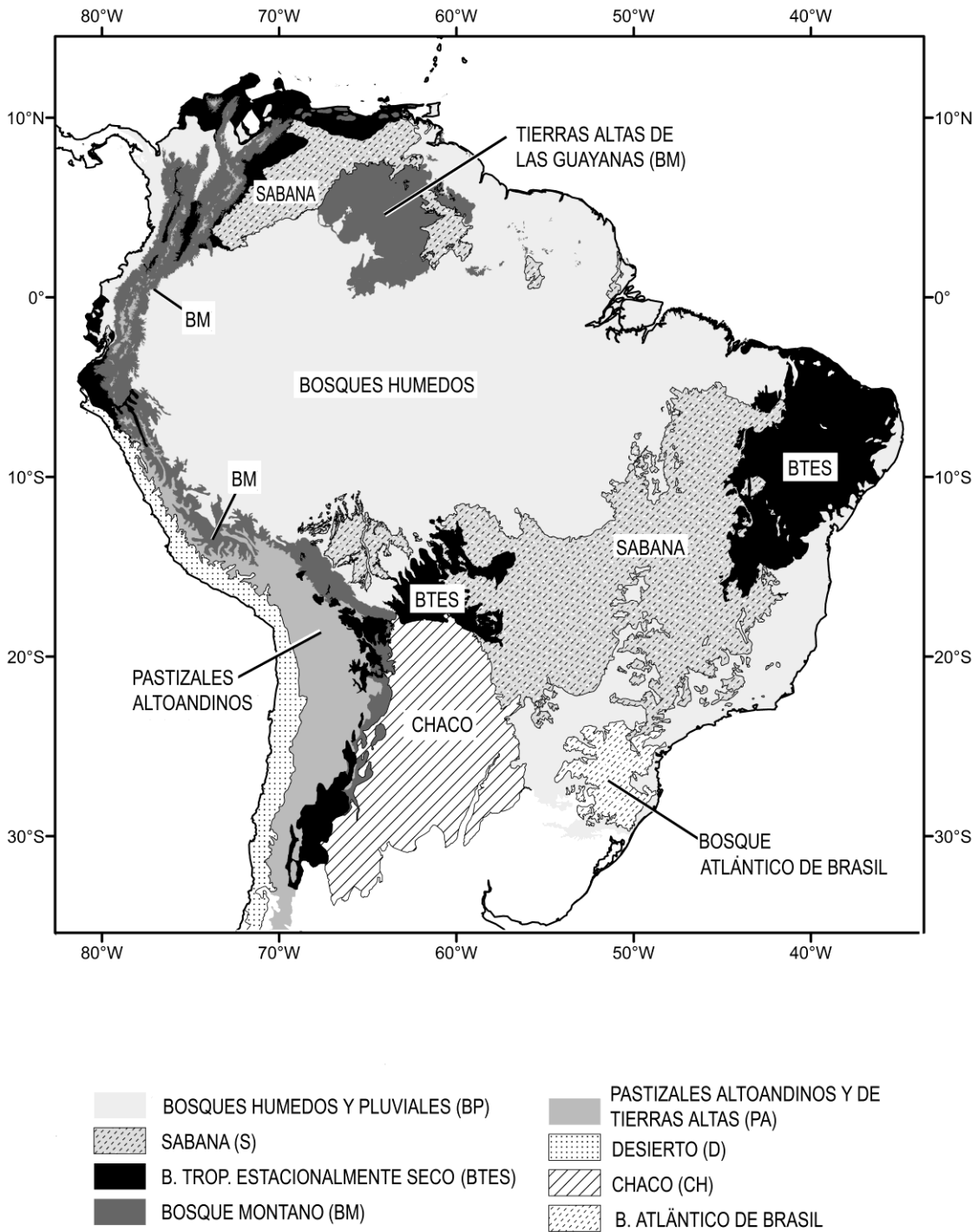
Aunque se trata de una formación Geográficamente continua, contiene una gradiente en la temperatura y la precipitación pluvial en el área. La Temperatura Promedio Anual decrece de Norte a Sur desde 25°C hasta 15°C; la Precipitación Total Anual Promedio tiene una tendencia similar,

con valores desde 200 mm hasta 50 mm (Rundel *et al.*, 1991). En algunos lugares la costa es tan seca que la cantidad de plantas y animales es sumamente reducida. Las comunidades vivientes más conspicuas se observan en los Oasis formados por la niebla costera (“Lomas”).

La Flora de estos desiertos costeros no se halla completamente documentada; no obstante, es claro que la cantidad de especies endémicas es proporcionalmente alta, pese a lo reducido de la Diversidad observable. Algunas de las Familias Botánicas características son las Apiáceas, Boragináceas, Brasicáceas, Compuestas y Gramíneas. Dos Familias son endémicas de estos ambientes, Nolanáceas (actualmente incluidas en las Solanáceas) y Malesherbiáceas (Solbrig, 1973; Dillon, 2005).

**Chaco.** Esta formación cubre una planicie vasta y casi ininterrumpida, a 100-500 m, extendida entre Argentina, Paraguay y Uruguay, con un área aproximada de 800,000 a 1 millón de Km<sup>2</sup> (Galera & Ramela 1997).

La Precipitación Total Anual Promedio fluctúa en una gradiente de Este a Oeste, entre 1270-350 mm. La estación seca es particularmente fuerte; el clima del Chaco está marcado por la continentalidad; las temperaturas alcanzan 49°C durante los veranos, pero las heladas son frecuentes durante los meses de invierno. Los suelos son fértiles, pero tienen drenaje pobre, con altos niveles de salinidad y alcalinidad (Prado, 1993). Por esto, la vegetación del Chaco está sujeta a una baja humedad del suelo con heladas durante la estación seca, y excesos de agua con temperaturas muy altas durante la época de lluvias. Sus forestas son dominadas por *Aspidosperma quebracho-blanco* (Apocináceas), *Schinopsis* (Anacardiáceas), *Tabebuia nodosa* (Bignoniáceas), y varias especies de *Acacia* (Leguminosas). Hay un estrato continuo de arbustos, mayormente conformado por Leguminosas provistas de espinas, Bromeliáceas, Cactáceas y algunas Gramíneas.



**Figura 4.** Principales Biomas Suramericanos del presente  
 Mapa Elaborado por T. Särkinen

## PRINCIPALES SISTEMAS DE CLASIFICACIÓN Y MAPAS DE LA ECOLOGÍA Y VEGETACIÓN DEL PERÚ

Tres Regiones Naturales dominan el paisaje del Perú, la Costa, mayormente desértica, el Ande, también conocido como la Sierra, dominado por elevadas cadenas montañosas, y la Selva Tropical húmeda existente al Este de los Andes.

Existen varios Sistemas de Clasificación Ecológica y de la vegetación para el Perú, plasmados en sus correspondientes Mapas, que representan valiosos esfuerzos para la comprensión de la realidad Ecológica del país. Los momentos en el tiempo en que fueron preparados, las herramientas empleadas para lograrlos, sus escalas, objetivos, y los criterios empleados para su elaboración han sido distintos.

Algunas diferencias entre ellos son su nivel de detalle, reflejado en la cantidad de estratos, la modalidad de delimitación de éstos, que está basada en algunos casos en la Corología de especies de Flora y Fauna representativas, o en aspectos del relieve y la fisionomía de la vegetación, o en la medición de valores Bioclimáticos cuantificables, o la combinación de estos criterios. Otra diferencia está constituida por las herramientas empleadas en cada caso, que incluyen desde recorridos directos en el terreno, hasta el uso de Aerofotografía e imágenes Satelitales. Una diferencia adicional importante es la inclusión de la vegetación *actual*, que en algunos ámbitos está muy degradada o es ya inexistente por el impacto de los procesos de deforestación, o *potencial*, es decir la que el área desarrollaría en carencia de impactos antropogénicos.

En los siguientes párrafos sumarizamos aspectos de los Sistemas de Clasificación Ecológica y de la vegetación del Perú, al igual que en la **Tabla 3**.



**Mapa de la Vegetación de los Andes Peruanos** (Weberbauer, 1922)

Este Sistema de Clasificación y su correspondiente Mapa tipifican la vegetación del Perú, con énfasis en el ámbito Andino y SubAndino del país. Fueron resultado del trabajo de Augusto Weberbauer, estudioso de la Flora peruana establecido en el Perú durante la primera mitad de los 1900s (Weberbauer, 1922; Weberbauer, 1945). El Mapa fue elaborado en base a transectos de recorrido y estudio Botánico desde el terreno, en un trabajo hercúleo a lo largo de buena parte del territorio del Perú, cartográficamente controlado con los medios de su época. Reconoce 25 formaciones vegetales en 3 regiones florísticas; está circunscrito al ámbito de influencia del Ande peruano.

**Mapa de las Ecorregiones del Perú** (Brack, 1986)

Este Mapa muestra las grandes regiones Ecológicas del país, 9 de ellas terrestres. Despliega una síntesis de las Ecorregiones o Biomas principales del país. Esta clasificación está basada en la integración de criterios Corológicos y Bioclimáticos. Elaborada en los 1980s, ha sido actualizada continuamente (ejm. Brack y Mendiola, 2010). Reconoce 9 Ecorregiones terrestres y 2 marinas. Por su clara representatividad, constituye un referente de uso extendido en el país.

**Mapa de Pisos Bioclimáticos y cultivos del Perú** (Rivas Martínez, Tovar y Galán de Mera, 1988).

Este Mapa define los principales estratos Bioclimáticos del Perú, sustentándose en el sistema de análisis del primer autor, quien ha desarrollado Índices basados en las variables climáticas, que reflejan características relevantes de las formaciones vegetales. El Mapa fue elaborado en base a recorridos en el terreno, el estudio cuantitativo de la vegetación y sus especies en localizaciones seleccionadas, el uso

de cartografía básica asociada, y la integración de una base de datos de información meteorológica. Este importante trabajo, lamentablemente, no fue publicado, y su difusión se mantuvo limitada. No obstante, su marco conceptual ha sido recogido y puesto en valor en trabajos subsecuentes (Navarro y Maldonado, 2004; Josse *et al.*, 2007).

### **Mapa Ecológico del Perú (INRENA, 1995)**

El primer Mapa Ecológico del Perú fue elaborado por Tossi y Holdridge, y publicado en 1960, basado en el sistema de clasificación por Zonas de Vida del segundo autor (Holdridge, 1978). En los años 1970s se publicó la segunda versión del Mapa Ecológico actualizado (ONERN, 1976); finalmente, en 1995, el INRENA publicó una reimpresión y actualización de esa segunda versión del Mapa.

Los criterios de clasificación Ecológica basada en **Zonas de Vida** desarrollados por Holdridge, proponen la estratificación de áreas naturales integrando el análisis de parámetros Bioclimáticos, principalmente la temperatura, transformada en **Biotemperatura**, la precipitación, altitud y latitud. En nuestro país, 84 zonas de vida son reconocibles de acuerdo a este sistema de clasificación, de un total posible de 102.

### **Mapa Forestal del Perú (INRENA, 1995)**

El Mapa Forestal del Perú ha sido elaborado teniendo como objetivo constituir una herramienta para el Manejo Forestal sostenible en el país. Su clasificación emplea como criterios principales el relieve, la accesibilidad y la densidad de la vegetación Forestal, todos ellos vinculados a la posibilidad del desarrollo del Manejo de Bosques; también criterios Corológicos y de la Fisionomía de la vegetación. Su primera versión fue preparada empleando Cartografía controlada con imágenes de Radar y Aerofotografía (Malleux, 1975); su versión más reciente ha sido refinada con el uso de Imágenes Satelitales. Reconoce 34 formaciones vegetales y Forestales.

**Tabla 3. Aspectos de los principales Mapas de clasificación Ecológica y de la vegetación en el Perú**

<b>MAPAS</b>	<b>Número total de estratos</b>	<b>Criterios de estratificación</b>	<b>Herramientas empleadas para elaboración del Mapa</b>	<b>Delimitación de estratos basada en parámetros Bioclimáticos cuantitativos</b>	<b>Considera la Vegetación actual o potencial</b>
<b>Mapa de vegetación de los Andes Peruanos, Weberbauer (1922)</b>	25 formaciones vegetales en 3 Regiones Florísticas	Bioclima, florística, fisionomía de la vegetación, corología de las especies importantes de Flora	Toma de datos y control Cartográfico desde el terreno	--	Vegetación potencial
<b>Mapa de Pisos Bioclimáticos y cultivos del Perú (Rivas-Martínez, Tovar y Galán de Mera, 1988)</b>		Bioclima, florística, fisionomía de la vegetación, corología de las especies importantes de Flora, estudios cuantitativos de las especies en diferentes formaciones	Toma de datos y control Cartográfico desde el terreno; Base de Datos Integrada de estaciones Meteorológicas.	+	Vegetación potencial
<b>Mapa de Ecorregiones del Perú, Brack (1986, con versiones actualizadas)</b>	11 Ecorregiones	Bioclima, suelo; fisionomía de la vegetación; corología de las especies importantes de Flora y Fauna	Toma de datos y control Cartográfico desde el terreno; Aerofotografía; Imágenes Satelitales para las versiones actualizadas	--	Vegetación potencial
<b>Mapa Ecológico del Perú, INRENA (1995)</b>	84 Zonas de Vida	Bioclima: precipitación, temperatura, evapotranspiración; su influencia sobre la vegetación; fisionomía de la vegetación; florística preliminar	Toma de datos y control Cartográfico desde el terreno; Base de Datos Integrada de estaciones Meteorológicas; Aerofotografía; Imágenes Satelitales	+	Vegetación potencial
<b>Mapa Forestal del Perú, INRENA (1995)</b>	34 formaciones vegetales y Forestales	Bioclima, fisionomía y densidad de la vegetación, fisiografía, y florística preliminar	Toma de datos y control Cartográfico desde el terreno; Aerofotografía; Imágenes Satelitales	--	Vegetación actual y potencial
<b>Mapa de Regiones Ecológicas (Zamora, 1996)</b>	16 Regiones Ecológicas	Bioclima, Corología y Edafología	Toma de datos y control Cartográfico desde el terreno; Aerofotografía; Imágenes Satelitales	--	Vegetación potencial
<b>Mapa de Sistemas Ecológicos de la Cuenca Amazónica de Perú y Bolivia, NATURESERVE (2007)</b>	98 Sistemas Ecológicos terrestres	Bioclima, geoformas, geomorfología, hidrografía, fisionomía de la vegetación, corología de las especies importantes de Flora	Toma de datos y control Cartográfico desde el terreno; Base de Datos Integrada de estaciones Meteorológicas Aerofotografía; Imágenes Satelitales	+	Vegetación actual y potencial
<b>Mapa de Ecorregiones, MINAM (2010a)</b>	21 Ecorregiones	Bioclima, geoformas, geomorfología, hidrografía, fisionomía de la vegetación, corología de las especies importantes de Flora	Toma de datos y control Cartográfico desde el terreno; Base de Datos Integrada de estaciones Meteorológicas Aerofotografía; Imágenes Satelitales	--	Vegetación potencial

### **Mapa de Regiones Ecológicas del Perú (Zamora, 1996)**

Este Mapa despliega una estratificación en 16 Regiones Ecológicas terrestres y dos Oceánicas. Las Regiones Ecológicas terrestres están definidas por sus características Bioclimáticas y Corológicas, pero adicionalmente, por un robusto criterio Edáfico, que confiere un interés Biogeográfico especial a esta aproximación.

### **Mapa de Sistemas Ecológicos de la Cuenca Amazónica de Perú y Bolivia (NATURE SERVE: Josse *et al.*, 2007)**

El Mapa de Sistemas Ecológicos de la Cuenca Amazónica de Perú y Bolivia desarrolla una Clasificación Ecológica basada en criterios Bioclimáticos y Corológicos. Incluye procesamientos y análisis de información Bioclimática que permiten una estratificación del paisaje basada en parámetros e Índices Bioclimáticos cuantificables, con fundamento en el Sistema propuesto por Rivas-Martínez (Rivas-Martínez y Tovar, 1982; Rivas Martínez *et al.*, 1988; Navarro y Maldonado, 2004). Como herramientas en su elaboración ha empleado Imágenes Satelitales procesadas analíticamente, y verificaciones desde el terreno. Reconoce 98 Sistemas Ecológicos terrestres.

### **Mapa de Ecorregiones del Perú (MINAM, 2010a)**

Este Mapa contiene un acercamiento a las Ecorregiones del Perú con mayor detalle a mapas anteriores. Desarrolla su clasificación empleando criterios Corológicos y Bioclimáticos, empleando como herramientas Imágenes Satelitales y cartografía actualizada. Incorpora el acervo de información Biológica y Climatológica acumulado a lo largo de muchos años por el Centro de Datos para la Conservación de la Universidad Nacional Agraria-La Molina (CDC). Reconoce 21 Ecorregiones terrestres. Integra y refina aproximaciones anteriores elaboradas por el CDC, dentro de ellas el Mapa de Ecorregiones CDC-WWF, que usamos como referencia en este libro, y se muestra en la **Figura 5** (pg. 105).

## GRANDES PAISAJES ECOLÓGICOS EN EL PERÚ DEL PRESENTE

Con la contribución de Antonio Tovar, Thomas Valqui y Reynaldo Linares

A continuación desarrollamos un sumario empleando como marco la clasificación del Perú por Ecorregiones (Brack, 1986); sobre ésta hemos consignado formaciones Ecológicas más localizadas, que revisten importancia.

**1. Ecorregión del Desierto del Pacífico** (0-1000 m, en la vertiente Occidental de los Andes), extendida entre los 5°-27° de Latitud Sur. Es una estrecha franja de formación árida, que varía en amplitud entre algunas decenas hasta más de 100 Km, con sus zonas de mayor extensión en el Norte del país. La precipitación pluvial total anual varía entre 0-100 mm, con los lugares más secos ubicados en el tercio Sur del territorio. La vegetación es esporádica, con muy baja diversidad, con predominio de especies de Flora propias de medios desérticos, como Cactáceas, árboles de Algarrobo, nombre con el que se conoce a varias especies de *Prosopis* (Leguminosas), Huarango *Acacia macracantha* (Leguminosas), y Fauna asociada.

Varias formaciones particulares se aprecian dentro de esta Ecorregión:

**1a. Formación de Lomas (Figura 12, 2-3; pg 159).** Paralelas al litoral de la Costa peruana, y a una distancia entre pocos hasta decenas de Km, se alzan las estribaciones de los Andes. La condensación de las nieblas invernales en los flancos que miran hacia el mar, sobre todo asociadas a años en que sucede el **Fenómeno del Niño**, propician la existencia de una Flora efímera y endémica, distribuida en parches, que se extiende desde el extremo Sur del país hasta el ámbito aproximado de la ciudad de Trujillo en el Departamento de La Libertad. En algunos de estos lugares se observan plantas leñosas como la Tara *Caesalpinia spinosa* (Leguminosas), Zapote *Capparis angulata* (Capparidáceas), y Mito *Carica candicans* (Caricáceas). Sobre esta formación se extiende información en el **Recuadro 7**.

**1b. Formaciones Ribereñas.** Pese a que el territorio costero es desértico, sobre todo en los tercios Central y Sur del país, muchos ríos lo disectan. Éstos han conformado valles cuyos suelos

proviene de depósitos aluviales, a veces con varios Km de amplitud. Comunidades de Flora y Fauna características habitan esos ambientes. Dentro de las plantas leñosas, son visibles árboles como el Huarango *Acacia macracantha*, Algarrobo *Prosopis limensis* (ambas de la Familia Leguminosas), Choloque *Sapindus saponaria* (Sapindáceas), Sauce *Salix humboldtiana* (Salicáceas), y el Molle *Schinus molle* (Anacardiáceas).

**2. Ecorregión del Bosque Seco Ecuatorial** (0-2800 m, en la vertiente Occidental de los Andes), emplazada entre los 0°30'–5° de Latitud Sur, en el extremo de la Costa Norte del país; incluye territorios de los Departamentos de Tumbes, Piura, Lambayeque, y pequeñas porciones de Cajamarca y la Libertad.

Se trata de un Bosque que puede ser cerrado, o los árboles hallarse espaciados. El dosel arbóreo tiene normalmente uno o dos estratos; las epífitas no son diversas pero se hallan presentes, incluyendo especies de *Tillandsia* y *Usnea* (Bromeliáceas); las Cactáceas suelen ser notorias. Estos Bosques se establecen en relieves planos de la Costa, o de pendientes suaves en el piedemonte Occidental Andino, sobre suelos arenosos a Franco-arenosos, neutros o alcalinos. Son visibles árboles como el Hualtaco *Loxopterygium huasango* (Anacardiáceas), Palo Santo *Bursera graveolens* (Burseráceas), Jacaranda *Jacaranda mimosifolia* (Bignoniáceas), Ceibo *Ceiba trichistandra* (Bombacáceas), y también los Algarrobos, *Prosopis* (Leguminosas). Dentro de los Mamíferos, el Zorro de Sechura *Pseudalopex sechurae* y el Gato de las Pampas *Leopardus pajeros*. La avifauna es variada, y alta en endemismos; ejemplo de ello son el Gavilán de dorso gris *Leucopternis occidentalis*, el Canastero *Synallaxis tithys*, y el Carpinterito *Picumnus sclater*.

**2a. Bosque de Manglar.** Los Manglares del Perú se encuentran confinados en los ámbitos costeros de los Departamentos de Tumbes y Piura; este último incluye los Manglares de San Pedro, que son los más sureños del continente americano. La extensión total de esta formación en el país es de unas 5,790 ha (MINAM, 2010b). Están representados por Bosques litorales, entre tierra firme y el mar, en las zonas de desembocadura o estuario de los ríos, en las cuales interactúan las condiciones de agua dulce y salina.

La vegetación arbórea es densa, y puede hacerse impenetrable, puesto que los árboles de Mangle desarrollan raíces aéreas, que se entrelazan a manera de zancos. El dosel de la vegetación puede alcanzar 15 m de alto en promedio, con árboles de hasta 25 m.

Algo más de un centenar de especies de plantas crecen silvestres en estas formaciones, sobre suelos arenosos, salinos y muy limitantes. El árbol dominante es el Mangle *Rhizophora mangle* (Rizoforáceas), a veces acompañado por pocas especies como Mangle Blanco *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erecta* (Combretáceas) y Jelí *Avicennia germinans* (Verbenáceas). Dentro de las especies de Fauna notorias se observan el Cocodrilo de Tumbes *Crocodylus acutus*, Mamíferos como la Nutria del NorOeste *Lutra longicaudis*, y el Perro conchero *Procyon cancrivorus*. Una diversidad de Fauna marina es propia en esta formación, incluyendo cangrejos, langostinos, almejas, conchas, y muchas especies de peces, que proliferan en las interfases de agua salina y dulceacuícola. La avifauna es variada, observándose Flamencos *Phoenicopterus chilensis*, y Aves endémicas como las Gallinetas *Aramides axillaris* y *Rallus longirostris*, la Garza *Tigrisoma mexicanum*, y la Reinita del Mangle *Dendroica petechia*.

**3. Ecorregión del Bosque Tropical del Pacífico** (100–800 m, en la vertiente Occidental de los Andes); se extiende desde la zona de El Caucho de la Provincia de Pampas de Hospital, en el Departamento de Tumbes, hasta Ecuador. Es una formación singular de Bosque Tropical cálido y húmedo, con registros de Precipitación Total Anual mayores a 2,500 mm, existiendo récords de hasta 10,000 mm (Brack, 1986). Se observan árboles de grandes proporciones, hasta 40 m ó más de altura, y 2 ó más m de diámetro; la estructura del Bosque contiene varios estratos. El suelo es arcilloso y compacto; el aspecto general es similar al de las forestas del ámbito de Iquitos. Se observan árboles como el Palo Balsa *Ochroma pyramidale*, (Bombacáceas), Huásimo *Guazuma ulmifolia* (Esterculiáceas), Huampo, *Heliocarpus americanus* (Tiliáceas), Bálsamo, *Myroxylon peruiferum* (Leguminosas), Mashonaste *Clarisia biflora* (Moráceas), y Hualaja *Zanthoxylum rhoifolium* (Rutáceas), acompañados de especies endémicas como el Huarapo *Terminalia valverdae* (Combretáceas).

La Fauna silvestre es similar a la que se observa en la llanura de la Amazonía, incluyendo primates como el Mono Coto *Alouatta palliata*, el

Machín blanco *Cebus albifrons*, y otros Mamíferos como el Sajino *Pecari tajacu*, Venado *Mazama americana*, Tigrillos *Leopardus pardalis* y el Jaguar *Panthera onca*. Se hallan también presentes Reptiles como el endémico Cocodrilo de Tumbes *Crocodylus acutus*, acompañados de una variada avifauna.

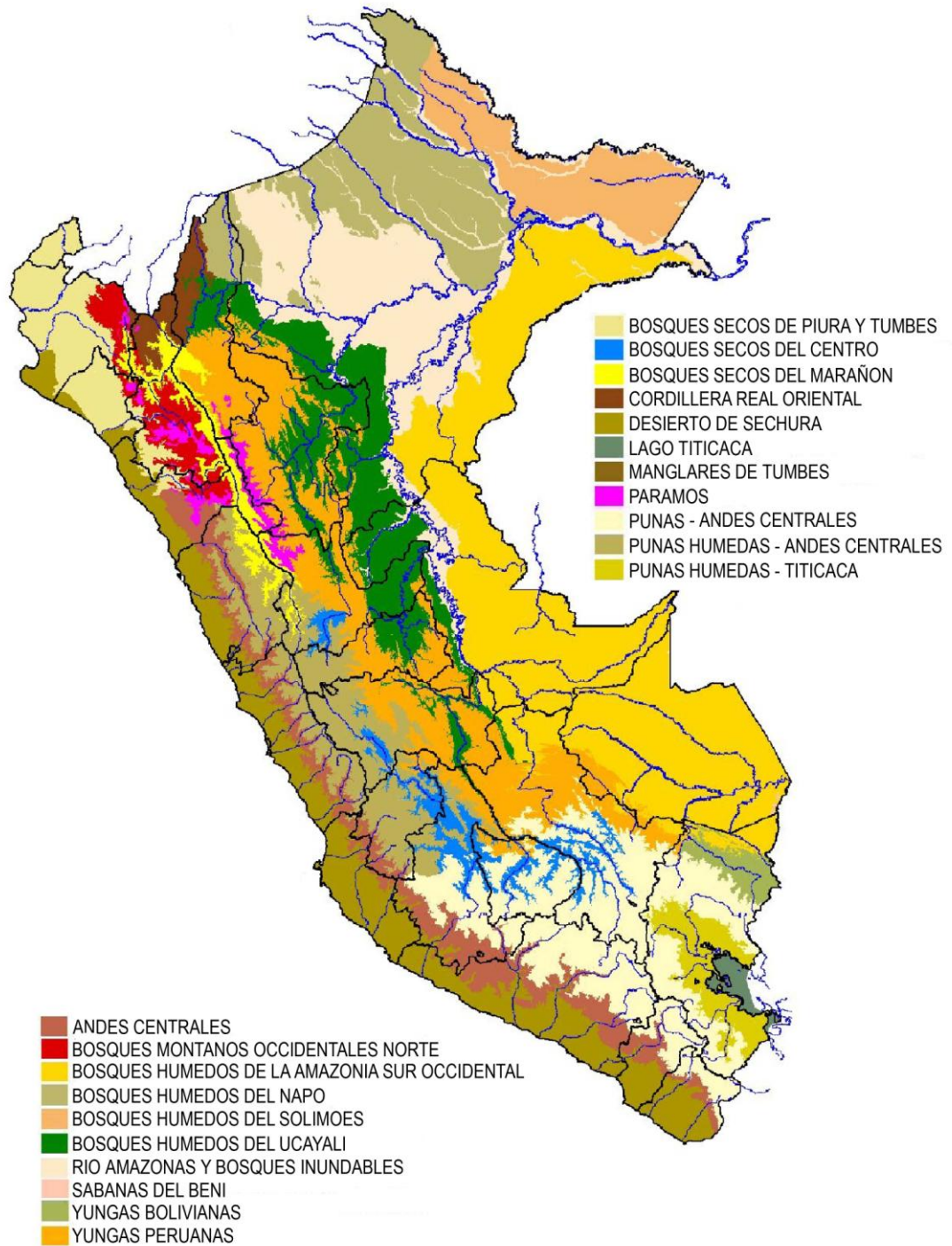
**4. Ecorregión de la Serranía Esteparia** (1000-3800 m, en la vertiente Occidental de los Andes). Desde el Departamento de La Libertad, a 7°40' de Latitud Sur, hasta el Norte de Chile. Se trata de un ambiente semiárido, mayormente dominado por vegetación Gramínea y matorral; se observan esporádicamente árboles como la Tara *Caesalpinia spinosa*, el Mutuy *Senna (Cassia) birostris* (ambas Leguminosas) y el Huaranhuay *Tecoma sambucifolia* (Bignoniáceas). Dentro de la Fauna silvestre presente hay Mamíferos como el Guanaco *Lama guanicoe*, el Zorro Andino *Pseudalopex culpaeus*, el Puma *Puma concolor*, el Venado gris *Odocoileus virginianus*, y Aves como el Cóndor *Vultur griphus*.

Dentro de esta Ecorregión se distinguen varias formaciones:

**4a. Bosque Tropical Estacionalmente Seco (BTES).** Este es un término genérico empleado para designar varios tipos de Bosques caracterizados por ciertos parámetros Bioclimáticos. En ellos la Temperatura Anual Promedio está encima de 20°C; la Precipitación Total Anual Promedio es menor a 1600 mm, y hay un período de por lo menos 5-6 meses con menos de 100 mm de lluvia.

Poseen una vegetación predominantemente leñosa, sin una cubierta continua de Gramíneas, cuya presencia es característica en las formaciones de **Sabana**; las últimas se establecen usualmente en suelos pobres. Los árboles y arbolitos que conforman los BTES son deciduos, de 3–10 m de altura, alcanzando esporádicamente hasta 25 m, conformando un dosel que puede ser cerrado o semi cerrado (Pennington *et al.*, 2006; Palacios y Reynel, 2011). Dentro de este tipo de formación en Suramérica, se incluyen Bosques Tropicales deciduos, Selvas de bajura también caducifolias, y Caatingas.





**Figura 5.** Ecorregiones del Perú del presente (aproximación de CDC-WWF, 2006)

## BTES de los valles interandinos del Norte, Centro y Sur

Los BTES interandinos están compuestos principalmente por fragmentos y remanentes de BTES en las laderas de los valles de los ríos Huancabamba en el Departamento de Piura, así como del Marañón, Mantaro, Apurímac y sus tributarios, además de fragmentos esporádicos en Cusco (Quillabamba) y Puno (Sandia).

En el valle del río **Huancabamba**, se les observa en la región más baja, con límite altitudinal superior entre los 1500-2200 msnm, y con predominio de vegetación seca. También en el valle del río **Marañón**, incluyendo los ríos Utcubamba, Chamaya y Chotano, en el Departamento de Cajamarca, y el Llaucano en Amazonas, con un límite altitudinal superior entre 1500-1800 m. Esporádicamente, en áreas en los Departamentos de Ancash, La Libertad y Cajamarca.

En el estrato arbóreo de los BTES en estas áreas predominan especies de la Familia Leguminosas, *Acacia macracantha*, *Anadenanthera colubrina*, *Parkinsonia praecox*, acompañadas de especies de otras Familias Botánicas en menor abundancia, como *Aspidosperma polyneuron* (Apocináceas), *Tabebuia chrysantha* (Bignoniáceas), *Ceiba insignis* (Bombacáceas), *Cordia iguaguana* (Boragináceas), *Croton thrurifer* y *Hura crepitans* (Euforbiáceas). Las Cactáceas de porte arbóreo son notorias; dentro de ellas, por ejemplo, *Armatocereus rauhii*, *Brownigia altissima* y *Espostoa lanata*.

Dentro de la Fauna silvestre presente, están Mamíferos como el Zorro Andino *Pseudalopex culpaeus* y el Puma *Puma concolor*. La avifauna presenta numerosos endemismos, dentro de los cuales podemos mencionar al Perico *Forpus xanthops*, el Picaflor *Leucippus taczanowskii*, el Zorzal del Marañón *Turdus maranonicus*, y los Gorriones *Incaspiza laeta*, *Incaspiza watkinsi*, y *Melanopareia maranonica*.

Los Sistemas de los ríos **Mantaro** y **Apurímac**, en la Sierra Central y Sur del país, comprenden también formaciones fisionómicamente similares a las de las llanuras de la Costa Norte, Xerófilas. El límite superior de esta formación fluctúa entre 1800-2400 m.

Dentro de su componente arbóreo pueden observarse los Cedros de altura *Cedrela weberbaueri*, *Cedrela angustifolia* (Meliáceas), el Quishuar *Buddleja incana* (Buddlejáceas), el Pisonay *Erythrina edulis* y *E. falcata*, la Tara *Caesalpinia spinosa* (Leguminosas), el Molle *Schinus molle* (Anacardiáceas), el Chachacomo *Escallonia resinosa* (Grosulariáceas), así como el Pati *Eriotheca ruizii* (Bombacáceas). Algunos animales silvestres conspicuos son el Zorro Andino, *Pseudalopex culpaeus*, el Puma *Puma concolor*, el Venado gris *Odocoileus virginianus* y el Guanaco *Lama guanicoe*. Varias especies de Aves endémicas se hallan asociadas a esta formación.

**4b. Bosques subxerófilos relictuales del flanco Oeste.** En el flanco Oeste de los Andes, entre 4°-12° S, las laderas son particularmente áridas; no obstante, entre los 1000-3200 m de altitud, se observan parches esporádicos de Bosques Subxerófilos relictuales. Ellos reciben la condensación procedente de nubes que trasponen la cordillera desde la vertiente Atlántica, las cuales pierden humedad conforme descienden por la vertiente del Pacífico, diluyéndose a unos 2000 m.

Unos 300 parches individuales de este tipo de Bosque, cubriendo una extensión de unas 32,000 ha, han sido documentados en esta zona (Valencia, 1990; Cano y Valencia, 1992). Se caracterizan por ser ralos y tener un dosel de baja estatura. La diversidad de especies arbóreas se hace menor con la disminución de la Precipitación Total Anual y de la continuidad de ésta, en un gradiente desde 1400 mm y estación seca de 1 mes a los 4° S, hasta 300 mm y estación seca de 7-8 meses a los 12° S.

Un ejemplo de este tipo de formación es el Bosque de Zárate, ubicado a la altura del poblado de San Bartolomé en el valle del río Rímac. El dosel arbóreo y arbustivo está representado por plantas de la Familia de las Compuestas, y Géneros como *Caesalpinia* (Leguminosas), *Myrcianthes* (Mirtáceas), *Oreopanax* (Araliáceas), *Delostoma* (Bignoniáceas), y *Symplocos* (Simplocáceas). La cantidad de endemismos es notable. Algunas de las especies presentes son raras, como *Oreopanax oroynus* y *Myrcianthes quinqueloba*.

**4c. Bosques Montanos Nublados del NorOeste.** Se aprecian también varias áreas disyuntas, de extensión relativamente pequeña, entre 1500–3500 m de altitud, en los Departamentos de Cajamarca, con extensiones menores en Piura. Todas ellas se encuentran emplazadas al Oeste del valle del Marañón, mayormente en cuencas interandinas, extendiéndose ocasionalmente a los flancos Oeste de los Andes. El área total actual de estas formaciones es reducida, menor a unas 7000 ha (MINAM, 2010b). Contienen los extremos Sur de distribución de muchas especies propias de los Andes de Venezuela, Colombia y Ecuador; un ejemplo de ello es *Schmardaea microphylla* (Meliáceas), árbol relacionado a la Caoba, así como *Zanthoxylum lepidopteriphilum* (Rutáceas; Reynel, 1995). Familias Botánicas arbóreas comunes en esta formación son Araliáceas, Compuestas, Lauráceas, Melastomatáceas, Meliáceas, Mirtáceas, Rubiáceas, y Solanáceas; se halla también visible el Género *Weinmannia* (Cunoniáceas). La diversidad es alta, pero está escasamente referenciada. Los niveles de endemismo existentes son altos, observándose varias especies únicas, como *Cedrela molinensis* (Pennington y Muellner, 2010). La destrucción de estos Bosques ha sido tan intensa en las últimas décadas, que escasos fragmentos los representan.

**5. Ecorregión de la Puna** (Encima de 3800 m, alturas Andinas). Andes, al Sur del paso de Porculla en el Departamento de Lambayeque, hasta la frontera con Bolivia y Chile. Se caracteriza por su clima gélido, y está mayoritariamente cubierta por plantas Gramíneas como el Ichu *Stipa ichu*; también herbáceas, muchas de ellas de las Familias Compuestas y Solanáceas, y arbustivas como *Margyricarpus strictus* (Rosáceas) y *Colletia spinosissima* (Ramnáceas). La Vicuña, *Vicugna vicugna*, es un animal actualmente observable en esta formación.

Pese a las condiciones limitantes, se observan esporádicos parches de Bosques, conformados por árboles de Quinual (*Polylepis racemosa*, *P. incana*, *P. weberbaueri*, y varias otras especies de este Género). Se trata de Bosques densos o semidensos, con un dosel de un solo estrato y árboles achaparrados, cuyos promedios de altura fluctúan entre 2-4 m, con diámetros entre 20-50 cm, aunque algunos individuos pueden aproximarse al metro de diámetro. Poseen una avifauna característica y en muchos casos endémica, compuesta por Aves como *Leptasthenura yanacensis*, *L. xenothorax* y *Oreomanes fraseri*.

**6. Ecorregión del Páramo** (Encima de los 3200 msnm) Desde Colombia y Ecuador, con una pequeña porción que ingresa al Norte del Perú, en ambas vertientes de los Andes. A diferencia de los Páramos en estos otros países, en el Perú la formación carece de las características plantas de *Espeletia* (Compuestas). La mayor área de esta formación se observa en las alturas de los Departamentos de Cajamarca y Piura, al Norte del Paso de Porculla (Brack y Mendiola, 2010), aunque algunas clasificaciones la extienden hasta los Departamentos de La Libertad, con pequeñas extensiones en Lambayeque, San Martín, Amazonas y Huánuco (MINAM, 2010a). Se trata de una Ecorregión similar a la Puna, pero mucho más húmeda, con suelos a menudo anegados. La Flora incluye arbustos de las Familias Ericáceas y Compuestas, algunos endémicos; dentro de la Fauna Silvestre propia de este ámbito se hallan el Tapir Pinchaque *Tapirus pinchaque*, y el Venado Colorado del Páramo *Mazama rufina*.

**7. Ecorregión de la Selva Alta o Yungas** (800-3800 m, en la vertiente Este de los Andes). También es llamada Ceja de Selva; se trata de Bosques húmedos o subhúmedos, observables a lo largo de casi todo el estrato Premontano y Montano de la Amazonía Andina, en un relieve colinoso a Montañoso, en pendientes usualmente fuertes, sobre suelos ácidos a neutros, francos a arcillosos, con alta pedregosidad. La Foresta es densa a semidensa, con un dosel arbóreo cuyas alturas promedio fluctúan entre 9-25 m, aunque algunos árboles pueden alcanzar gran tamaño, hasta 40-45 metros de altura, y 2-3 m de diámetro.

**7a. Bosque Montano Nublado (BMN).** Este estrato de Bosque se sitúa aproximadamente entre 2000-3500 m, rango de altitud de la condensación de humedad de nubes procedentes de la llanura de la Amazonía, que se desplazan en dirección Este-Oeste.

La presencia de plantas epífitas, dentro de ellas Orquídeas y Bromeliáceas, es notoriamente alta, así como la cubierta de Musgos y líquenes sobre los troncos de los árboles. Dentro de la Flora arbórea, un grupo frecuente es la Familia Lauráceas; son también característicos los árboles de Romerillo o Ulcumano del Género *Podocarpus* (Podocarpáceas); otros Géneros frecuentes son *Hedyosmum* (Clorantáceas) y *Weinmannia* (Cunoniáceas). El árbol de la Quina o Cascarilla *Cinchona officinalis* (Rubiáceas), cuya corteza es medicinal, y es también el Arbol Nacional del Perú, es

emblemático en esta formación, al igual que el Aliso *Alnus acuminata* (Betuláceas).

Pese a que no hay una alta diversidad de Palmeras, en algunas localizaciones se observan rodales de las Palmeras Andinas *Ceroxylon*. La presencia de Helechos puede ser elevada, y los Helechos arbóreos son predominantes en algunos sectores (Reynel y Honorio, 2004).

Los niveles de Diversidad Alfa y de dinámica del Bosque existentes en este estrato son muy altos, con valores de especies por área, mortalidad, colonización y crecimiento de la Biomasa Forestal comparables a los de la llanura de la Amazonía (Aguilar y Reynel, 2009).

Elementos frecuentes de la Fauna silvestre son el Oso de Anteojos *Tremarctos ornatus*, el Puma *Puma concolor*, especies de Ardillas, *Sciurus*, y Monos como los Choros; en el ámbito Norte de esta formación se halla el endémico Choro de cola amarilla *Oreonax (=Lagothrix) flavicauda*. La avifauna es variada y de interés por sus endemismos, dentro de ellos el vistoso Gallito de las rocas *Rupicola peruvianus*, el Carpintero escarlata *Campephilus haematogaster*.

**7b. Bosque Premontano húmedo del flanco Este** El estrato de Bosque Premontano se sitúa aproximadamente entre 600-2000 m, por encima del rango de altitud de la llanura aluvial, pero por debajo del Bosque Montano Nublado y su cinturón de condensación de humedad. La presencia de plantas epífitas, dentro de ellas Orquídeas y Bromeliáceas, es baja en términos relativos, así como la de Helechos Arbóreos, y la cubierta de musgos y líquenes en los troncos de los árboles. Estas diferencias son notorias al comparar este estrato con los BMN.

La composición de la Flora arbórea es muy similar a la de la Ecorregión de la Selva Baja, con predominio de las Familias Leguminosas, Moráceas, Rubiáceas, Lauráceas, Euforbiáceas; no obstante, hay varias otras que se hacen infrecuentes o desaparecen, especialmente por encima de 1200 m, dentro de ellas las Burseráceas (Copales), Lecitidáceas (Machimangos, Castañas) y Miristicáceas (Cumalas). Las Palmeras son otro grupo cuya frecuencia se hace marcadamente menor, comparativamente a la

llanura de la Amazonía. Pocos grupos son exclusivos en este estrato; *Juglans neotropica*, el árbol de Nogal, es bastante característico en las localizaciones de la Selva Central.

El Bosque Premontano es el estrato más dramáticamente alterado por la presencia humana en el país, casi en su totalidad, como se desprende de los monitoreos de deforestación realizados (INRENA, 2005); la fácil accesibilidad y la presencia de suelos aptos para agricultura han sido factores altamente gravitantes en su destrucción.

La Fauna Silvestre visible en este ambiente es mayormente compatible con la de la Selva Baja o llanura de la Amazonía, aunque hay elementos distintivos a lo largo de las diferentes localizaciones de este estrato en el Perú, como los Tucanes del Género *Ramphastos*, el Mono Pichico común *Saguinus fuscicollis* y la Pacarana o Machetero *Dinomys branicki*. En la Selva Central peruana, se hallan presentes los Gallitos de las Rocas *Rupicola peruvianus*, aun observables en sitios no impactados por la acción del hombre.

**8. Ecorregión del Bosque Tropical Amazónico o Selva Baja.** (100-800 msnm, en la vertiente Oriental de los Andes). Bosque húmedo y lluvioso de la llanura de la Amazonía; es un ámbito con notable diversidad de especies de Flora y Fauna.

Se trata de una formación de Bosque Tropical húmedo con dosel cerrado, dominado por árboles de gran tamaño, que pueden alcanzar 2-3 m de diámetro y comúnmente 30-40 m de altura, existiendo individuos de hasta 50 ó más m de altura. El Bosque maduro comprende un estrato conformado por un dosel continuo, otro constituido por árboles emergentes esporádicos, de mayor tamaño, y estratos inferiores conformados por vegetación de menor porte, arbolitos y arbustos. Hay especies forestales de gran porte como la Caoba *Swietenia macrophylla*, el Cedro *Cedrela odorata* (Meliáceas), la Castaña *Bertholletia excelsa* (Lecitidáceas); árboles colosales como las Lupunas del Género *Ceiba* (Bombacáceas) y los árboles de Ojé del Género *Ficus* (Moráceas), así como muchos otros.

Dentro de las Familias arbóreas más importantes se observan las Leguminosas, Moráceas, Lauráceas, Miristicáceas, Sapotáceas,

Anonáceas, Bombacáceas y Rubiáceas, entre varias. Existe una alta presencia de plantas epífitas, dentro de ellas Orquídeas y Bromelias; también lianas, dentro de las cuales predominan las Familias Bignoniáceas, Leguminosas, y Menispermáceas. La diversidad de Helechos, así como la de Palmeras, es muy alta; existen Helechos de porte arbóreo, aunque no son predominantes. Los suelos en este ámbito son característicamente ácidos, arcillosos, a menudo muy compactados, con escasa o nula pedregosidad.

Los niveles de Diversidad Alfa y de dinámica del Bosque existentes en este estrato son un récord entre los Biomas del planeta, con los mayores valores de especies por área, mortalidad, colonización y crecimiento de la Biomasa Forestal, lo cual ha sido puesto en relieve en numerosos estudios (Gentry, 1979, 1988a, 1988b, 1989, 1992; Gentry y Ortiz, 1993; Phillips *et al.*, 1994; Clinebell *et al.*, 1995; Nebel *et al.*, 2001; Phillips y Miller, 2002). En este ámbito, en décadas recientes, se ha documentado varios récords globales de Diversidad de especies para diferentes grupos de organismos. Por ejemplo, para la Diversidad de Flora arbórea, casi 300 especies por hectárea, en el ámbito Iquitos-Yanamono y la Reserva Nacional de Allpahuayo-Mishana (Gentry, 1988b); en Balta, Dp. de Ucayali, el inventario más vasto de Mamíferos del mundo; y en Tambopata, Dp. de Madre de Dios, el récord mundial en número de Aves, 545 especies en 5.5 km<sup>2</sup> (CDC-UNALM, s/f). Dentro de la Fauna silvestre en esta formación, podemos mencionar Mamíferos como el Venado, *Mazama americana*, el Sajino *Pecari tajacu*, la Huangana *Tayassu pecari*, el Tapir *Tapirus terrestris*, Felinos como el Tigrillo *Leopardus pardalis*, el Jaguar u Otorongo *Panthera onca*, una variedad de primates, tales como el Maquisapa o Mono araña *Ateles chamek*, el Mono Choro *Lagothrix lagotricha*, el Coto *Alouatta seniculus*, y los Pichicos, *Saguinus*; también Roedores como el Majás, *Agouti*. Dentro de los Reptiles destacan los Lagartos *Paleosuchus palpebrosus* y *Paleosuchus trigonatus*, variedades de Tortugas y de ofidios, dentro de ellos varios venenosos, como la Shushupe, *Lachesis muta*, la Jergón, *Bothrops* spp. y la Naca-naca, *Micrurus lemniscatus*. La diversidad de Aves es muy alta.

Varias formaciones Ecológicas diferenciadas se perciben al interior de la Ecorregión de la Selva Baja, y son señaladas a continuación.



### 8a. Bosques húmedos del Napo

Esta formación de Bosques se ubica en el extremo Norte de la llanura Amazónica del Perú, al Norte del río Amazonas, en los territorios ubicados entre los ríos Napo y Tigre-Corrientes, en el Departamento de Loreto, incluyendo también una pequeña porción de Bosques de llanura en el Departamento de Amazonas. En toda su extensión, comprende altitudes entre 110-400 msnm, y se ubica en terrenos muy planos, abarcando terrazas aluviales. Se desarrolla sobre suelos arcillosos y ácidos, con nula o escasa pedregosidad. Estos Bosques de bajura suelen involucrar extensas áreas de pantanos y Aguajales con predominio de *Mauritia flexuosa* y otras palmeras. Algunas especies de Fauna silvestre se hallan particularmente presentes en este ámbito, como el Manatí *Trichechus inunguis*, el Oso hormiguero *Myrmecophaga tridactyla*, el Lagarto negro *Melanosuchus niger*, y Aves como el Trompetero *Psophia crepitans*, presente al Norte del río Amazonas, *Xipholena punicea* con distribución casi exclusiva en este ámbito, Paucares del Género *Cacicus*, y otras.

### 8b. Bosques húmedos del NorEste, con influencia Guayanense

Este ámbito exhibe cierta influencia florística de especies de las Guayanas y el NorOeste de Brasil, aunque no se trata de una formación con límites claramente precisables. Se extiende al extremo NorEste del Departamento de Loreto, al Este del río Napo y Norte del Amazonas, desde la confluencia de ambos, hasta la frontera con Colombia, en un paisaje de llanuras aluviales, sobre suelos característicamente arcillosos, ácidos, con nula o escasa pedregosidad.

Algunos ejemplos de especies que se hallan confinadas en este ámbito y son observables en territorios adyacentes de la Amazonía Colombiana y Brasileña, son los árboles de la familia Moráceas *Perebea humilis*, *Perebea glabrifolia*, *Naucleopsis krukovii*, así como las Meliáceas *Trichilia stipitata* y *Guarea carinata*.

### 8c. Bosques inundables de la bajura del río Amazonas, el Abanico hidrográfico del Pastaza y la Depresión de Ucamara

Estos Bosques, situados en áreas inundables en el Departamento de Loreto, se extienden a lo largo del Amazonas y sus tributarios principales. Incluyen el llamado Abanico del Pastaza, entre los ríos Corrientes y Morona, comprendiendo territorios hacia el Sur, hasta el río Ucayali, en altitudes situadas entre los 110-300 m.

Se caracterizan por la presencia, en muchas áreas, de anegamiento durante varios meses del año, incluyendo Bosques inundables de riberas, pantanos, zonas pantanosas con empozamientos de aguas permanentes, como las *Cochas*, lagunas meándricas abandonadas por la dinámica de los ríos y también Aguajales. Las especies de plantas que se adaptan a estos medios limitantes son relativamente pocas y distintivas. La cubierta vegetal es densa o semidensa, y la altura del dosel puede ser algo inferior en las zonas ribereñas, fluctuando entre 5-25 m de alto. Los suelos son arcillosos, ácidos, frecuentemente hidromórficos. La extensión de Aguajales y pantanos en la Amazonía peruana, tal como se visualiza en el Mapa del Patrimonio Forestal del país, es de más de 6'060,000 ha (2010b).

En los Bosques inundables de bajura y áreas hidromórficas, el componente predominante suelen ser las Palmeras. Se pueden mencionar, dentro de las más notables, el Aguaje *Mauritia flexuosa*, Ungurahui *Oenocarpus bataua*, Pijuayo *Bactris gasipaes*, las palmas de Chambira del Género *Astrocaryum*, la Huacrapona *Socratea exorrhiza* y Cashapona *Iriartea deltoidea*. Acompañando esta vegetación se observan árboles de *Ficus* (Moráceas), *Cecropia*, *Pourouma*, *Coussapoa* (Cecropiáceas), *Ceiba* (Bombacáceas), *Symphonia*, *Clusia*, *Caraipa* (Clusiáceas), *Aspidosperma* (Apocináceas) y *Carapa* (Meliáceas).

Existe una Fauna silvestre característica de los medios hidromórficos; Mamíferos como el Ronsoco *Hydrochaeris hydrochaeris*, Reptiles como el Lagarto negro *Melanosuchus niger*, una diversidad de ofidios como la Boa *Boa constrictor*, y una variedad de serpientes venenosas; Tortugas como la Taricaya *Podocnemis unifilis*, y la Mata-mata *Chelus fimbriatus*; varias

especies de Ranas arbóreas del Género *Dendrobates*, y dentro de los peces, las notables Anguilas eléctricas *Electrophorus electricus*. Destacan también Aves visibles en los Aguajales, como Garzas de los Géneros *Ardea*, *Tigrisoma*, *Zebrilus*, la Chiroca del Aguaje *Icterus chrysocephalus*, Guacamayos y Tucanes.

#### **8d. Bosques húmedos de las Sierra de Contamana, Contaya y Divisor**

En estos Bosques se aprecia un relieve inusual para la llanura de la Amazonía, conformado por cadenas colinosas que se extienden por varias decenas de kilómetros, elevándose hasta casi mil metros en altitud. Un mosaico de ambientes se despliega como resultado de las variaciones en la topografía y del efecto diferenciado de ésta en la intercepción de la humedad procedente del Este. Hay Bosques de neblina similares a Bosques Montanos Nublados, pero situados a menor elevación, con abundancia de Bromelias en sus partes más altas; formaciones propias de afloramientos rocosos; también ambientes compatibles con los de la bajura de la Amazonía y los Bosques Premontanos. El ámbito ha sido prospeccionado escasamente; no obstante, se ha documentado la presencia de varios elementos singulares. Elementos notorios de la Flora arbórea son las especies de *Podocarpus*, Coníferas nativas peruanas. Dentro de los Mamíferos, destaca la Ardilla *Sciurus pyrrhinus*, que era considerada endémica de los Bosques Montanos Nublados del Centro del país; la variedad de Primates, representados por 16 especies, constituye un récord de Diversidad no solo para la Amazonía, sino en los Bosques húmedos en general. Dentro de las Aves, es notorio el endémico Hormiguero o Batará del Divisor *Tamnophilus divisorius* (Tovar *et al.*, 2009).

#### **8e. Bosques húmedos de llanura del Departamento de Madre de Dios**

Este ámbito de Bosques húmedos de llanura se halla separado de aquellos más norteños por el Arco de Fitzcarrald, emplazado en el límite entre los Departamentos de Ucayali y Madre de Dios. Posee un relieve con mayor altitud, en promedio, que el de los

Departamentos de Loreto y Ucayali, y pertenece a la Cuenca Hidrográfica del río Madre de Dios-Madeira.

Algunas especies arbóreas de la Amazonía peruana presentan una distribución mayoritariamente polarizada hacia este ámbito, por ejemplo la Castaña o Nuez de Brasil *Bertholletia excelsa* (Lecitidáceas), y la Shiringa o Caucho *Hevea brasiliensis* (Euforbiáceas).

La diversidad de la avifauna es muy alta, comprendiendo algunas especies con distribución casi exclusiva o mayoritaria en este ámbito, como los llamativos Guacamayos *Primolius couloni*, los Tucanes *Pteroglossus beauharnaesii*, Carpinteros como *Picumnus subtilis* y las Cotingas *Conioptilon mcilhennyi*.

#### **8f. Pacales**

En algunos sectores son observables amplias extensiones cubiertas casi exclusivamente por especies de Bambú nativo, del Género *Guadua* (Gramíneas); dichas áreas son localmente conocidas como **Pacales**, y alcanzan superficies importantes en la llanura Amazónica de los Departamentos de Cuzco, Madre de Dios y Ucayali. *Guadua* conforma rodales que pueden hacerse impenetrables por la densidad de cañas presentes, y el hecho de que varias de estas especies están provistas de aguijones. Estas zonas no ostentan una alta diversidad, pero el ensamblaje de especies es muy particular, incluyendo una avifauna propia, como por ejemplo las Aves especialistas en Bambú *Cymbilaimus santaemariae*, *Cercomacra manu*, y *Drymophila devillei*.

**9. Ecorregión de Sabana** (100-350 m, en el extremo Sur de la Amazonía). Pampa del Heath, en el Departamento de Madre de Dios, en un clima estacional a semiárido; en él se observa vegetación Gramíneas acompañada de árboles y palmeras espaciados. Las diferencias entre Sabanas y BTES están discutidas en el párrafo correspondiente a éstos. Esta zona constituye el único hábitat en el Perú del Ciervo del Pantano *Blastocerus dichotomus*, el Lobo de Crin *Chrysocyon brachyurus*, y ostenta un número elevado de Aves endémicas.

Adicionalmente, áreas pequeñas de Sabana pueden observarse en los flancos amazónicos del Perú. Algunas de ellas se asemejan florísticamente a ambientes de Cerrado. Han recibido poca atención reciente, especialmente en discusiones sobre la Biogeografía de las Sabanas Neotropicales (Weberbauer, 1945; Scott, 1978; Bridgewater *et al.*, 2003; Pennington *et al.*, 2006).

Estas pequeñas áreas pueden variar entre 100 hectáreas hasta algunas pocas hectáreas de tamaño. Las más extensas se pueden observar en el Gran Pajonal de los Departamentos de Ucayali, Junín y Pasco, pero también se les encuentra en el valle del río Urubamba, la región Tarapoto, y bajo la forma de pequeños fragmentos de pocas hectáreas de extensión, en el valle de Chanchamayo del Departamento de Junín (Scott, 1978; Palacios y Reynel, 2011).

**10. Ecorregiones Oceánicas.** Adicionalmente a las Ecorregiones terrestres mencionadas, se reconoce dos Ecorregiones marítimas en el Perú, la **Ecorregión del mar frío de la Corriente peruana**, al Sur de los 5° de Latitud Sur, de aguas frías, y la **Ecorregión del mar Tropical**, al Norte de los 5° de Latitud Sur, con aguas cálidas.

## EL PROBLEMA DE LOS VACÍOS DE PROSPECCIÓN Y CONOCIMIENTO DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA DEL PERÚ

¿Cuánto conocemos la Megadiversidad de las plantas y animales que pululan en las tierras cálidas de Suramérica? ¿Cuán cercanamente hemos prospeccionado los ambientes naturales que existen en países con tan alta diversidad, y para algunos de sus escenarios, con tan grandes problemas de accesibilidad, como los observables en el territorio peruano y de los países adyacentes? ¿Será posible formarnos una idea coherente de los patrones de la Diversidad existente en estos territorios? Comprender las limitaciones en el conocimiento de la Diversidad Biológica discurre por esas reflexiones.

Los vacíos de prospección para algunos grupos de organismos son muy grandes. Para el caso de las plantas Neotropicales, son precarios en varios países. Algunos autores han avanzado diagnósticos, indicando que existen espacios de gran extensión, con Biota prácticamente desconocida, en un escenario de especies que se

extinguen por el arrasamiento de sus ambientes (Honorio y Reynel, 2003; Joppa *et al.*, 2010; Scheffers *et al.*, 2012).

En los países Andino-Amazónicos hay extensos territorios prácticamente desconocidos desde el punto de vista de su inventario Biológico. Lo son pues no están documentados mediante colecciones de especímenes tangibles, positivamente identificables por la comunidad estudiosa y científica, que permitan aclarar de manera sólida la presencia o ausencia de especies raras o únicas en determinados ambientes, y de este modo consolidar el conocimiento de su distribución. La posibilidad de reflejar aspectos tales como las concentraciones de plantas y animales singulares, las distribuciones reales de las especies, etc., tropiezan con las limitaciones de la base de información disponible.

Un análisis pormenorizado de la situación en territorio brasileño ha revelado que el ritmo de descripción de especies nuevas para la ciencia en las últimas décadas en este país alcanza una especie descrita cada dos días (Sobral y Stehmann, 2009). Algunos estudios han estimado que el porcentaje de especies de plantas aun no conocidas para la ciencia, mayormente emplazadas en zonas Megadiversas, es de un 15%. Países como Perú y Ecuador albergarían, de acuerdo a estimados bien cimentados, posiblemente el doble, es decir un 30% de Flora no descrita, equivalente a casi 6,400 especies (Joppa *et al.* 2010).

El establecimiento de una red de Parcelas Permanentes en los Bosques Montanos Nublados de la Selva Central del Perú ha evidenciado, para cada hectárea estudiada en detalle, la presencia de al menos una especie nueva para la ciencia (Antón y Reynel, 2004). El estudio detallado a nivel de las poblaciones de una especie permite, asimismo, revelar la existencia de **Especies Crípticas**; ejemplos en ese sentido, relacionados a la Flora peruana, se muestran en el **Recuadro 13-5**.

¿Cuánto conocemos la realidad Biológica, y particularmente la de la Diversidad Alfa, en el territorio peruano? En el **Recuadro 5** se resumen los resultados de una evaluación centrada en esta interrogante, en el espacio de los Bosques húmedos del país (Honorio y Reynel, 2003). Estos resultados han sido reiterados en estudios posteriores (Tobler *et al.*, 2007), e ilustran el precario estado actual de conocimiento sobre la realidad Biológica del Perú, país Megadiverso, vasto, y en gran medida, aun desconocido.

### Recuadro 5

## VACÍOS DE CONOCIMIENTO DE LA FLORA DE LOS BOSQUES HÚMEDOS DEL PERÚ

Eurídice Honorio y Carlos Reynel

En el territorio del Perú, colecciones Botánicas efectuadas en parajes que van desde los más accesibles hasta los más alejados del país, se han ido acumulando históricamente en Museos y Herbarios, que son los depositarios de los correspondientes especímenes y su información asociada. Éstos ponen en evidencia la alta Diversidad Biológica, y la presencia de especies nuevas y únicas en muchas localizaciones. El trabajo de colección, o adquisición de muestrarios, constituye la línea de base que documenta la Diversidad Alfa, y es el respaldo científico que permite afirmar inequívocamente la existencia de alguna especie, por ejemplo una muy rara o infrecuente, en determinados ambientes.

Podemos plantearnos varias preguntas en torno a este proceso de prospección de la Biodiversidad, en particular para las áreas de Bosque húmedo de nuestro país. ¿Cuánto del Bosque húmedo peruano ha sido explorado y con qué intensidad, desde el punto de vista del estudio de su Flora? ¿Hay vacíos en esta prospección, y por contraste, existen áreas intensamente exploradas? ¿Dónde se localizan estas zonas, las exploradas y las que no lo han sido?

La respuesta a las preguntas formuladas no es simple. No obstante, es sumamente importante para orientar apropiadamente los esfuerzos de exploración de la Diversidad Biológica hacia áreas poco conocidas del país.

En los años recientes, el advenimiento de tecnologías modernas, como la percepción remota por medio de imágenes satelitales, nos ha creado la impresión de conocer con claridad el contenido en cuanto a especies en los Bosques de la Amazonía peruana. No obstante, grandes áreas Forestales permanecen aun inexploradas y desconocemos sus singularidades. La identificación de las *Especies* de la Flora, como consecuencia de la enorme diversidad existente, requiere necesariamente del arduo trabajo de recolección Botánica en el sitio y la identificación del material colectado para aclarar las interrogantes mencionadas, sobre todo en lo relacionado a la existencia de especies raras, nuevas o únicas.

Con la finalidad de responder estas preguntas, hemos hecho un análisis de la densidad y distribución de aproximadamente 4,500 registros de colecciones Botánicas de tres Familias de plantas arbóreas que son altamente frecuentes en los Bosques húmedos de la Amazonía peruana. La primera es Moráceas (Moraceae), característica sobre todo en los Bosques de la Llanura Amazónica o Selva Baja (0-800 msnm); incluye el género *Ficus*, omnipresente y rico en especies, los conocidos árboles de "Ojé", "Higuerón" o "Matapalo". Las otras dos familias, las Cunoniáceas y Clorantáceas (Chloranthaceae) son características de la Selva Alta o Ceja de Selva (800-3800 msnm), y la primera de ellas es la Familia que incluye al género *Weinmannia*, elemento característico de los Bosques montanos del nuevo mundo.

Consideramos que el comportamiento y patrones de la colección de estas Familias son representativos de lo que ha sucedido, en general, con la colección Botánica en las áreas Amazónicas del Perú. Por medio del análisis de la distribución y densidad de colecciones de estas familias, obtenemos una visión preliminar que puede servir de referencia para orientar la investigación futura. Mostramos aquí los resultados más inmediatos de esta evaluación, que han sido elaborados más extensamente en la publicación original que sirve de base para este Recuadro (Honorio y Reynel, 2003).



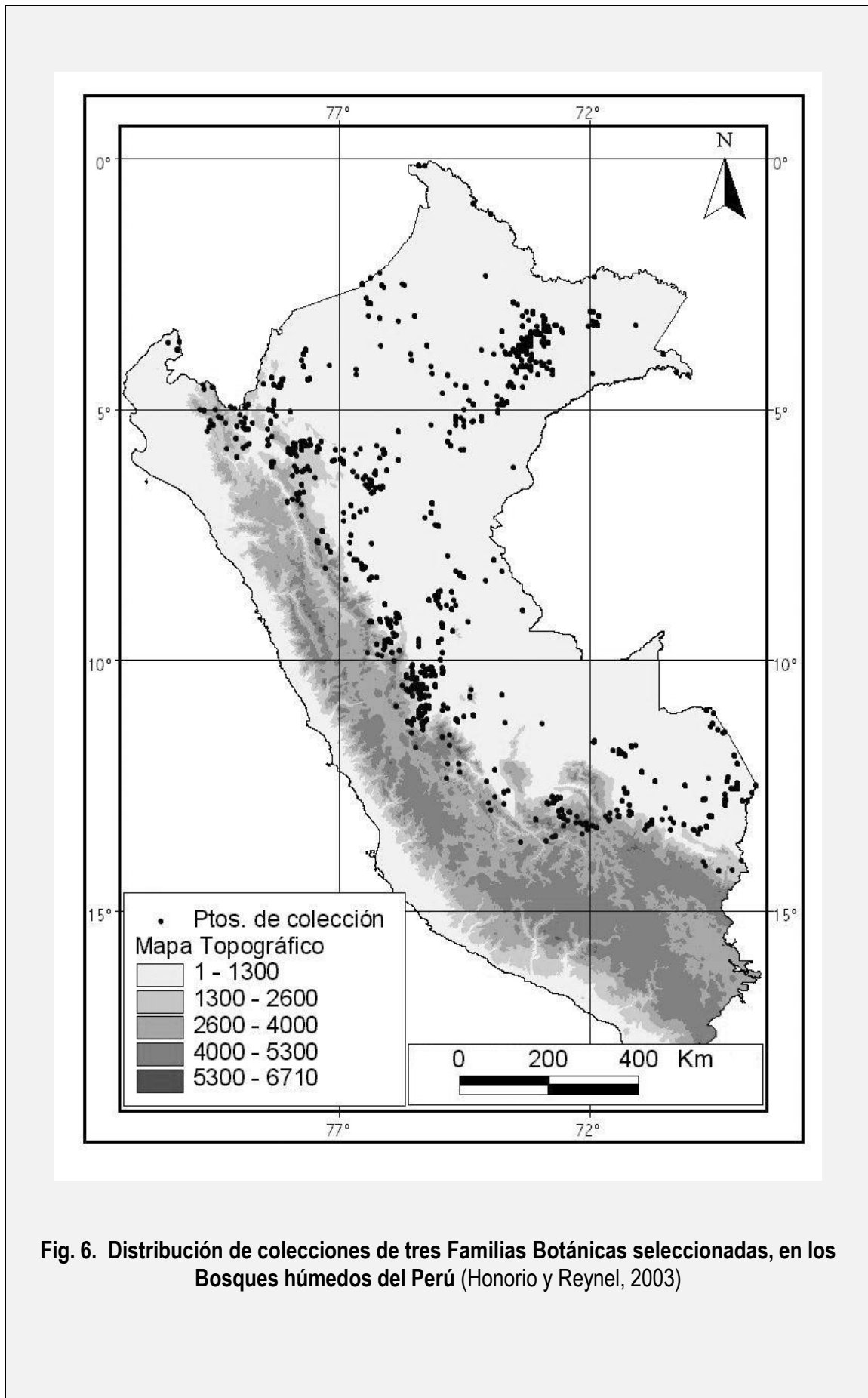


Fig. 6. Distribución de colecciones de tres Familias Botánicas seleccionadas, en los Bosques húmedos del Perú (Honorio y Reynel, 2003)

### **Distribución de colecciones Botánicas en el Perú (Figura 6, pg.121)**

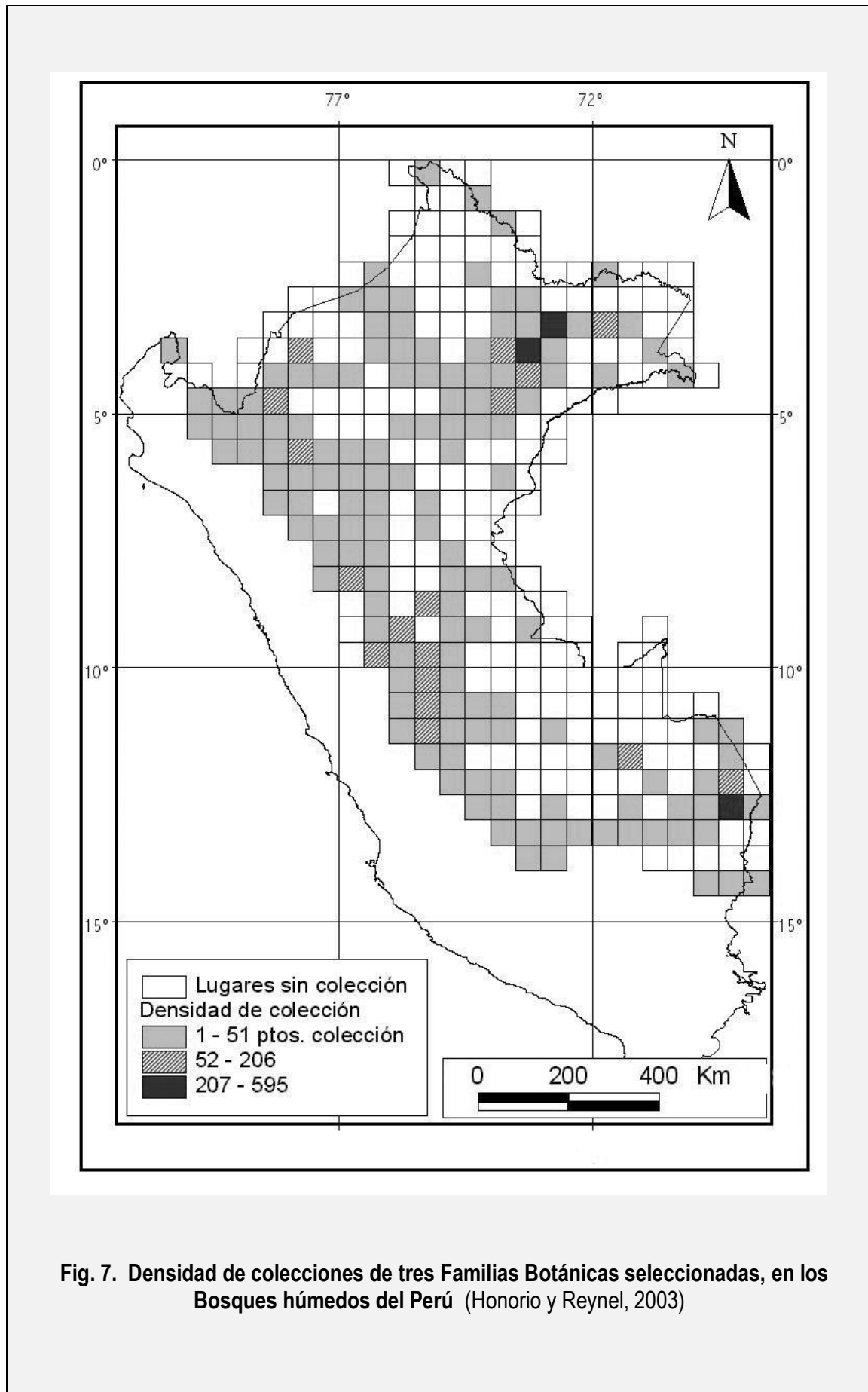
Existe un desbalance muy marcado en la prospección de los Bosques húmedos por Departamentos en el Perú. El 59% de las colecciones está distribuido en 2 Departamentos, Loreto (37%) y Madre de Dios (22%). Las colecciones se encuentran muy concentradas en pocas áreas y en contraste, gran parte del Bosque húmedo peruano tiene una intensidad de colección muy baja o nula. Las dos localidades más densamente colectadas son Allpahuayo-Mishana, más sus zonas de adyacencia en las cercanías de Iquitos, y el área de Tambopata-Cuzco Amazónico en el Departamento de Madre de Dios.

Salta a la vista, por ejemplo, que el Departamento de Junín, muy accesible desde Lima y con importante Flora selvática, tiene un nivel de prospección bastante bajo en comparación a otros. Los Departamentos mayoritariamente Amazónicos con menores niveles de colección son Junín, Ucayali y Cuzco.

### **Distribución de colecciones Botánicas vs. accesibilidad**

En cuanto a la distancia inmediata a una vía o un río principal, el 66% de las colecciones han sido realizadas en distancias menores de 4 km a alguno de éstos. En lo referente a distancia a centros poblados urbanos o rurales, el 59% se han efectuado a menos de 4 Km de distancia de un centro poblado urbano o rural.

Entonces, la mayoría de las colecciones han sido realizadas en lugares de fácil acceso, mientras que lugares poco accesibles tienen escasa o nula prospección Botánica. Esto es comprensible, no sólo por las dificultades físicas de acceso a algunas áreas del territorio nacional, sino fundamentalmente porque la logística a áreas remotas es muy cara, y los financiamientos para la investigación son limitados. Esta es una situación que debería ser revertida, si queremos cobrar conocimiento más completo de la Diversidad Biológica del país.



**Fig. 7. Densidad de colecciones de tres Familias Botánicas seleccionadas, en los Bosques húmedos del Perú (Honorio y Reynel, 2003)**

**Densidad de las colecciones Botánicas en el Bosque húmedo peruano  
(Figura 7, pg. 123)**

Casi el 30% de las colecciones se emplazan en 3 unidades de superficie equivalentes a un cuadrado con un Grado Sexagesimal por lado. La mayor concentración de colecciones corresponde al área de Allpahuayo-Mishana y zonas de adyacencia a Iquitos en el Departamento de Loreto, así como el área de Tambopata-Cuzco Amazónico en el Departamento de Madre de Dios.

Es muy claro que las colecciones están polarizadas en pocas áreas, que tienen, en términos relativos, una alta densidad de colección. Corresponden al ámbito inmediato de algunas ciudades, como Iquitos y Oxapampa, a la cercanía a Estaciones de Investigación, de Proyectos Científicos o de Ecoturismo, como Explor Napo, Sucusari, Explorama Lodge, Jenaro Herrera en Iquitos; Explorer's Inn, Cocha Cashu y Tambopata en Madre de Dios; Bosque Nacional Iparía, Proyecto Pichis-Palcazu en la provincia de Oxapampa, y algunas Áreas Naturales Protegidas, como la Zona Reservada Allpahuayo-Mishana, la Reserva Nacional de Tambopata, y los Parques Nacionales de Manu, Río Abiseo y Cutervo.

Esto refleja esfuerzos de grupos reducidos de investigadores, muchas veces en un nivel individual, más que una prospección organizada a nivel del país. Varias de las localizaciones mencionadas arriba fueron reconocidas por Ecólogos o naturalistas como espacios con elevada diversidad o elementos de Flora y Fauna únicos. Tal detección estuvo inicialmente basada en la experiencia personal de ellos, y en su conocimiento panorámico de la realidad Ecológica del país. Ejemplos de lo descrito son Allpahuayo-Mishana, Tambopata, Manu, río Abiseo y Cutervo, entre otros. Este reconocimiento inicial catalizó la exploración hacia ellas y ocasionó posteriormente un efecto de cascada en los estudios de prospección Biológica.

### **Vacíos de colección, prospección y conocimiento Botánico en los Bosques húmedos del Perú**

Existen ámbitos extensos en los cuales no hay colecciones y consecuentemente el conocimiento del contenido en especies en ellos es precario o nulo: el ámbito Norte del Departamento de Loreto, comprendiendo el área entre los ríos Tigre, Napo y Putumayo; el ámbito Norte del Departamento de Ucayali, comprendiendo el área entre los ríos Ucayali y Alto Yavarí, y el ámbito Norte del Departamento de Madre de Dios, desde la naciente del río Los Amigos y el río Las Piedras hacia el Este, hasta la frontera con Brasil. Aparte de éstos hay varios otros espacios, que se aprecian en los Mapas que acompañan este Recuadro. Es saltante la carencia de una política integral de impulso al levantamiento del patrimonio de Diversidad Biológica del territorio peruano.



#### **4. CONFORMACIÓN DEL RELIEVE Y ENTORNO FÍSICO DEL PERÚ EN EL TIEMPO**





## CONTEXTO GEOLÓGICO E HIDROGRÁFICO DE SURAMÉRICA; SU INFLUENCIA EN LA CONECTIVIDAD DE LOS BIOMAS

El marco Geológico, el relieve de Suramérica, y de manera especial, la dinámica que éste ha tenido a lo largo del tiempo, han sido determinantes en el devenir de las formaciones Ecológicas, y los ensamblajes de especies que ellas contienen.

Este acápite desea mostrar dicho contexto en la perspectiva de su relación con las poblaciones de seres vivos que han conformado y que habitan actualmente este escenario natural.

Un aspecto central en la configuración de los Biomas suramericanos, y el devenir de sus linajes, ha sido la **Conectividad** o conexión territorial de las formaciones Ecológicas, y el despliegue de ésta a lo largo del tiempo. La dinámica del relieve y la Hidrografía, y factores como la presencia de tierras áridas, han favorecido u obstruido esa Conectividad, ocasionando, muchas veces, el aislamiento y la fragmentación de los Biomas. Así, comunidades y poblaciones de seres vivientes han mantenido o perdido su capacidad de intercambio reproductivo, iniciando procesos de Divergencia de linajes, y a veces, de profusa Especiación.

En este Capítulo, resaltamos los principales episodios y hechos influyentes en la conectividad de los territorios de Suramérica y del Perú, en la perspectiva mencionada. Varios de estos procesos son enfatizados por Paradigmas explicativos de la Diversidad Biológica Neotropical, que se extienden en el **Capítulo 5** (pg. 237).

Una segunda consideración vinculada a la Geología está relacionada a la segmentación morfoestructural de los grandes territorios en espacios con génesis Geológica y atributos mineralógicos diferenciados. Estos pormenores pueden determinar características distintas en los suelos, e influir de manera directa en las peculiaridades de los ensamblajes de especies capaces de prosperar en cada Bioma.

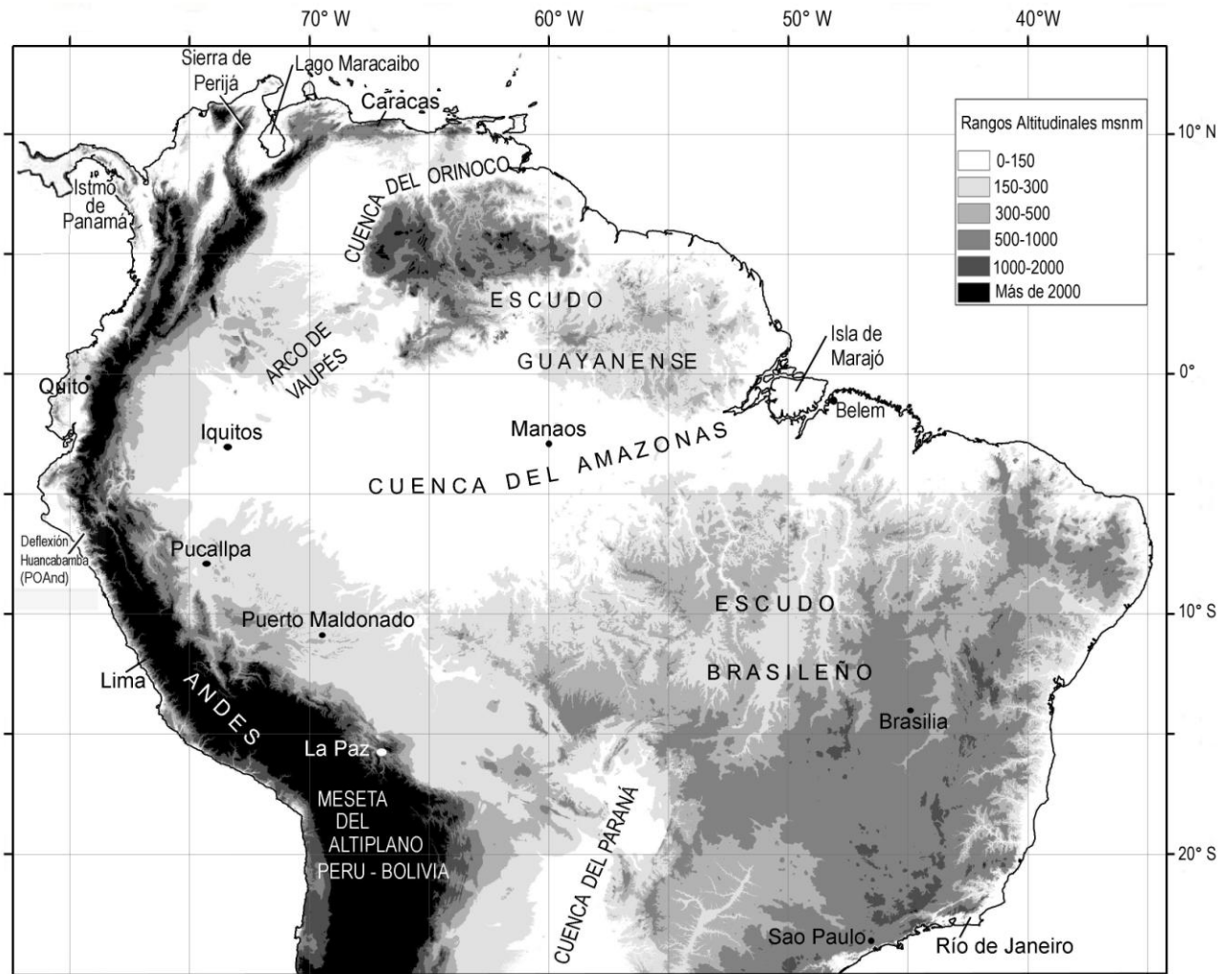
En una visión Biogeográfica, el territorio Central y Norte de Suramérica puede ser dividido en cinco ámbitos principales. Ellos son los Andes, la Cuenca Hidrográfica del Amazonas, la del Orinoco, y los Escudos Geológicos Guayanense y Brasileño.

### **Cuenca Hidrográfica del Amazonas** (Figura 8, pg. 131)

La Cuenca Hidrográfica del Amazonas es la más extensa del planeta, y alberga el Bosque húmedo Tropical más amplio del mundo, abarcando casi ocho millones de Km<sup>2</sup> en 9 países; sus mayores extensiones se hallan en Brasil y Perú (Mora *et al.*, 2010).

El Sistema Hidrográfico del río Amazonas está conformado por varias subcuencas principales, que confluyen en el gran río. En el Perú, las más importantes son las del Ucayali, que se reúne con las aguas de los ríos Huallaga y Marañón en el Departamento Loreto; en una subcuenca separada, el Madre de Dios, que reuniéndose con el río Beni, forma parte de la subcuenca del río Madeira. Se distingue también la subcuenca del río Vaupés-Negro, que discurriendo desde territorio Colombiano, se une al río Negro al Norte del Amazonas en Brasil, incluyendo en su sistema afluentes que drenan desde el territorio de las Guayanas. Estos detalles se aprecian en las **Figuras 8**, pg. 131, **18**, pg. 195 y **23**, pg. 224.

Aunque la cuenca del río Amazonas abarca Biomas de Bosque húmedo Tropical, algunos de sus sectores involucran también ambientes de naturaleza seca, como las Sabanas, presentes al Sur de la Amazonía peruana, y las extensas formaciones de Cerrado en el territorio brasileño.



**Figura 8.** Suramérica, relieve y ámbitos Biogeográficos principales.

## Cuenca Hidrográfica del Orinoco

(Figura 23, pg. 224)

El río Orinoco es el tercero en longitud en Suramérica, luego del Amazonas y el Paraná. Circunda el territorio del Escudo Guayanense, constituyendo una vasta Cuenca Hidrográfica que recibe aguas desde el flanco Este de los Andes de Colombia y la cordillera de Mérida en Venezuela. La Geología del ámbito es sumamente variada, incluyendo macizos muy antiguos, como el Cratón Guayanense, las formaciones areniscas de los **Tepuis**, y formaciones recientes como los Andes, por lo cual las condiciones de suelos y sedimentos son heterogéneas, dando lugar a la presencia de una variedad de formaciones Ecológicas.

La desembocadura del Orinoco forma uno de los Deltas más grandes del mundo. La red Hidrográfica de este río estuvo integrada en el pasado a la del Amazonas, y tiene conexión actual con la Amazonía a través del río Casiquiare, que vierte aguas hacia ambas cuencas en el extremo Sur venezolano (Lundberg *et al.*, 1998; Winemiller *et al.*, 2008).

## Escudos Cratónicos

(Figura 8, pg. 131)

En el continente Suramericano, aparte de las alturas montañosas de los Andes, que alcanzan cotas nivales, son también conspicuos por su elevación, aunque bastante menor, dos territorios extensos, ajenos a la región Andina, que se elevan de manera bastante uniforme entre 500-2000 m, al Este de los Andes.

Estos ámbitos corresponden a dos **Escudos Geológicos** principales, también llamados Cratónicos; el Escudo o Cratón **Guayanense** y el **Brasileño**. Extensiones aun más amplias de éstos, antaño expuestas, subyacen actualmente bajo sedimentos. Adicionalmente a los Escudos mencionados, se observan algunos otros de menor dimensión. Se originaron en el Proterozoico-Precámbrico, hace más de 900 Ma, y

constituyeron, posteriormente, porciones primigenias del Proto-Continente **Pangea**; están formados por roca cristalina (Cordani *et al.*, 2000; Argollo 2006; Hartman y Delgado, 2007). La sumatoria de los Cratones Guayanense y Brasileño conforma el llamado **Cratón Amazónico**.

Cuando los Cratones sufren erosión y quedan expuestos, se les denomina **Escudos**. La magnitud de la erosión vertical sufrida por estas áreas a lo largo del Tiempo Geológico es calculada por algunos autores en casi 3 Km en varias localizaciones (Cunha Ribeiro, 2006).

Los Escudos se han mantenido estables en su posición por encima del nivel del mar y han permanecido incólumes desde tiempos muy remotos, dominando el relieve de Suramérica desde el Triásico, 245-208 Ma (Lundberg *et al.*, 1998). Esto antecede en mucho a la expansión y predominio de grupos modernos de animales y plantas, como los Mamíferos y las Plantas con Flores, **Angiospermas**.

Las áreas mencionadas poseen una composición de Flora y Fauna distintivas en la actualidad (Dinerstein *et al.*, 1995; Hall y Harvey, 2006; Morrone, 2006). Se ha evidenciado que los niveles de endemismo en ellas pueden ser sumamente altos para algunos grupos de organismos; por ejemplo para Ictiofauna en el Escudo Brasileño, bordean el 95% (Cunha Ribeiro, 2006).

Comparativamente, otras zonas del continente son muy recientes; han experimentado gran inestabilidad y cambios notables. Tal es el caso del territorio de los Andes, cuyo proceso de levantamiento se inició hace unos 60 Ma; en el caso de los Andes peruanos, hace unos 50 Ma, y fue muy tenue hasta unos 30-20 Ma (Thouret *et al.*, 2007). También, el de las tierras bajas de la Amazonía, que experimentaron incursiones Oceánicas y quedaron inundadas por vastos humedales en épocas comparativamente cercanas, entre 53-11 Ma (Hoorn *et al.*, 2010). Lo mencionado configura un escenario en el cual, a lo largo de la historia del componente viviente suramericano, y particularmente el de las plantas y animales que predominan actualmente, áreas específicas han permanecido bajo condiciones estables, mientras que otras eran sometidas a una intensa dinámica y recurrentes cambios en su entorno, haciéndose temporalmente inhabitables para determinados grupos de organismos.

### **Escudo Guayanense**

Este Cratón subyace y sobresale al NorEste de Suramérica, abarcando mayoritariamente áreas de Venezuela, Guyana, Surinam, la Guayana Francesa y el Norte de Brasil. En este último país, se emplaza en los Estados al Norte del río Amazonas, Amapá, Pará, Roraima y Amazonas (Cordani *et al.*, 2000)

Una pequeña porción del Cratón Guayanense bordea la frontera Este del territorio Colombiano, y se proyecta al Sur hacia la frontera Perú-Colombia, en el ámbito NorEste del río Putumayo, como se muestra en la **Figura 16**, pg. 175 (Kalliola *et al.*, 1993; Cordani *et al.*, 2000; Devries *et al.*, 2011). Algunas de las especies centradas en este territorio extenderían su presencia hasta el sector NorEste de la Amazonía peruana.

### **Escudo Brasileño**

Este Cratón se extiende en la zona Central y Oeste de Brasil. Se aproxima al territorio peruano, hacia el NorEste del Departamento de Madre de Dios.

El Cratón Brasileño está conformado por una masa principal, pero incluye también segregados más pequeños; dentro de los más notorios, los Cratones de São Francisco, ubicado en el Estado de Bahía en Brasil, y el de La Plata, en la desembocadura del río del mismo nombre, en Argentina (Cordani *et al.*, 2000; Hartmann y Delgado, 2007).

### **Andes y Escudos Cratónicos determinan las tierras altas y tierras de bajura de Suramérica**

Luego de un largo predominio de las áreas Cratónicas como las más elevadas en Suramérica, la elevación de los Andes configuró el moderno paisaje de las tierras altas y bajas en el continente.

Dado el emplazamiento de la cordillera, ubicada longitudinalmente en el extremo Oeste, y la de los Escudos Cratónicos principales, uno

ubicado al Norte y otro en el Centro-Sur de Suramérica, el escenario de estas elevaciones resulta en dos “canales” o extensiones de bajura principales, casi perpendiculares, representadas por las áreas de menor elevación restantes. El primero de ellos se halla dispuesto longitudinalmente, y corresponde al espacio intermedio entre la cordillera y los Escudos. Este espacio ha estado sujeto a una marcada dinámica reciente, ocasionada por la Orogenia de los Andes. La segunda extensión de bajura, dispuesta transversalmente, corresponde al espacio intermedio entre ambos Escudos, el Guayanense al Norte, y el Brasileño al Sur, como que se aprecia en la **Figura 8** (pg. 131).

Esos espacios han recibido históricamente los depósitos de sedimentos procedentes de las partes situadas a mayor elevación, los cuales, al rellenarlos, han conformado planicies aluviales; también, han sido los carriles por los cuales, a través de la historia Geológica, se han formado los cauces de los ríos principales, sistemas lacustrinos, y por los cuales incursiones Oceánicas han ingresado al interior del continente, formando Ecosistemas de mares interiores, marismas, lagos, pantanos y variadas redes Hidrográficas (Irion *et al.*, 1994; Hoorn *et al.*, 2010).

## CONFORMACIÓN DEL RELIEVE Y ESCENARIO HIDROGRÁFICO DEL PERÚ

### EL TERRITORIO PERUANO COMO PARTE DE LA PLACA TECTÓNICA SURAMERICANA

La actual Placa Suramericana ha resultado de la suma de varias masas Geológicas muy antiguas. El basamento del territorio del Perú está conformado por una estructura conocida como **Cratón Amazónico**, que domina los territorios suramericanos hasta el extremo Oeste del continente; adicionalmente, el **Macizo de Arequipa**, emplazado en el extremo SurOeste del país. Presumiblemente, unidades Geológicas de menor tamaño o Terranes, conformarían los basamentos de sectores

como la cordillera de los Amotapes en el Dp. de Piura (Dunin-Borkowski *et al.*, 2007).

El ámbito de la cordillera Andina peruana, como se pormenoriza en los párrafos correspondientes, se halla también segmentado, y constituido por masas Geológicas con génesis, características estructurales y mineralógicas diferentes.

### **Macizo de Arequipa (Figura 16, pg. 179)**

El Macizo de Arequipa es una estructura que se extiende en el tercio sureño peruano, desde la latitud aproximada de Paracas en el Departamento de Ica, hasta la frontera Sur del país. Al igual que el Cratón Amazónico, es notablemente antigua, formada en el Proterozoico, entre 1,900-1000 Ma. Fue parte, en aquel entonces, del Supercontinente **Rodinia**, y específicamente de una de sus porciones mayores, **Laurentia**.

Rodinia sufrió una desagregación en varios segmentos que se alejaron entre sí hace unos 830 Ma. Luego de este episodio, esas masas continentales separadas, metamorfoseadas, iniciaron un movimiento convergente, y de elevación sobre el nivel del mar, que las hizo nuevamente coalescentes en el Protocontinente **Pangea**, a las postrimerías del Paleozoico, 570-245 Ma. Fue entonces que el Macizo de Arequipa, originado en Laurentia, se unió al vasto Cratón Amazónico de origen Gondwano, conformando parte del basamento del territorio peruano (Cawood, 2005; Dunin-Borkowski *et al.*, 2007).

La línea de contacto entre estas dos estructuras coincide con la **Deflexión de Abancay**, que recorre transversalmente al país desde la Latitud aproximada de Pisco; hacia el Norte y Sur de ella se percibe el contraste en la orientación predominante del Cratón Amazónico, N30°-35°W, que es coincidente con la de los Andes del Centro, y con el borde continental entre Pisco e Illescas, y la orientación del Macizo de Arequipa, N60°W (Petford y Atherton, 1995; Dunin-Borkowski *et al.*, 2007).



## Recuadro 6

### **SURAMERICA Y LA TECTÓNICA DE PLACAS, CON COMENTARIOS SOBRE LA VEGETACIÓN Y LOS BOSQUES**

(Figura 9, pg. 145)

La corteza terrestre se halla conformada por un número de unidades Geológicas, las Placas Tectónicas, cuya posición, límites y situación sobre el nivel del mar han ido cambiando en el Tiempo. En algunos momentos, ellas se han separado; en otros, se han aglomerado haciéndose coalescentes; estos procesos son descritos como **Deriva Continental** (Wegener, 1915). Los basamentos de la Placa suramericana han participado de este proceso, resultando de la coalescencia de un conjunto de estructuras preexistentes.

El estudio de diferentes aspectos de la Deriva Continental ha avanzado mucho en años recientes; no obstante, el conocimiento detallado de este proceso es aun imperfecto. Avances de la investigación en este campo se producen día a día, ocasionando, recurrentemente, reevaluaciones de los conocimientos alcanzados.

En las líneas siguientes hacemos un sumario del contexto de la Tectónica de Placas, y la manera como habría afectado al territorio suramericano a lo largo del tiempo, indicando algunos hechos importantes en el desarrollo de los Biomas. En el **Capítulo 5** (pg. 237) se expone uno de los Paradigmas explicativos de la Diversidad Biológica Neotropical, centrado en este proceso, y conocido como **Paradigma Tectónico**.

## **Albores de la formación de los actuales Biomas: Eras Paleozoica y Mesozoica**

### **Paleozoico (570-245 Ma)**

#### **Masas continentales desagregadas**

Hace unos 500 Ma, a inicios del Paleozoico, varias masas continentales primigenias, **Protocontinentes**, se hallaban esparcidas en el Océano ancestral del planeta, con posición aproximadamente Ecuatorial. Ellas se desplazaban convergiendo, y simultáneamente, elevándose sobre el nivel del mar (Dewy y Strachan, 2003). Para ese momento, **Gondwana**, la porción continental desde la cual se desprendería Suramérica, era la más extensa.

Entre 500-420 Ma, el territorio de Gondwana que luego correspondería al Perú, se mantenía situado bajo el nivel del mar (Stanley, 1989). Hace unos 300 Ma, en el período Carbonífero, hacia el tercio final del Paleozoico, se produce un levantamiento y acercamiento progresivo de las masas continentales, que se hallan prontas a conformar, hacia el Norte, el territorio de **Laurasia**, por unión de varias Placas anteriormente independientes, que contenían los territorios actuales de Norteamérica, Europa, Siberia, Asia menor, y China. Hacia el Sur, **Gondwana** abarcando los territorios de las actuales Suramérica, África, Antártica, India, Madagascar y Australia.

#### **Comentarios sobre la vegetación y los Bosques**

Durante el Paleozoico, y particularmente a mediados de esta Era, sucede un evento crucial en la perspectiva Ecológica de los ambientes terrestres modernos. Es la aparición de las primeras **Plantas Vasculares**. Aunque inicialmente ellas carecían de semillas, representaron un mayúsculo desarrollo evolutivo, al hacer posible la invasión de medios terrestres que estaban progresivamente más alejados del agua. Ejemplos de grupos antiguos de Plantas vasculares son los **Helechos** y los **Licopodios**.

La proliferación de estas plantas en las postrimerías del Paleozoico, período Carbonífero, época en la cual sus representantes de porte arbóreo predominaron, cubriría áreas extensas de la superficie terrestre, conformando vastos Bosques al Norte de Europa y Norte de Asia. Las formaciones mencionadas ocuparon, en su mayoría, zonas pantanosas con elevada temperatura y humedad, produciendo al morir masivos depósitos, que al ser afectados por procesos de descomposición y petrificación, se transformaron en los actuales yacimientos de **Carbón Mineral**. Afloramientos de Fósiles de este período son observables en territorio peruano, por ejemplo en la Península de Paracas, donde estratos de origen continental se hallan alternados con mantos de carbón de piedra y plantas fosilizadas contemporáneas a este lapso (Petersen, 1972; Dunin-Borkowski *et al.*, 2007).

En los momentos finales del Paleozoico, se encuentran evidencias de las primeras plantas provistas de semillas, dentro de ellas las **Coníferas** (Gimnospermas). Estas adquieren una supremacía que ha perdurado hasta hoy en las latitudes de clima temperado del planeta. Son representantes de este grupo los Pinos y las Araucarias, las últimas presentes en la región Austral de Suramérica. También, los árboles de Intimpas y Ulcumanos del Género *Podocarpus*, únicos representantes de este linaje en el Perú.

Hace 245 Ma, la Era Paleozoica llega a su fin con la extinción masiva del Período Pérmico, la más grande experimentada por el planeta, que aniquila los principales grupos de animales existentes sobre la tierra, y también a aquellos que habitan el mar. A pesar de la escala masiva de este arrasamiento, varios linajes de plantas sobreviven, prosiguiendo su dispersión sobre la tierra en los momentos siguientes. Hemos mostrado información sobre este episodio en el **Recuadro 2**.

## Mesozoico (245-65 Ma)

### Masas continentales forman Pangea

Hace unos 245 Ma, las masas continentales existentes se habían unificado formando un territorio común, **Pangea**, que permaneció unido a lo largo del Triásico (245-208 Ma), rodeado del Océano primigenio, **Pantalasa**.

Durante el Triásico, no obstante, se observa también el inicio de la formación de brechas marinas en el Protocontinente Pangea. Ellas se irán acentuando con el paso del tiempo, marcando los límites de ciertos continentes actuales, de modo tal que hacia 180 Ma, a mediados del Jurásico, el desmembramiento de Pangea ya era notorio (Cunha Ribeiro, 2006).

### **Se desagregan Laurasia y Gondwana**

La primera escisión, que se conforma tempranamente, es una brecha o canal marino cercano a la línea ecuatorial, el cual se expande con dirección Este-Oeste como un corredor, el **Mar de Tethys (Figura 9, pg.145)**. Es precursor de la separación de Laurasia y Gondwana; su amplificación habría dado inicio a la moderna reorganización Geográfica de las Placas Tectónicas (Jaillard y Arnaud-Vanneau, 1995).

Una segunda brecha, de naturaleza similar, surge separando Gondwana en dos masas, una conformada por Suramérica más África, y otra constituida por Antártica, India, Madagascar, Australia y los territorios cercanos de ésta última, como Nueva Zelanda y Nueva Caledonia. Una tercera brecha es la que desmembraría a Suramérica y África.

### **Elevaciones de la Temperatura Global y del nivel Oceánico**

Entre 144-85 Ma, a lo largo del Mesozoico, el clima del planeta experimenta marcadas elevaciones de temperatura, que derriten grandes volúmenes de hielo de los casquetes polares, y el nivel de los Océanos se eleva en relación a la actualidad. Se observa, no obstante, alternancias de elevación y descenso de las aguas, que dejan evidencias bajo la forma de depósitos marinos sobre algunas superficies, ahora expuestas, de los continentes.

Para estos momentos, hacia 144 Ma, cuando los continentes a la deriva se van aproximando lentamente a sus emplazamientos actuales, no solamente existen Dinosaurios y linajes de Flora y Fauna ya extintos; los Mamíferos se hallan ya en el escenario terrestre del planeta, al igual que las Angiospermas o Plantas con Flores, y han iniciado su despliegue, que conducirá a una rápida y vasta diversificación, conspicua hacia fines del Cretáceo, unos 65 Ma (Hill y Crane, 1982; Judd, 1999; Friis *et al.*, 2005; Crepet, 2008).

Entre 110-85 Ma, una ola de altas temperaturas se establece globalmente, ocasionando que el nivel Oceánico se incremente, invadiendo casi un tercio de las superficies continentales. La temperatura se habría elevado hasta unos 10°C por encima de la actual; el clima es Tropical, intensamente lluvioso. La disponibilidad de CO<sub>2</sub> atmosférico, que es determinante para la formación de Biomasa y el

crecimiento vegetal, es muy alta, de unas 1000 ppm, comparada a las 390 ppm actuales. La exuberancia de la vegetación y la enorme **Productividad Primaria** permiten el desarrollo de una cadena alimenticia capaz de sustentar a la Megafauna de Dinosaurios existente en esos momentos. Algunos autores han interpretado que las condiciones climáticas mencionadas habrían sido causadas por el intenso vulcanismo ocurrido en los intersticios Oceánicos, debido a la escisión de las Placas Tectónicas de África y Suramérica, muy activa entre 98-93 Ma (Parrish, 1993; Cunha Ribeiro, 2006; Peralta-Medina y Falcon-Lang, 2012).

Entre 100-72 Ma, a las postrimerías del Mesozoico, y asociadas con las variaciones en la temperatura del planeta, se producen varias elevaciones **Eustáticas** del nivel del mar, es decir incrementos en el nivel y el volumen global de aguas Oceánicas líquidas, con alturas que habrían sobrepasado centenares de metros el nivel actual, alternadas con subsecuentes regresiones; seis de ellas son claramente extendidas; una entre 104-100 Ma (Albiense Tardío), cuatro entre 95-85 Ma (Turoniense Temprano, Coniaciense Temprano, Santoniense Intermedio), y una 72 Ma (Campaniense Tardío) (Hancock y Kauffman, 1979). Ellas acarrearán organismos marinos hacia ambientes hoy en día terrestres en muchas partes del planeta, dentro de ellos la Costa y la Amazonía peruanas, aun pre-Andinas, donde han dejado huellas Fósiles.

### **Gran Expansión de los Bosques; los Continentes alcanzan una configuración cercana a la moderna; proliferación y Diversificación de las Plantas con Flores**

Hacia 100 Ma, las elevaciones de Temperatura que caracterizaron este lapso, y la elevada disponibilidad de CO<sub>2</sub>, crean condiciones para una máxima expansión de los Bosques en todo el planeta, que queda cubierto por forestas a extremos nunca alcanzados nuevamente. Bosques densos se extienden en un continuo desde el Polo Norte hasta el Polo Sur, dominados por Araucarias en las latitudes ecuatoriales, así como Pinos y otras Coníferas en las latitudes Septentrionales y Australes. En los extremos Polares, los casquetes de hielo se hacen mínimos, y la vegetación tiene las características de Bosques Templados similares a los de Inglaterra actual. Se ha evidenciado, por medio del estudio de los anillos presentes en maderas fosilizadas, que el ritmo de crecimiento de los árboles durante este período fue extremadamente dinámico, posiblemente duplicando al actual (Peralta-Medina y Falcon-Lang, 2012).

Hace unos 140 Ma, a inicios del Mesozoico-Cretáceo, se habría producido otro evento de importancia crítica en la perspectiva de la conformación de los Biomas

actuales. Es el establecimiento sobre la tierra las Plantas con Flores, **Angiospermas**, que han dejado huellas claramente visibles en el registro Fósil, desde estos momentos, escalando rápidamente en su diversidad de especies y de morfologías (Sun, 1998; Judd *et al.*, 1999; Friis *et al.*, 2010; Feild *et al.*, 2011; Jaramillo, 2010b, 2012).

A lo largo de ese período y hasta fines del Cretáceo, la expansión de las Angiospermas había adquirido un predominio notable, pasando de ser un tercio de la Flora boscosa existente en momentos previos, a casi el 80% del total. Además de su creciente proliferación, muestran en este punto del tiempo una clara tendencia a la divergencia de sus linajes. Esto cambios suceden asociados a la extinción masiva en la frontera Meso-Cenozoico, que erradicó la Fauna de Dinosaurios terrestres; algunos autores han sugerido que podrían haber precedido brevemente a esta Megaextinción, sobre la cual mostramos información en el **Recuadro 2** (Crepet, 2004, 2008; Peralta-Medina y Falcon-Lang, 2012).

Hace unos 100 Ma, las Placas Tectónicas ya habían alcanzado una posición bastante cercana a la actual. Norteamérica se encontraba claramente perfilada, a consecuencia de la elevación de territorios antaño sumergidos en el mar. No obstante, Centroamérica, las Antillas y el Norte de Suramérica se hallaban bajo el agua, y la Costa Oeste de Suramérica al Norte del Ecuador era un arco de islas volcánicas rodeadas por mar (Lundberg *et al.*, 1998; Graham, 2011).

Para entonces, Norteamérica, Europa y Asia, dada la consistente y prolongada conexión que habían tenido sus zonas norteñas, evidencian en éstas una alta comonalidad en su Biotá. Las zonas ecuatoriales de Suramérica y África muestran, también, claras afinidades, reflejando un pasado de territorios comunes, al igual que la región austral de Suramérica, todavía unida a Antártica y Australia (Crisci *et al.*, 1991).

La configuración moderna de los continentes se alcanza al proseguir éstos su tendencia centrífuga de deriva, que incrementa las distancias entre ellos, acentuando la desagregación de Pangea.

Alrededor de 98-93 Ma, África y Suramérica habían ya consumado su separación. En el marco de masas continentales desplazándose hacia sus emplazamientos actuales, los linajes más importantes y actualmente presentes de Plantas con Flores son ya reconocibles en el registro Fósil, dentro de ellas las **Eudicotiledóneas**, grupo al cual pertenece el 75% de las plantas floridas de hoy (Magallón *et al.*, 1999, 2009).

Entre 65-60 Ma, se produce una masiva regresión Eustática en el nivel de las aguas Oceánicas, que contribuye a la evacuación de aguas marinas del continente suramericano, y la consolidación de sus Bosques Tropicales de tierra firme (Graham, 2011). Hace unos 58 Ma, coincidiendo con el Óptimo Climático del Eoceno, se observan los registros Fósiles más antiguos de comunidades de Flora de los modernos Bosques húmedos en el Neotrópico, que evidencian la existencia, ya entonces, de forestas muy similares a las actuales en estructura, aunque la diversidad parece haber sido baja entonces. Ésta habría iniciado su enriquecimiento a mediados del Eoceno, unos 40 Ma (Burnham y Johnson, 2004; Graham, 2006a; Jaramillo *et al.*, 2010a, 2010b, 2012). Para este momento, la Flora suramericana ya se hallaba fuertemente diferenciada de la de África, con un porcentaje de especies en común cercano a solamente el 10 % (Graham, 2011).

### **DESPLAZAMIENTO AL NORTE DEL CONTINENTE SURAMERICANO Y SU INFLUENCIA EN EL CLIMA DEL HEMISFERIO SUR**

Evidencias Paleomagnéticas indican que el continente Suramericano se habría desplazado unos 5° de latitud hacia el Polo Norte, a lo largo de los últimos 20 Ma, como resultado de la deriva continental (Vonhof y Kaandrop, 2010).

Localizaciones del territorio peruano con emplazamiento ecuatorial actual, tales como el Bosque Petrificado Piedra Chamana (**Recuadro 8**), hoy situado a la latitud de Chiclayo, habrían estado emplazadas en una Paleolatitud aproximada de 13°S, equivalente a la actual posición latitudinal de la ciudad de Cañete, vale decir a una distancia casi mil Km de su posición actual, 39 Ma (Woodcock *et al.*, 2009).

Se ha hecho notar que el efecto de la pasada ubicación latitudinal en relación a los límites Geográficos de las estaciones del año, habría acarreado que los veranos tuviesen influencia más tenue hacia el Centro y el extremo Sur de Suramérica. Ello habría favorecido la expansión hacia el Norte de los organismos Australes de ambientes fríos, hace unos 20 Ma, haciéndoles posible extenderse hasta los Dominios Central y Norte de los Andes, al amparo de veranos con climas menos cálidos (Vonhof y Kaandrop, 2010).

**Tabla 4. Cronología de las Eras Geológicas**

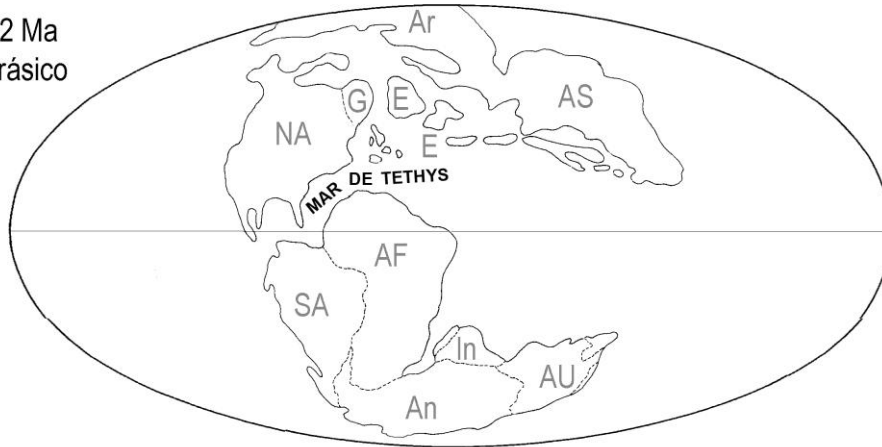
**Ma**= Millones de Años atrás

Basado en Stanley, 1989.

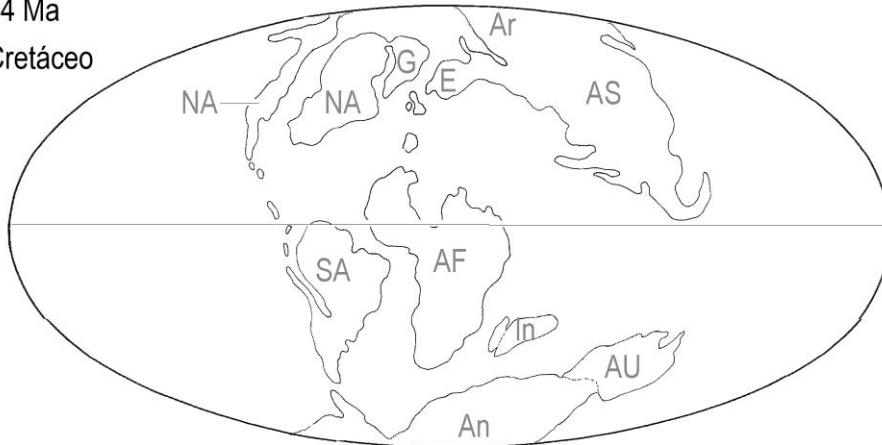
ERA	PER.		ÉPOCA
<b>CENOZOICO (65-2 Ma)</b>	<b>NEO GENO</b>	<b>CUATERNARIO</b>	Holoceno (10, 000 años-Pte.)
			Pleistoceno (2 Ma-10, 000 años)
			Plioceno (5-2 Ma)
	<b>PALEO GENO</b>	<b>TERCIARIO (65-10 Ma)</b>	Mioceno (24-5 Ma)
			Oligoceno (37-24 Ma)
			Eoceno (58-37 Ma)
			Paleoceno (66-58 Ma)
	<b>MESOZOICO (245-65 Ma)</b>	<b>CRETÁCEO (144-65 Ma)</b>	
<b>JURÁSICO (208-144 Ma)</b>			
<b>TRIÁSICO (245-208 Ma)</b>			
<b>PALEOZOICO (570-245 Ma)</b>	<b>Períodos:</b> Pérmico (286-245 Ma) Carbonífero (360-286 Ma) Devónico (408-360 Ma) Silúrico (438-408 Ma) Ordovícico (505-438 Ma) Cámbrico (570-505 Ma)		
<b>PRE-CAMBRICO</b>	<b>PROTEROZOICO (2,500-570 Ma)</b>		
	aparición de la vida, 3,500 Ma  <b>ARCAICO (4,600-2,500 Ma)</b>		



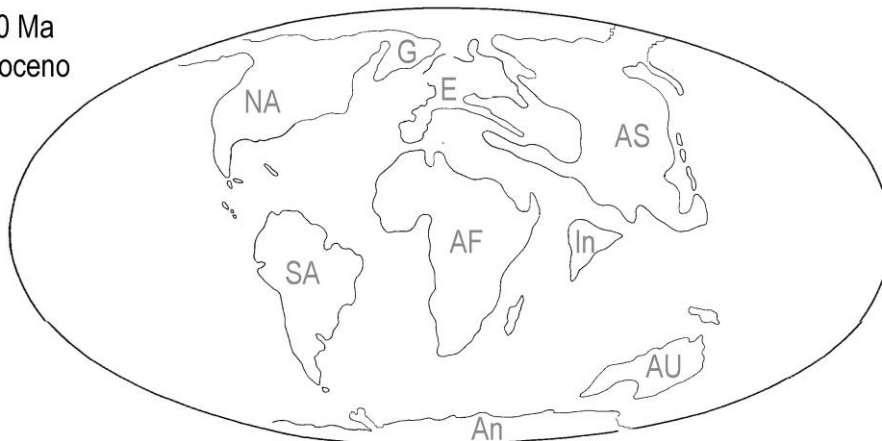
152 Ma  
Jurásico



94 Ma  
Cretáceo



50 Ma  
Eoceno



**Figura 9.** Deriva continental a lo largo del Tiempo Geológico. AF=África; An=Antártica; Ar=Ártico; AS= Asia; AU=Australia; E=Eurasia / Europa; G= Groenlandia; In= India; SA= Suramérica. El emplazamiento del Mar de Tethys se observa en la Figura superior.

## PROCESOS GEOLÓGICOS INFLUYENTES EN LA FORMACIÓN DEL RELIEVE DEL PERÚ

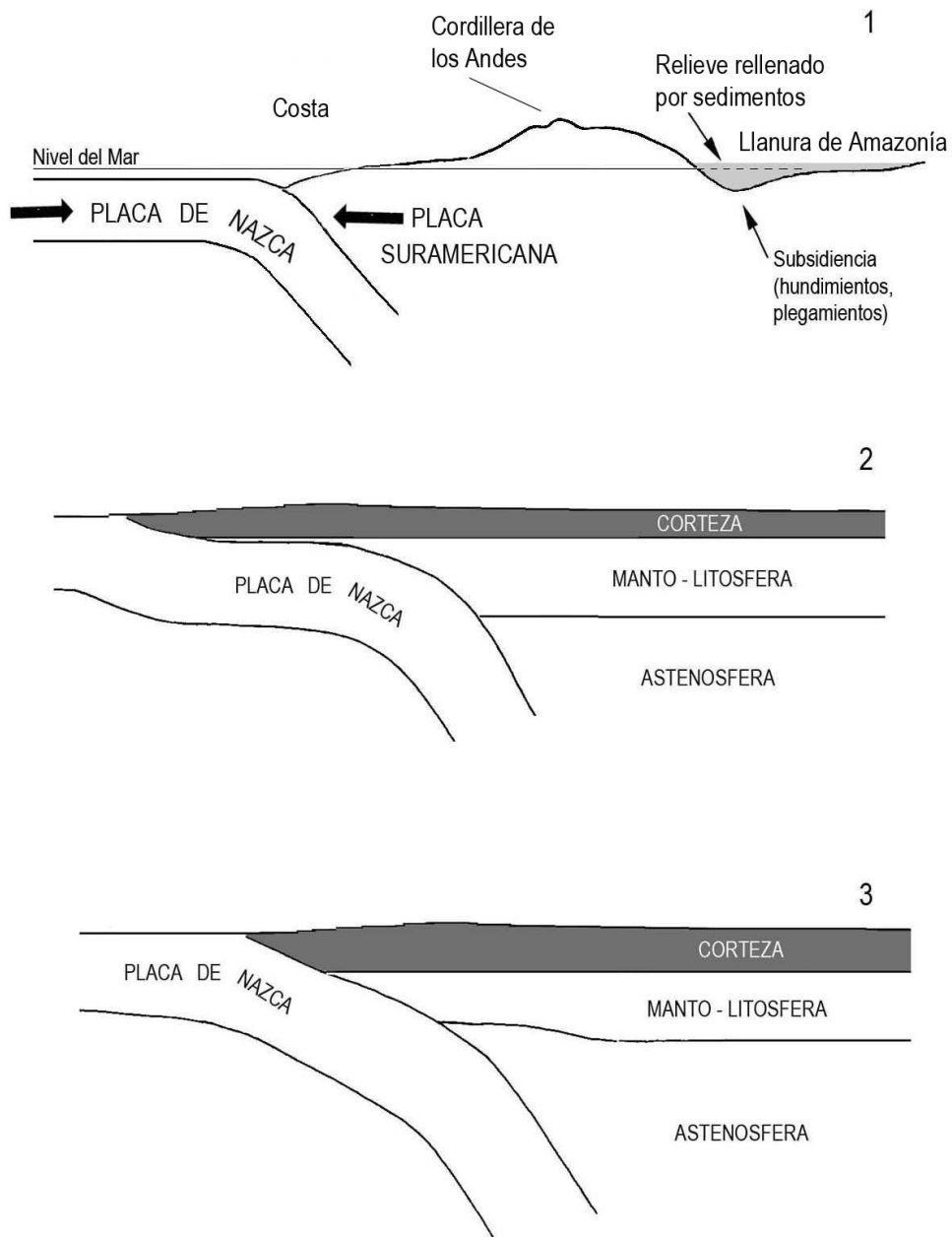
Con la finalidad de comprender la dinámica Geológica que ha modificado los relieves de la Costa, el Ande y la Amazonía, asociada al proceso de elevación de la cordillera Andina, es pertinente repasar algunos procesos Geológicos determinantes.

### Subducción

A la forma de enfrentamiento de las Placas en el cual una de ellas se desliza por debajo de la otra, oponiéndosele, se le conoce con el nombre de **Subducción**; en el caso de los Andes, la Placa de Nazca se *subduce* por debajo de la Placa Suramericana (Garziona *et al.*, 2008). Esto se aprecia en la **Figura 10-1** (pg. 147). Actualmente, la Placa Suramericana se desplaza al Oeste a una velocidad de 31 mm/año; la Placa de Nazca hacia el Este, a casi el doble de esta velocidad; como consecuencia de este enfrentamiento, la cordillera se ha ido haciendo más estrecha a lo largo del proceso de su levantamiento (Sobolev y Babeyko, 2005). Adicionalmente, la confrontación de ambas Placas genera un movimiento de rotación en sentido antihorario en la Placa Suramericana; esta tendencia afecta al territorio de los Andes peruanos (Macedo-Sánchez *et al.*, 1992; Rouse *et al.*, 2005).

El proceso de Subducción ha regido no solamente la elevación de los Andes; ha afectado también a la Costa y al área SubAndina Amazónica, que han respondido a su dinámica, corporizándola en plegamientos, hundimientos y levantamientos de porciones del territorio.

Se ha sugerido que el proceso de Subducción en el ámbito de Perú y Chile podría haber sido influenciado por el establecimiento de Hiperaridez en la Costa y flanco Oeste de Suramérica. La Subducción es facilitada cuando volúmenes significativos de sedimentos son acarreados regularmente por los ríos hacia el mar, y fluyen hacia la línea de confrontación de las Placas, actuando como material lubricante para éstas, que se deslizan una sobre otra. Por ello, las condiciones de sequedad extrema habrían agudizado las tensiones entre las Placas de Nazca y suramericana en algunos sectores, como el Sur del Perú y territorio chileno, influyendo en el ritmo, los momentos y el desarrollo de la Subducción (Lamb y Davis, 2003).



**Figura 10.** Procesos de Subducción y Subsidiencia, representaciones esquemáticas. 1. El enfrentamiento de las Placas Tectónicas de Nazca y Suramericana en el territorio peruano determina el levantamiento de los Andes y Subsidiencia en su Flanco Este, formando depresiones. 2. Sector de la Cordillera de los Andes con ángulo de Subducción plano o casi plano. 3. Sector con ángulo de Subducción marcado.

2 y 3 Basados en Devries *et al.*, 2001.

## Isostasia

Otro proceso importante en el desarrollo de los territorios del Ande y las zonas adyacentes, es la **Isostasia**. Ésta es el movimiento hacia arriba o abajo que experimenta una masa sólida sostenida en un medio líquido o plástico, cuando se le despoja de peso en determinados sectores. La masa sólida está representada por la corteza terrestre o **Litósfera**, suspendida sobre una capa más profunda de naturaleza plástica, la **Astenósfera**.

En las cadenas montañosas, los procesos de erosión y sedimentación pueden acarrear un reflejo de hundimiento o elevación de franjas de terreno, en sus áreas de influencia. Se conoce con el nombre de **Epirogénesis** al desplazamiento vertical de los territorios, usualmente lento, ocasionado por Isostasia. Muchas áreas en el paisaje del país han sido elevadas de esta manera; particularmente, algunos autores sugieren que la génesis del territorio Altiplano Andino se relacionaría a este proceso (Garziona *et al.*, 2006).

## Subsidiencia

La formación de los territorios adyacentes al Este de la cordillera ha sido influida por el proceso de Orogenia, que ha estrechado y hecho progresivamente más gruesa la corteza terrestre en el Ande, acumulando más carga por unidad de área conforme se levantaba. La franja de territorio SubAndino, inmediatamente adyacente a la Cordillera Este, se ha deprimido, afectada por esa carga, en un proceso conocido como **Subsidiencia** (**Figura 10-1**, pg. 147). Esto nos explica la presencia y génesis de hundimientos longitudinales emplazados al Este de los Andes, conspicuos en el tercio Norte de la Amazonía peruana. La Subsidiencia ha originado la formación de espacios de extrema bajura, como la Depresión de Ucamara en el departamento de Loreto, que albergaron, a lo largo del tiempo, incursiones marinas, y posteriormente sistemas acuáticos dulceacuícolas (Gregory-Wodzicki, 2000; Hoorn *et al.*, 2010); estos pormenores se desarrollan más adelante en este mismo Capítulo.

## TERRITORIO DE LA COSTA: CONFORMACIÓN DEL RELIEVE Y CARACTERÍSTICAS FÍSICAS EN EL TIEMPO

La Costa peruana, extendida entre los 3°23 Sur y 18°21 Sur, es flanqueada hacia el Este por la cordillera de los Andes y sus contrafuertes, y por el Oeste por el talud o declive continental. El ámbito costero, desde la frontera Norte del país hasta los 13° Sur, es parte del Cratón Suramericano, y conformó el territorio extremo Oeste de Pangea; a partir de este límite latitudinal, correspondiente a la Deflexión de Abancay, se halla el realme Geológico del Macizo de Arequipa, que se prolonga hasta el extremo Sur peruano (Petford y Atherton, 1995); esto se aprecia en las **Figuras 11** (pg. 151) y **16** (pg. 179).

En el extremo Norte de la Costa, en el Departamento de Tumbes, predominan ambientes con niveles de precipitación pluvial superiores a los 250 mm, que no caen en la categoría de desiertos; la naturaleza seca de la Costa peruana se hace perceptible a partir de los 4°15' Sur, latitud aproximada de la localidad litoral de Cabo Blanco en Dp. de Piura. Más hacia el Sur, la condición desértica se hace gradualmente patente, y a partir del Departamento de Ica se percibe una aridez extrema, **Hiperaridez**, que se extiende hasta el desierto de Atacama en Chile; en territorio peruano esta condición es tan marcada que se observan dunas con frentes de arena de hasta 150 Km de longitud (Petersen, 1972).

El territorio de la Costa está surcado por numerosos valles cuyas redes Hidrográficas tienen tendencia mayoritaria Este-Oeste, y cuyos fondos están cubiertos por depósitos aluviales relativamente recientes, formando conos de deyección más o menos amplios. Éstos contienen redes de acuíferos de mucha importancia como fuentes de agua para la vegetación que se ha establecido en los ambientes aluviales de los valles.

Actualmente, por el litoral peruano discurren 57 ríos de caudal permanente o intermitente, que desembocan en el Océano Pacífico. Dentro de los valles más amplios se observan los de los ríos Piura en el Departamento de Piura, Reque y Zaña, en Lambayeque; Jequetepeque, Chicama y Moche en La Libertad; Santa y Aija (Huarmey) en Ancash;

Pativilca, Huaral, Chancay, Chillón, Rímac y Cañete en Lima; Ica, en el Departamento de Ica; Camaná, Vitor y Tambo, en Arequipa, Moquegua en el Departamento de Moquegua, y el Sama en Tacna.

Por su coherencia Geomorfológica, se distinguen tres tramos o sectores principales en la Costa peruana, que se pormenorizan a continuación, y se ilustran en la **Figura 11** (pg. 151).

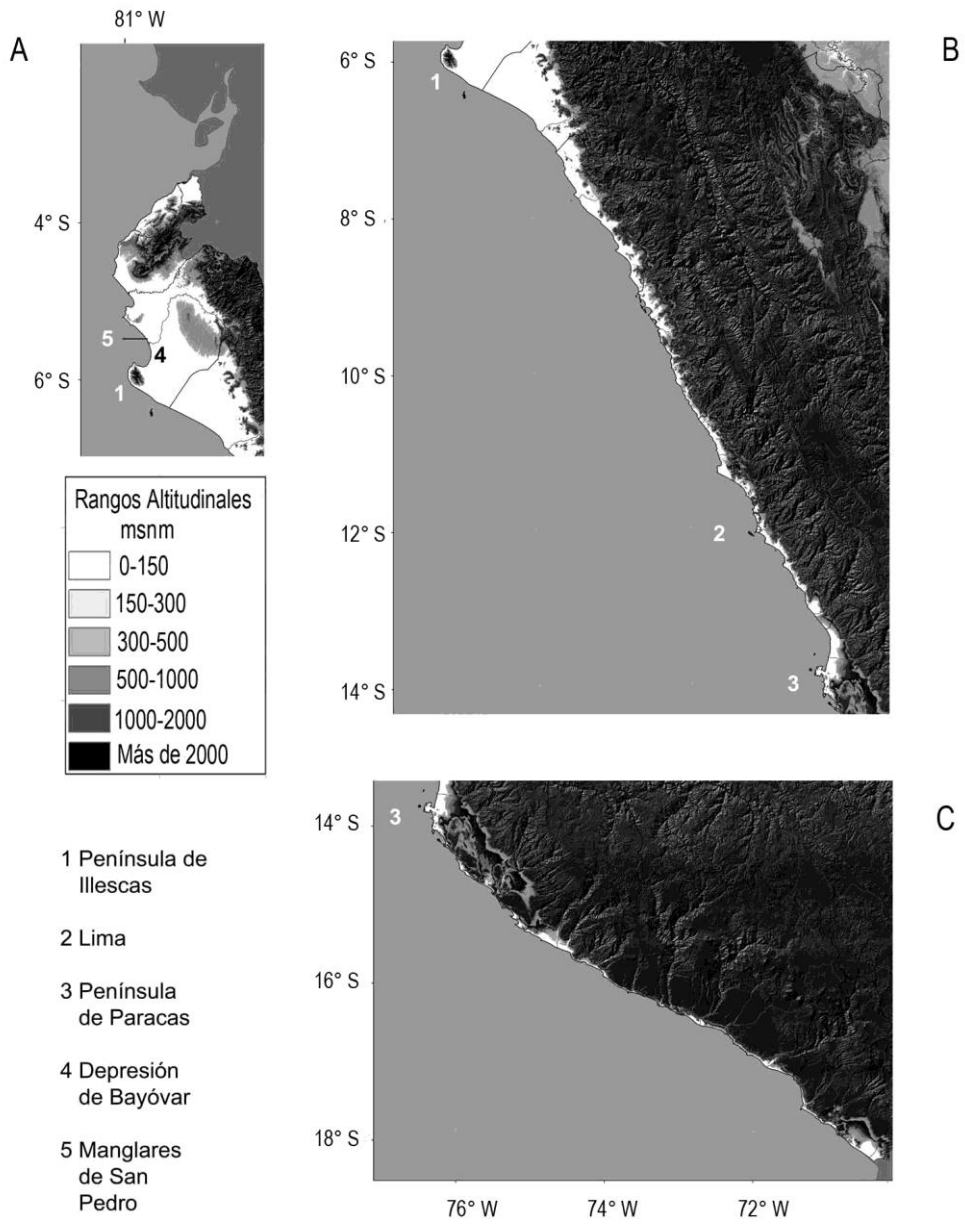
### **Sector Norte de la Costa peruana (Figura 11A)**

Este sector comprende desde el extremo Norte del Departamento de Tumbes, hasta la Península de Illescas en Piura. Se caracteriza por la presencia de un espacio costero de gran amplitud, que en algunos lugares, como en el Departamento de Piura, se extiende tierra adentro sobrepasando los 100 Km de distancia lineal desde el litoral.

Existen tierras bajas y hundimientos litorales, dentro de ellos los llamados **Esteros**, áreas en las cuales se forman tenues espigones naturales de arena paralelos a la línea general de la Costa. En bajamar, los Esteros se drenan, formando bajíos extensos, que son llenados en los días de mar brava. En estas formaciones de bajura, de interfase marina, se emplazan Manglares y otras Biocenosis propias de medios con influencia salina.

En el extremo Norte del Departamento de Tumbes hay extensiones Bosques de Manglar, actualmente protegidas en el Santuario Nacional de los Manglares de Tumbes. El área de San Pedro, en el Departamento de Piura, ostenta la vegetación de Mangle más sureña de todo el Hemisferio Sur (**Figura 11A**, pg. 151). En la Costa de este último Departamento se perciben territorios de gran bajura, como la Depresión de Bayóvar, en la cual el terreno se encuentra casi 40 m por debajo del nivel del mar. En algunos puntos de este Sector son patentes levantamientos del territorio con génesis relativamente reciente.

Adicionalmente, la confrontación de Placas Tectónicas a lo largo del margen Oeste peruano ha desarrollado fallas y plegamientos, que en el tercio Norte de la Costa conforman cuencas petrolíferas extensas y en casos ubicadas mar adentro, como las observables en Tumbes y Talara (Devries *et al.*, 2011).



**Figura 11.** Sectores Geomorfológicos de la Costa peruana

### **Sector Central de la Costa peruana (Figura 11B)**

Este tramo comprende el ámbito entre las Penínsulas de Illescas y Paracas, y ostenta una menor amplitud de Costa, de hasta unos 25 Km en algunos casos. Se extiende por espacios sometidos a hundimientos, y en ellos es frecuentemente visible una línea de acantilados rocosos, característica a lo largo de los Departamentos de Ancash y Lima (Petersen, 1972).

### **Sector Sur de la Costa peruana (Figura 11C)**

El Sector Sur abarca el espacio costero desde la Península de Paracas hasta el extremo Sur del país; es el ámbito de influencia del Macizo de Arequipa, de origen Paleozoico; muestra un predominio de procesos de levantamiento, y la amplitud costera es muy reducida. Al igual que para el Sector Central, son frecuentes los acantilados rocosos a lo largo del litoral, pero se observan también vastas llanuras interiores, ubicadas a altitudes de 1000 m ó más, de aspecto desértico, con ríos que las atraviesan formando valles a cientos de metros de profundidad, con trechos notoriamente encañonados, como es el caso de los cañones de Colca-Majes y Cotahuasi-Ocoña (Petersen, 1972; Thouret *et al.*, 2007).

Este sector ha sido influenciado por la actividad Tectónica del SubDominio Altiplánico de la cordillera, y es flanqueado hacia el mar por remanentes de menor altitud de la Cordillera de la Costa (**Figura 16**, pg. 179), cuya génesis es muy antigua (Gregory-Wodzicki, 2000; Garzzone *et al.*, 2008);



### Fondo Oceánico adyacente al Perú

Los puntos de enfrentamiento de las Placas Tectónicas de Nazca y Suramericana en territorio peruano, se sitúan actualmente dentro del mar, a una distancia promedio de 100-200 km de la costa.

Si observamos este frente, notamos que tiene una distancia relativamente estrecha hacia el extremo Norte del litoral; en los Departamentos de Piura y Tumbes es de unos 100 Km, reduciéndose hacia el extremo Sur de Piura; se hace mayor frente a Lambayeque, donde alcanza unos 200 Km; luego se reduce gradualmente hacia el Sur, y en las inmediaciones de Lima alcanza unos 150 Km. En las Costas del Departamento de Ica, a la altura de la ciudad de Nazca, la distancia es de unos 100 Km, y desde allí se mantiene estrecho hacia el Sur.

Dos Fosas Oceánicas que superan brevemente los 4,700 m de profundidad son observables paralelas al litoral peruano, la **Fosa Lima**, que se extiende entre las ciudades de Trujillo y Lima, y la **Fosa de Arica**, situada entre el Sur de la ciudad de Nazca y la frontera Sur del país (IGN, 1989).

### Crestas y Zonas Volcánicas (Figura 16, pg. 179)

Existen dos prominencias notorias en el paisaje del fondo marino frente a las costas Suramericanas del Pacífico, y son correspondientes a ensanchamientos en la corteza Oceánica. A lo largo del Tiempo Geológico, ellas han actuado como cuñas, agravando la dinámica Orogénica en sus zonas de enfrentamiento.

La más norteña, la **Cresta de Carnegie**, está ubicada frente al Ecuador, al Norte de la línea ecuatorial, confrontando a la cadena volcánica del Chimborazo, Cotopaxi y Antizana. Se eleva alrededor de 2 Km por encima del fondo Oceánico; su amplitud se estima en unos 300 Km (Devries *et al.*, 2011). Es determinante de un proceso de Subducción

muy activo, y de permanente actividad sísmica y volcánica en su entorno. Hace 5-2 Ma, durante el Plio-Pleistoceno, el despliegue de esta Cresta habría experimentado una notable reactivación (Simpson, 1975). Su límite Sur está marcado por la Deflexión de Huancabamba, falla Geológica de gran extensión situada transversalmente en el extremo Norte del país (Mitouard *et al.*, 1990; Petford y Atherton, 1995; Dunin-Borkowski *et al.*, 2007).

La segunda es la **Cresta de Nazca**, centrada frente a la ciudad del mismo nombre, en las Costas del Departamento de Ica en territorio peruano. Su límite Norte coincide con la Deflexión de Abancay. Se eleva unos 1.8 Km por encima del fondo Oceánico; su amplitud se estima en unos 200 Km, con un espesor aproximado de 18 Km, mayor al promedio de la Placa Tectónica del mismo nombre (Hampel, 2002; Devries *et al.*, 2011). Enfrenta a la Cordillera Andina oblicuamente; intensa actividad sísmica es perceptible en su ámbito de confrontación, en el cual la Tasa de Subducción es casi el doble que el resto de la Costa peruana (Goy *et al.*, 1992).

La activación Tectónica de la Cresta de Nazca ha regido las tensiones en el ámbito adyacente, y estas se han proyectado, inclusive, hasta el territorio Amazónico al Este de la cordillera. Ha marcado la configuración del moderno relieve de la Costa Central, así como el de sectores paralelos al otro lado de la cordillera de los Andes, como el Arco de Fitzcarrald, emplazado en la región Amazónica entre los Departamentos de Ucayali y Madre de Dios (Espurt *et al.*, 2010).

El límite Norte de la Cresta de Nazca coincide con el de la Zona Volcánica emplazada en el extremo Sur del país, la cual en el contexto total de la cordillera de los Andes, es conocida como **Zona Volcánica Central** (Petford y Atherton, 1995); ello se aprecia en la **Figura 14** (pg. 165).

### **Cordillera de la Costa** (Figura 16, pg. 179)

En el territorio peruano, la **Cordillera de la Costa**, representada por una franja de elevaciones menores, constituye el ramal ubicado más al Oeste, y también más antiguamente desplegado, de la cordillera de los Andes. Diferenciamos la Cordillera de la Costa con esta denominación,

que nos permite distinguirla de la prominente, y más reciente, Cordillera Oeste en el espacio Andino peruano.

La Cordillera de la Costa muestra remanentes notorios en el extremo Norte y Sur peruano, hoy en día observables como prominencias con emplazamiento longitudinal y discontinuo. En los Departamentos de Tumbes y Piura, la cordillera de los Amotapes, que se eleva por encima de los 1000 m; en el Departamento de Piura, la Cordillera de la Brea y los Macizos de Paita, con hasta 315 m, e Illescas, de hasta 515 m. Luego de una amplia discontinuidad, esta cordillera reaparece en el Departamento de Lima, representada por la Isla de San Lorenzo frente al litoral el Callao, y en Ica por la Península de Paracas, el Gran Tablazo y las Lomas de Amara. Pertenece también a esta formación morfoestructural el territorio litoral de los Departamentos de Arequipa, Moquegua y Tacna. Se ha documentado que la cordillera de la Costa prosigue su pausada tendencia a la elevación en varios puntos a lo largo de su recorrido, en el ámbito Central y Sur del Perú (Petersen, 1972; IGN, 1989).

## Recuadro 7

### CORRIENTE DE HUMBOLDT, LOMAS Y PROCESOS BIOCLIMÁTICOS EN LA VERTIENTE OESTE DE LOS ANDES PERUANOS

#### Corriente de Humboldt

La corriente de Humboldt extiende su recorrido a lo largo de toda la Costa peruana, hasta el extremo Norte del Departamento de Piura, en el ámbito cercano al punto litoral de Cabo Blanco, a unos 4° de latitud Sur. Es allí que normalmente diverge hacia el Oeste. La corriente, por su temperatura fría, influye en la Ecología de las formaciones existentes a lo largo de la franja Costera.

Lo que reconocemos como corriente de Humboldt es una porción de un movimiento Oceánico más extenso, el Movimiento Circulatorio de aguas del Pacífico Sur, que recorre las Costas suramericanas en dirección Sur-Norte hasta el punto de divergencia mencionado, y cuya temperatura fría frente al litoral peruano denota el antecedente de su paso cercano a la Antártica.

Éste, al igual que otros movimientos de aguas Oceánicas en los Hemisferios Norte y Sur, es regido fundamentalmente por los constantes vientos **Alisios**, que imprimen en las aguas un patrón generalizado de circulación horario en las Cuencas Oceánicas del Hemisferio Norte, y antihorario en el Hemisferio Sur.

La baja temperatura de la corriente influye en el paisaje de las costas adyacentes, causando su aridez. Dado que enfría el aire situado inmediatamente encima de su superficie, genera una condición con masas de aire frío a bajas elevaciones; encima de éstas hay aire con mayores temperaturas. Esta disposición se reconoce como un **Sistema de Baja Presión**. Como resultado de ella se produce la inamovilidad vertical del aire, anulándose la posibilidad de un activo acarreo de humedad hacia las alturas. No se forman nubes, o éstas no se cargan suficientemente de humedad, y particularmente las nubes **Cúmulos** y **Cúmulo-Nimbos**, características de condiciones torrenciales, son inexistentes. Podemos contrastar esta situación con la del Bosque Tropical de la llanura Amazónica,

donde masas de aire caliente están emplazadas cerca de la superficie del suelo, generando un activo acarreo de humedad hacia arriba, produciéndose nubes cargadas y continuas lluvias torrenciales.

Ciudades situadas a la misma latitud, como es el caso de Lima, Perú, en la Costa Oeste de Suramérica, y Bahía, Brasil, en la Costa Este, demuestran una diferencia en sus temperaturas Oceánicas superficiales promedio de unos 10°C. Esta temperatura es de 15°C frente a Lima, y 25°C frente a Bahía (Heritage, 1999). En la última, las costas son bañadas por aguas del Movimiento Circulatorio del Atlántico Sur, que fluyen cálidas luego de haber sido calentadas por su recorrido en la franja ecuatorial. Como consecuencia de las temperaturas Oceánicas en sus Costas, el paisaje de Lima es un desierto con lluvia casi inexistente, y el de Bahía un Bosque Tropical Pluvial.

### **Desierto de Atacama**

El desierto de la Costa Sur del Perú, prolongado hasta Atacama en territorio chileno, constituye el ambiente más seco del planeta. Su ámbito de influencia se extiende a la zona Andina adyacente. La influencia de la Corriente de Humboldt en las condiciones de Hiperaridez de este ámbito es clara; no obstante, hay circunstancias en el devenir del clima global que sin duda han influido en la expansión o retracción de esta formación árida en extremo. Ellas se desarrollan en el **Recuadro 11**. Varios autores coinciden en señalar que este ámbito habría representado una barrera natural, impidiendo la integración de Biomas Andinos y Costeros sureños, y aquellos emplazados al Norte de esta región desértica (Axelrod *et al.*, 1991).

### **Formación de Neblinas adyacentes al litoral y Lomas (Figura 12, pg. 159)**

El fenómeno de la niebla o neblina, que se estaciona en el ámbito litoral y es característico de la Costa árida del Perú, tiene génesis en la frialdad de las aguas superficiales de la Corriente de Humboldt. Muestra matices diferentes durante las estaciones de verano e invierno del Hemisferio Sur. Durante el verano, es originada a primeras horas de la mañana y se disipa hacia el mediodía, reapareciendo ocasionalmente en las últimas horas de la tarde; tiene influencia en la franja costera hasta unos 5 Km tierra adentro, por debajo de unos 500 m. Durante el invierno, particularmente entre Septiembre-Diciembre, se mantiene a lo

largo de todo el día, cubriendo hasta unos 15 Km tierra adentro o más, asentándose desde el nivel del mar hasta aproximadamente 1000 m de altitud.

La presencia de esta banda de niebla invernal, con capacidad de condensarse y generar rocío a lo largo de su emplazamiento, determina la existencia de las formaciones vegetales localmente conocidas como **Lomas**, situadas en las pendientes suaves que miran al mar y son receptoras de esta humedad, determinando un verdor que contrasta con el entorno desértico que las rodea (Dillon *et al.*, 2003).

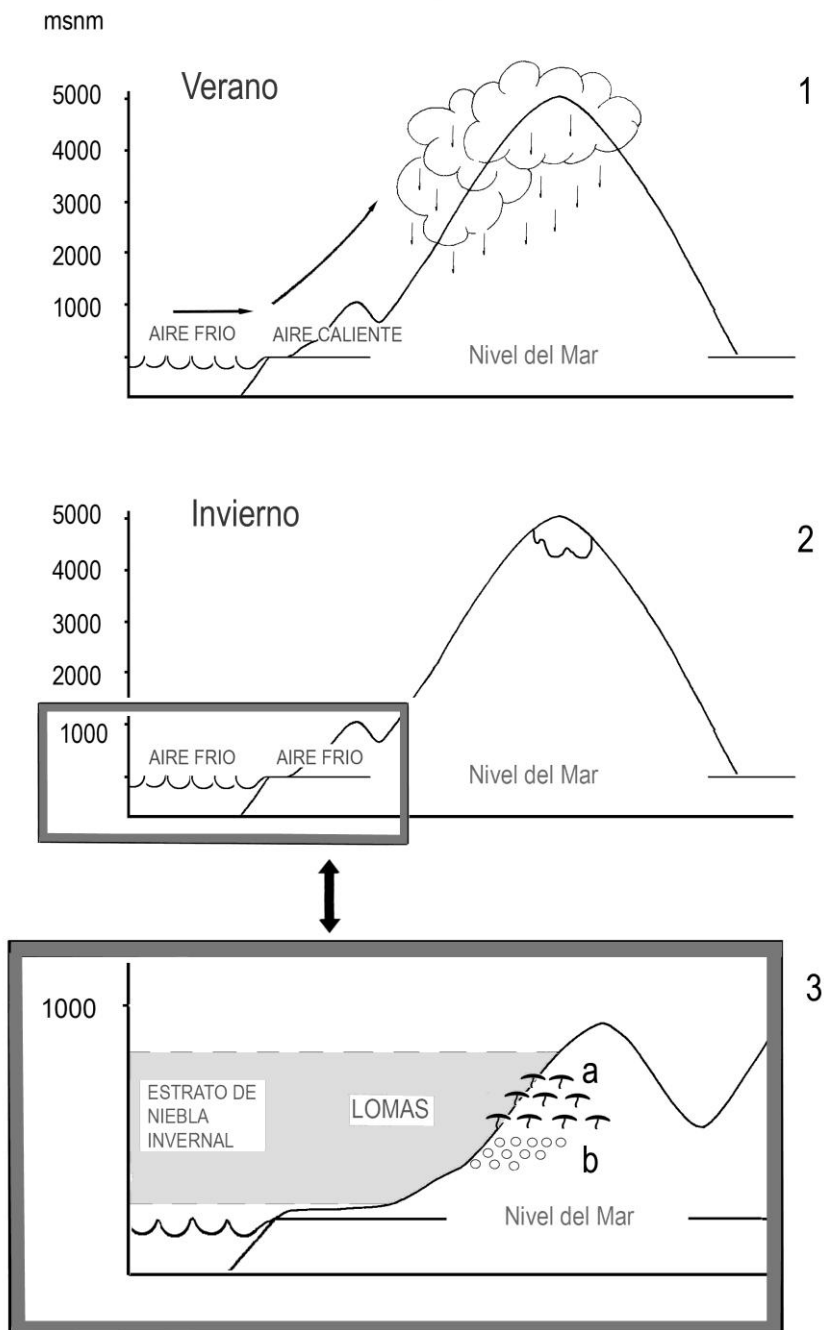
### **Bipolaridad en el Patrón de precipitación pluvial en el flanco Oeste de los Andes peruanos** (Figura 12, pg. 159)

El Patrón de precipitación pluvial en el flanco Oeste de los Andes peruanos es complejo, aun sin considerar anomalías como el **Fenómeno del Niño**. Tiene una tendencia Bipolar si comparamos las zonas de baja y elevada altitud (Simpson, 1975). El litoral y las partes bajas son casi permanentemente áridos, debido a la estabilidad del aire, que determina la inexistencia de precipitación pluvial. Las partes altas, por encima de 1500-2000 m, se hacen lluviosas y tormentosas durante los meses de Diciembre a Marzo.

El clima durante el invierno y el verano se halla diferenciado por la influencia del movimiento de bamboleo de la tierra, cuyos Hemisferios se sitúan más cerca o más lejos del Sol, alternadamente, conforme ella se traslada a su alrededor.

Durante el invierno del Hemisferio Sur, Junio-Septiembre, los territorios costeros no son calentados suficientemente, puesto que el sol se halla relativamente más distante de la superficie de este Hemisferio. El aire adyacente al Océano y las zonas costeras permanece en inamovilidad, y las alturas del flanco Oeste de los Andes no reciben un activo acarreo de humedad, permaneciendo secas (**Figura 12-2**).

Durante el verano del Hemisferio Sur, entre Diciembre y Marzo, el acercamiento de éste al sol ocasiona el calentamiento de las tierras costeras, y gatilla el rápido ascenso de masas de aire calientes, empujadas hacia las alturas del flanco Oeste de los Andes acarreado la humedad del mar. Esto produce las características tormentas y lluvias en las alturas Andinas a lo largo del verano. No obstante, ese calentamiento en la franja de tierras costeras no se traduce en un incremento de la lluvia en las zonas situadas a baja elevación, sino solamente en las partes altas (**Figura 12-1**)



**Figura 12.** Patrón climático Bipolar de la Costa peruana y formación de Lomas. En 1 se aprecia el patrón de formación de nubes y lluvia en la Costa y el flanco Oeste de los Andes peruanos, durante el Verano del Hemisferio Sur. En 2 el de inamovilidad del aire y formación de Lomas durante el Invierno. En 3 el estrato de Niebla Invernal que da génesis a la formación de Lomas; la vegetación indicada con **a** y **b** corresponde a plantas leñosas y herbáceas, respectivamente.

Basado en Simpson, 1975, y Dillon *et al.*, 2003.

## DINÁMICA Y CRONOLOGÍA DE LA FORMACIÓN DEL RELIEVE DE LA COSTA PERUANA

La actividad Tectónica a lo largo del litoral ha generado elevaciones y hundimientos irregulares, e incluso en algunos casos revertidos, a lo largo del tiempo. También, incursiones y regresiones marinas.

Entre 144-68 Ma, durante el Cenozoico-Cretáceo, las temperaturas relativamente elevadas del planeta y sus episodios de exacerbación, acarrearón varias elevaciones Eustáticas en el nivel global de las aguas Oceánicas. Éstas afectaron la línea litoral peruana, en la cual han quedado huellas de ingresos y subsecuentes regresiones del mar, evidenciadas por estratos de rocas sedimentarias, en casos con restos de animales marinos, que se observan en terrazas y planicies a lo largo del borde interior de la faja costanera, como es el caso de los yacimientos yeseros de Chilca, cuyos estratos de yeso y anhidrita, alternados con calcitas, han producido capas con impresiones de peces fosilizados de este período (Petersen, 1972).

Hace unos 67 Ma, se produce una significativa regresión Eustática de las aguas Oceánicas, que dejaría expuestas buena parte de las tierras costeras suramericanas (Bloom y Lovejoy, 2011; Graham, 2011).

Hasta unos 50 Ma, a inicios de la Era Cenozoica, la cordillera Andina peruana estaba recién iniciando tenues desarrollos; el territorio costero debió hasta esos momentos constituir en muchas áreas un continuo con los paisajes situados hacia el Este; algunos autores señalan, asimismo, que pudo haber sido más húmedo en su tercio Norte (Seymour, 2010).

Para esos momentos, el proceso de elevación de la Cordillera de la Costa, y un episodio de activación de la Cresta de Nazca, habrían cargado el relieve de la Costa Central del Perú, levantando irregularmente sus territorios en unos centenares de metros, aproximándolos a su relieve actual. Es entonces que se habría establecido, por ejemplo, la moderna configuración del valle del Rímac, movilizándolo el punto de descarga del Paleo-Rímac, que se ubicaba cerca del Morro Solar, y del Paleo-Chillón, cuyo punto de descarga se encontraba en el actual Distrito de Magdalena, hasta sus actuales



emplazamientos, unos 20 Km al Norte en cada caso (Le Roux *et al.*, 2000).

Durante el Mioceno, 24-5 Ma, la línea de Costa, sometida a alternancias en el nivel Oceánico, habría experimentado fluctuaciones en distancias de hasta varias decenas de Km o más. Es el caso del Departamento de Ica, donde se evidencia un retroceso de la línea costera, que anteriormente se hallaba al Este de la ciudad de Ica, y habría experimentado una regresión de más de 50 Km hacia el Oeste (Petersen, 1972; Dillon *et al.*, 2003). Estos eventos han dejado huellas en el lecho marino entonces constituido por los desiertos de Ica, bajo la forma de restos de ballenas y moluscos fosilizados.

A partir de unos 13 Ma, el Sector Sur de la Costa peruana habría sido sometido a levantamientos, elevando antiguas terrazas marinas hasta más de 3000 m como consecuencia de la Orogenia Andina. Este efecto se habría exacerbado por la actividad de la Cresta de Nazca a inicios del Plioceno, 5-4 Ma, afectando los territorios cercanos a Pisco, y de modo particular aquellos emplazados al Sur, como las notables terrazas de Chala en el Dp. de Arequipa (Macharé y Ortlieb, 1992; Argollo, 2006; Thouret *et al.*, 2007).

Desde inicios del Pleistoceno, 2 Ma, en la Costa Norte, algunos espacios han experimentado una tendencia de elevación sostenida. Es el caso de los **Tablazos**, sectores que han emergido acarreando fondos marinos actualmente visibles como terraplenes elevados. Se observan en localidades costaneras del Departamento de Piura, como Máncora, Talara, Negritos y Lobitos. Es el caso, también, de la Cordillera de los Amotapes, parte de la antigua Cordillera de la Costa, que prosigue su tendencia actual de levantamiento (Petersen, 1972).

Durante el mismo lapso, en la costa Central, y por efectos asociados a la compresión del proceso de Orogenia, algunos puntos habrían sufrido moderados a leves hundimientos o levantamientos; en el Departamento de Lima, los ámbitos litorales de las Playas Asia y Bujama evidencian levantamientos Pleistocenos; otros puntos como Ancón, el Morro Solar, la isla San Lorenzo y Cerro Azul, se hallarían en situación más o menos estática o de lenta sumersión (Petersen, 1972; Argollo, 2006; Audin *et al.*, 2006).

A lo largo de la Costa, las Glaciaciones que caracterizaron al Pleistoceno habrían capturado grandes volúmenes de agua Oceánica ocasionado nuevamente regresiones alternadas en la línea del litoral, desplazando simétricamente la línea de neblina, y con ella, las formaciones de Lomas. Esto habría ocasionado pulsos sucesivos de fragmentación y coalescencia en las comunidades vegetales costeras, agudizando los procesos de Diversificación Alopátrica de las especies allí emplazadas (Dillon *et al.*, 2003).

## TERRITORIO DEL ANDE: CONFORMACIÓN DEL RELIEVE Y CARACTERÍSTICAS FÍSICAS

### Enfrentamiento de las Placas Tectónicas de Nazca, Suramérica, de Cocos y del Caribe

La cordillera de los Andes desarrolla un recorrido longitudinal de unos 5,000 Km a lo largo del extremo Oeste de Suramérica (Gregory-Wodzicki, 2000; Sempere *et al.*, 2008). Es la única cadena montañosa de semejante dimensión en el Hemisferio Sur, tan vasta y elevada que constituye una barrera a la circulación atmosférica (Antonelli *et al.*, 2009). Abarca una gama de peldaños altitudinales que van desde elevaciones bajas en el piedemonte, hasta estratos nivales por encima de la línea del Bosque y de los Páramos. Es, a todas luces, una formación Geológica con implicancias masivas en la Ecología de sus zonas adyacentes.

El levantamiento de la cordillera de los Andes resulta de las tensiones producidas entre dos Placas Tectónicas enfrentadas, pero también superpuestas, la **Placa de Nazca** y la Placa **Suramericana**, como se muestra en la **Figura 10-1** (pg. 147). La confrontación de éstas se produce frente al litoral suramericano del Pacífico, desarrollando una activa dinámica Geológica, produciendo una línea de tensión a lo largo de toda su longitud (Gregory-Wodzicki, 2000; Devries *et al.*, 2011). Adicionalmente, las Placas mencionadas se confrontan en el extremo Norte de Suramérica con la **Placa de Cocos**, situada en posición Oeste en el Pacífico, enfrentando a la Placa de Nazca solamente, y con la Placa del Caribe, ubicada a Este, enfrentada a ambas (Johnston y Thorkelson, 1997). Lo mencionado se observa en la **Figura 13** (pg. 163).

La dirección de desplazamiento de las Placas de Nazca y Suramericana está comandada por la generación de nueva corteza terrestre desde dos Dorsales submarinas en expansión, una situada en medio del Océano Pacífico, y la otra en el Atlántico. A través de las profundas fisuras que recorren estas Dorsales aflora **Magma**, que se solidifica en sus bordes y va conformando corteza terrestre adicional hacia ambos lados de la fisura.



**Figura 13.** Placas Tectónicas con influencia en el continente suramericano

Quienes estudian la dinámica de la elevación de la cordillera Andina en el tiempo, han observado que ésta se ha desarrollado atravesando por períodos de notoria agudización, alternados con lapsos de **Quiescencia Geológica** o disminución de la actividad Orogénica.

Entre 30-20 Ma, el proceso de Subducción, que ha comandado el levantamiento de los Andes en territorio peruano, se intensificó agudamente, desencadenando una fase de gran actividad (Somoza, 1998; Thouret *et al.*, 2007; Sempere *et al.*, 2008). Varios factores influyeron en esta activación; todo indica que el principal habría sido el incremento en la velocidad de desplazamiento hacia el NorOeste de la Placa Suramericana, asociado a la duplicación de la tasa de convergencia entre las Placas de Nazca y la del Caribe, en el sector al Norte del continente (Pidell *et al.*, 1998). Como resultado de ello, hace unos 25 Ma, porciones en el ámbito Norte de la Placa de Nazca se quebraron ante la Suramericana, más allá de la Cresta de Carnegie, determinando una reorganización Tectónica en el extremo Norte del continente (Lonsdale, 2005; Mora *et al.*, 2010; Devries *et al.*, 2011). Hay información adicional al final del **Recuadro 6**, en relación al desplazamiento al Norte del continente suramericano.

### **Dominios Geológicos de los Andes** (Figura 14, pg. 165)

A lo largo del recorrido longitudinal de los Andes, la segmentación de la corteza terrestre es saltante; se perciben sectores con características y génesis Geológicas diferenciadas. En ellos, la tensión y dinámica no son simétricas; el traslapo de las Placas se produce bajo ángulos diversos, y resulta, en algunas áreas, en una mayor tensión, así como un levantamiento más activo y rápido, a veces asociado a vulcanismo. La corteza misma posee espesores y densidades distintas; en el ámbito Andino del Centro del Perú tiene unos 50 Km de espesor, y es relativamente densa; al Sur de la deflexión de Abancay, se hace de menor espesor, y también menos densa (Hall y Wood, 1995; Petford y Atherton, 1995; Ramos, 1999; Gregory-Wodzicki, 2000; Sempere *et al.*, 2008).

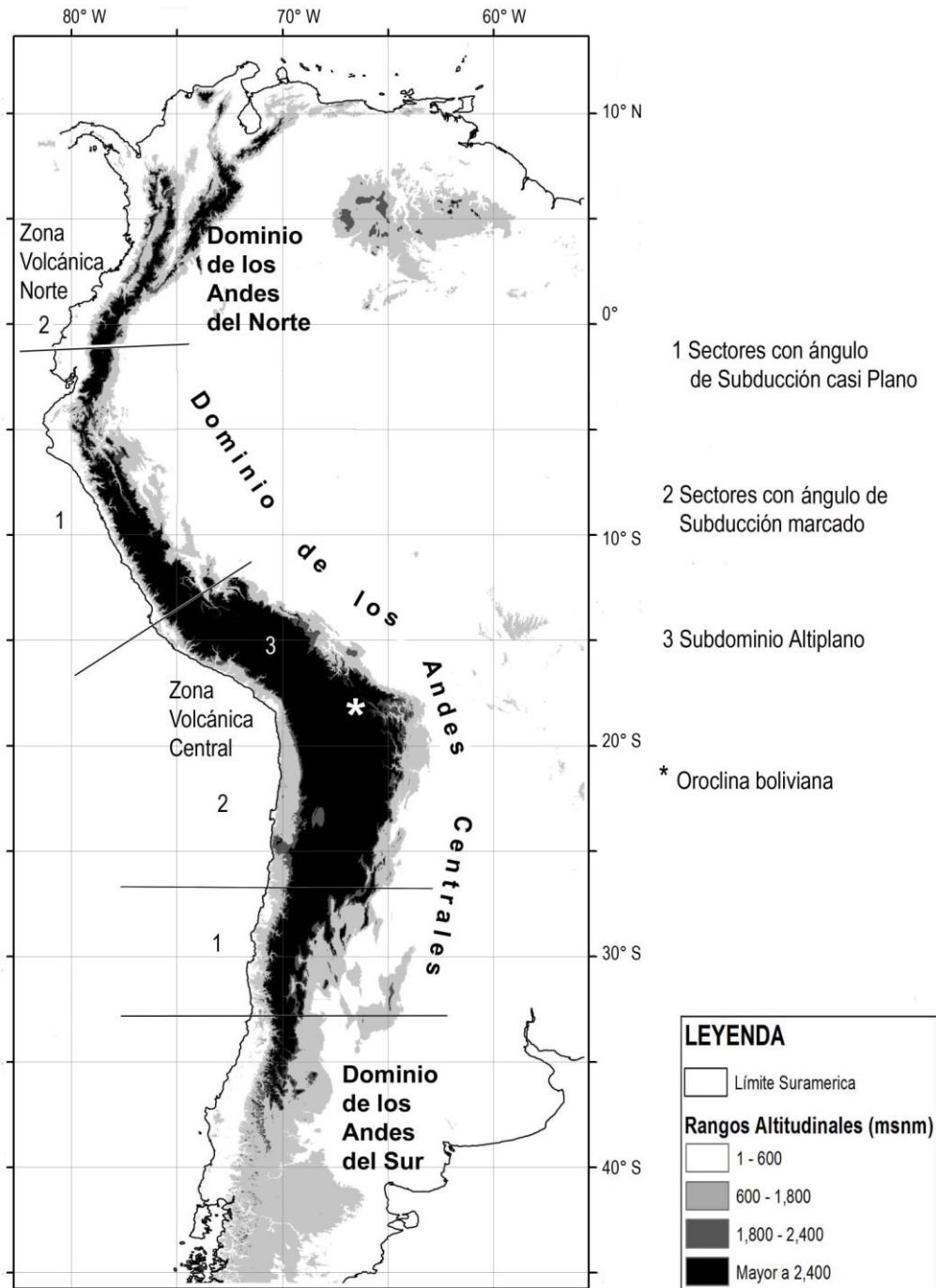


Figura 14. Dominios Geológicos de los Andes

Basado en Gregory-Wodzicki, 2000

Se reconocen, en primer término, sectores de la Cordillera caracterizados por un **ángulo de subducción casi plano**; en segundo término, sectores con **ángulos de subducción marcados** (Figuras 10-2, 10-3, pg. 147 y 14, pg. 165). Dado que las ondas sísmicas difieren en la cantidad de energía reflejada bajo cada una de estas configuraciones, su ubicación ha podido precisarse con bastante aproximación (Ramos, 1999; Gregory-Wodzicki, 2000).

### **Sectores con ángulos de subducción casi planos**

En éstos, la Placa de Nazca se subduce bajo la Placa Sudamericana en un ángulo suave, que habría ido disminuyendo desde las postrimerías del Cenozoico, haciéndose casi plano, de 5°-10°, hace unos 5 Ma (Ramos, 1999).

Bajo esta configuración se encuentran dos grandes tramos; uno entre los 2°-15° Sur, desde la ciudad de Guayaquil en Ecuador hasta las cercanías de la ciudad de Nazca en el Departamento de Ica; el otro entre los 28°-33°30' Sur, abarcando Chile Central, desde el extremo Sur del desierto de Atacama, hasta las cercanías de la ciudad de Santiago. Estas áreas con ángulos de subducción reducidos, han sido poco afectadas por vulcanismo y eventos cataclísmicos sucedidos a lo largo del tiempo. Particularmente, han mostrado ausencia de actividad volcánica, en los períodos de intenso vulcanismo ocurridos a partir del Mioceno, 24-15 Ma, los cuales afectaron otros sectores de los Andes, como el SubDominio Altiplano de los Andes Centrales, y el territorio SubAndino (Noble *et al.*, 1990; Gregory-Wodzicki, 2000).

### **Sectores con ángulos de subducción marcados**

En estos sectores, el traslape de las Placas se produce en un ángulo de aproximadamente 30°, marcadamente más inclinado que el descrito anteriormente. Allí, la actividad volcánica y sísmica ha sido particularmente intensa, sobre todo a partir del Mioceno, 24-15 Ma, prolongándose hasta la actualidad (Gregory-Wodzicki, 2000; Devries *et al.*, 2011).

## **Dominios de los Andes del Norte, Centro y Sur; Perú emplazado en el Dominio de los Andes Centrales**

### **Dominio de los Andes Centrales**

El **Dominio de los Andes Centrales** abarca las dos áreas con ángulo de Subducción casi plano mencionadas, y la porción situada entre éstas, es decir, en total, el tramo de los Andes comprendido entre los 2° y 33°30 Sur, a *grosso modo*, entre las ciudades de Guayaquil y Santiago (Gregory-Wodzicki, 2000). Este Dominio se caracteriza por su desarrollo Geológico esencialmente regido por un proceso Tectónico de Subducción. Adicionalmente, el volumen de material Geológico involucrado en el proceso de Orogenia, y las elevaciones alcanzadas, son los mayores de toda la cordillera (Ramos, 1999; Sempere *et al.*, 2008).

En el territorio del Perú, el Dominio de los Andes Centrales contiene dos grandes espacios Geológicamente diferenciados. El primero comprende desde el extremo Norte de la Cordillera en los Departamentos de Piura, Cajamarca y Amazonas, hasta su tercio Central, con límite en la Deflexión de Abancay, a 13° Sur (Hall y Wood, 1985; Smith, 1988; Petford y Atherton, 1995). Este espacio se caracteriza por su inactividad volcánica extendida a lo largo de 10-7 Ma, y la ausencia de un Arco Geológico volcánico Mio-Plioceno, configuración que es típica del tercio Sur del país (Devries *et al.*, 2011).

El otro espacio Geológico es el **SubDominio Altiplano**; se extiende entre los 15°-24° Sur, desde la latitud aproximada de la ciudad de Nazca hacia el Sur, sobrepasando la frontera sureña de los Andes peruanos, cuya línea se sitúa entre los 14°-18° Sur. En su zona más amplia, este SubDominio tiene unos 400 km de ancho. Contiene al territorio Altiplánico del Departamento de Puno, y de Bolivia, conformando un relieve Altoandino con drenaje al interior, a una altitud promedio de 3,700 m; está flanqueado por las Cordilleras Oeste y Este de los Andes (Gregory-Wodzicki, 2000). Una particularidad Geológica importante en este ámbito es la presencia de la **Oroclina Boliviana** o **Codo de los**

**Andes**, tramo en el cual éstos se sitúan en un ángulo muy oblicuo en relación al recorrido previo de la cordillera (**Figura 14**, pg. 165). La Oroclina Boliviana se habría flexionado por corresponder al límite entre los Cratones que conformaban Rodinia, en el Proterozoico-Paleozoico (Dunin-Borkowski, 2007). El Codo de los Andes constituye un accidente con implicancias Ecológicas importantes, por su ángulo perpendicular de intercepción a los vientos Este-Oeste de la Amazonía, que a lo largo de esta barrera depositan elevados niveles de rocío en el estrato de los Bosques Montanos Nublados (Graham, 2011).

El límite Norte del SubDominio Altiplano es también correspondiente con la **Deflexión de Abancay**, sobre la cual se extiende información en párrafos posteriores de este Capítulo.

### **Dominio de los Andes del Norte y Cordillera Real Oriental**

El **Dominio de los Andes del Norte** se sitúa al Norte del Dominio de los Andes Centrales, descrito líneas arriba. Incluye, entonces, a los territorios Andinos de Ecuador, Colombia y Venezuela. Se ha hecho notar que el desarrollo Geológico de esta porción de la cordillera ha sido diferente a la de los Dominios Central y Sur. Además de estar influenciado por el proceso de Subducción, muestra también un componente de **Acrecimiento** o **Acreción**, que lo afecta en su ámbito de confrontación con la norteña Placa del Caribe, y con el Arco de Islas de Bonaire, con los cuales se halla enfrentado. Incluye la suma de varios Terranes muy antiguos, con génesis distintas, y por ello es de naturaleza Geológica compleja. También ha sido deformado por el desplazamiento hacia el Este de la cima Oceánica Caribe-Colombia y su enfrentamiento con el continente suramericano (Ramos, 1999; Gregory-Wodzicki, 2000; Sempere *et al.*, 2008).

Pese a que este Dominio se sitúa esencialmente fuera del Perú, una de sus estructuras, la **Cordillera Real Oriental**, se extiende hasta las zonas inmediatamente al Norte de la Deflexión de Huancabamba; tiene una génesis y características mineralógicas diferentes, con posible influencia en la naturaleza de los suelos de ese ámbito (Cediel *et al.*, 2003).



## **Dominio de los Andes del Sur**

El **Dominio de los Andes del Sur** se encuentra situado al Sur del Dominio de los Andes Centrales, y abarca los territorios Cordilleranos de Chile y Argentina, a partir de los 33°30 Sur, extendiéndose hasta la las tierras de la Patagonia, en el extremo Austral del continente.

### **DINÁMICA Y CRONOLOGÍA DEL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES PERUANOS**

En las siguientes líneas nos referiremos a la dinámica del levantamiento de la cordillera, y de modo particular, a los tiempos en que determinadas elevaciones fueron alcanzadas; ello ha sido determinante en la conformación de algunos Ecosistemas, por ejemplo, corporizando un obstáculo a la humedad desplazada de Este a Oeste por los vientos Alisios. También, al propiciar la conectividad, permitiendo la dispersión de plantas y animales hacia nuevas localizaciones, o limitarla; finalmente, al determinar los momentos de depósito de grandes cantidades de sedimentos en ciertos ambientes, que marcaron al paisaje, la Flora y la Fauna de las tierras adyacentes.

Existe consenso sobre que el proceso de Orogenia Andina se inició de manera relativamente tenue, precipitándose en determinados períodos a cambios mayores y más rápidos. Ha comprimido y hecho progresivamente más gruesa la corteza terrestre, acarreando su estrechamiento Oeste-Este, y el aumento de su espesor en el ámbito del Ande. Del mismo modo, ha ocasionando cambios en la magnitud de las cargas que son soportadas en cada sector del territorio Andino y áreas adyacentes. Consecuentemente, ha dado lugar a reacciones Isostásicas, reflejadas en el hundimiento o elevación de franjas de terreno, en muchas de sus áreas de influencia (Lundberg *et al.*, 1998, Gregory-Wodzicki, 2000; Garzzone *et al.*, 2008; Sempere *et al.*, 2008).

El levantamiento de los Andes se habría desarrollado con una cronosecuencia general Sur-Norte, por lo cual el Dominio de los Andes del Norte habría alcanzado su completo despliegue más tardíamente que los Andes Centrales, ámbito en el cual se ubica el Perú. Igualmente, el levantamiento de los ramales cordilleranos se habría producido con tendencia Oeste-Este, por lo que la cordillera Este involucraría los desarrollos más recientes (Bürgl, 1967; Lundberg *et al.*, 1998; Gregory-Wodzicki, 2000; Antonelli *et al.*, 2009).

### **Levantamiento del Dominio de los Andes Centrales**

Hasta hace unos 60 Ma, el Dominio de los Andes Centrales, incluyendo el SubDominio Altiplano, parece estar en buena parte a nivel del mar. Es alrededor de 50 Ma que se despliegan las primeras elevaciones Andinas en este Dominio, que son tenues, de pocos centenares de metros, y se concentran principalmente en la antigua cordillera de la Costa, en el ámbito del litoral peruano. Recordamos nuevamente que para los 58 Ma, Bosques Tropicales con ensamblajes de plantas y animales de grupos modernos se hallaban ya presentes en Suramérica; hace unos 40 Ma, una alta diversidad en los principales grupos de Plantas con Flores era visible en sus zonas Tropicales (Graham, 2006b; Thouret *et al.*, 2007; Jaramillo *et al.*, 2010a, 2010b, 2012).

Hace unos 30 Ma, luego de un lapso de quiescencia, se desencadena una conspicua activación del proceso de levantamiento de la cordillera. Para unos 20 Ma, el Ande ya alcanza, en algunos puntos, alturas de 2300-3500 m. El levantamiento del ramal Oeste Andino peruano, a la latitud aproximada entre Chiclayo y Cajamarca, habría alcanzado elevaciones cercanas a las actuales hacia unos 10 Ma. Entre 10-9 Ma, se habría producido otra activación Orogénica. Los Andes Centrales en su conjunto habrían alcanzado altitudes cercanas a las actuales entre 10-6 Ma (Noble *et al.*, 1990; Allmendinger *et al.* 1997; Baby *et al.* 1997; Somoza, 1998; Horton 1998, 2005; Rochat *et al.* 1999; Gregory-Wodzicki, 2000; Victor *et al.* 2004; Thouret *et al.*, 2007; Sempere *et al.*, 2008; Mora *et al.*, 2010).

**Tabla 5. Cronología del levantamiento de los Andes hasta determinadas elevaciones en territorio peruano**

Fuentes: 1: Simpson, 1975; 2: Noble *et al.*, 1990; 3: Gregory-Wodzicki, 2000; 4: McQuarrie *et al.*, 2005; 5: Thouret *et al.*, 2007; 6: Garziane, 2008; 7: Sempere *et al.*, 2008

<p><b>CORDILLERA OESTE y CORDILLERA DE LA COSTA</b></p> <p>-58-50 Ma (Paleoceno Tardío a Eoceno): Inicio y desarrollo del levantamiento de la Cordillera de la Costa (3, 5)</p> <p>-37-5 Ma (Eoceno Tardío a Mioceno): Levantamiento de la Cordillera Oeste (1)</p> <p>-15-10 Ma (Mioceno Tardío a Plioceno): Levantamiento del ramal Oeste de los Andes en el Norte del Perú, latitud aproximada entre Chiclayo y Cajamarca (2)</p> <p>-5-2 Ma (Plio-Pleistoceno): Fase de levantamiento final de los Andes (1)</p>
<p><b>CORDILLERA ESTE</b> - En Perú, forman parte de esta misma unidad estructural las Cordilleras Central, Este, de Ausangate y Vilcabamba (1)</p> <p>-24 Ma (antes de inicios del Mioceno): La Cordillera Este es muy baja, menor en altitud que la Cordillera Oeste (1)</p> <p>-24-2 Ma (Mioceno a Plioceno): Levantamiento de la Cordillera Este (3)</p> <p>-10-6 Ma: Alcanza elevaciones cercanas a las actuales (3)</p> <p>-5-2 Ma (Plio-Pleistoceno): Fase de levantamiento final de la Cordillera Este (1)</p>
<p><b>SUBDOMINIO ALTIPLANO EN GENERAL (PERU-BOLIVIA)</b></p> <p>-60 Ma: Se halla a nivel del mar (3); 50 Ma: inicio de su levantamiento (5)</p> <p>-40 Ma: se produce un primer y estrecho despliegue de la cordillera Este (4)</p> <p>-20 Ma: alcanza 25%-30% de su elevación actual (3)</p> <p>-10 Ma: Sus elevaciones alcanzan, cuando mucho, la mitad de las actuales (3, 7)</p> <p>-10-6 Ma: El SubDominio Altiplano habría alcanzado en este reciente lapso, altitudes de 1.5-2.5 Km ó más (6, 7)</p> <p><b>SUBDOMINIO ALTIPLANO: CORDILLERA OESTE</b></p> <p>-25-18 Ma: Sus elevaciones, cuando mucho, alcanzan la mitad de las actuales (3)</p> <p><b>SUBDOMINIO ALTIPLANO: CORDILLERA ESTE</b></p> <p>-14 Ma: alcanza 25%-30% de su elevación actual (3)</p> <p>-10 Ma en adelante: se despliegan elevaciones de 2300-3500 m (3)</p>

Algunos autores han propuesto, para el caso específico del SubDominio Altiplano, que su levantamiento podría haber sido algo más abrupto en el tiempo. Bajo esta interpretación, entre 10-6 Ma, el desprendimiento o **Delaminación** de masas considerables de material desde la parte inferior de la Litósfera, particularmente grandes trozos de una roca Basáltico-Metamórfica, la Eclogita, y su “caída” hacia la Astenósfera, habrían quebrado el equilibrio Isostásico existente, acarreando un reflejo de rápida elevación de montañas y mesetas; éstas podrían haberse alzado entre 2.5-3.5 Km en ese corto lapso, vale decir, el despliegue completo de los Andes en este SubDominio se habría consumado en momentos bastante más cercanos. Indicios basados en las características de la Astenófera, particularmente la cronosecuencia de evacuación de algunos gases desde ésta, sugieren lo mencionado (Garziona *et al.*, 2006, 2008).

El ámbito de la cordillera Oeste en el sector de SubDominio Altiplano al Sur del Perú habría permanecido activo en términos de vulcanismo en el Mioceno, 24-5 Ma. Adicionalmente, existen evidencias de actividad hasta momentos recientes en varios volcanes como el Coropuna, Huaynaputina, Misti, Ubinas y Sabancaya, para los cuales hay erupciones documentadas desde 40,000 años en adelante (Thouret *et al.*, 2002, 2007).

### **Levantamiento del Dominio de los Andes del Norte**

El Dominio de los Andes el Norte de Suramérica incluye los espacios Andinos de Ecuador, Colombia y Venezuela.

Hace unos 50 Ma, este Dominio, incluyendo la parte sureña de Ecuador y Colombia, se hallaba a nivel del mar. Recién en el Eoceno Medio, 45 Ma, se percibe cierta elevación, aunque muy distante de alcanzar las altitudes actuales; a unos 10 Ma, alcanza un desarrollo medio. El pico de sus elevaciones se habría alcanzado entre 5-3 Ma, con altitudes cercanas a las actuales en los ramales del Centro y Oeste; la Cordillera del Este despliega sus modernas altitudes en momentos relativamente recientes, entre 2.5-2.3 Ma (Gregory-Wodzicki, 2000; Antonelli *et al.*, 2009; Mora *et al.*, 2010).

## Recuadro 8

### **BOSQUE PETRIFICADO PIEDRA CHAMANA**

Departamento Cajamarca, 79° O, 6° 35 S

(Basado en los estudios de Woodcock *et al.*, 2009, Aragón y Woodcock, 2009; Woodcock, Dos Santos y Reynel, 2000)

El Bosque Petrificado Piedra Chamana, declarado Patrimonio Cultural del Perú en 1997, está ubicado en las inmediaciones del Caserío de Secsi, cercano a la ruta Chiclayo-Chota. El lugar se encuentra sobre la Cordillera Oeste de los Andes, a una altitud de 2400-2600 m.

El paisaje actual es el de un Bosque Andino Semiárido. Tiene la fisonomía y composición de Flora característicos en ese estrato altitudinal en los Andes del Centro y Norte del país. Están presentes, por ejemplo, los arbustos de Chamana, *Dodonaea viscosa*, a los que el área debe su nombre; la vegetación arbustiva y herbácea, con presencia de Compuestas, Familia de los Girasoles, y Solanáceas, Familia de la Papa o Patata (Aragón y Woodcock, 2009).

El Bosque Fósil contiene unos 300 trozos de troncos y hojas de árboles petrificados por un proceso de mineralización ocurrido a lo largo de mucho tiempo. Algunos de ellos se hallan sobre la superficie actual del terreno, pero otros se encuentran enterrados bajo capas de sedimentos.

El estudio de la Estratigrafía, y el análisis de la Anatomía de la madera y de las hojas Fósiles halladas, han permitido deducir los eventos acaecidos en el lugar, la composición de la Flora del Bosque, y el ambiente Ecológico de este sitio en los momentos en que floreció.

La datación ha sido posible con bastante aproximación, empleando **Isótopos** de Argón. El Bosque de Piedra Chamana era un Ecosistema en plenitud hace unos 39 Ma, en momentos en que fue golpeado por la ceniza de un evento volcánico ocurrido a unos 10 Km del área.

Dado que el Bosque se hallaba en una hondonada, gran cantidad de polvo volcánico cubrió suavemente algunos sectores, y se depositó sobre la hojarasca del suelo. Al producirse lluvias posteriores, los sedimentos se concentraron. Los árboles fueron objeto de un proceso de impregnación mineral a lo largo de mucho tiempo; algunos se conservaron prácticamente de pie, pero otros se desplomaron en lapsos subsecuentes a la explosión.

Piedra Chamana, hace 39 Ma, era un Bosque húmedo Tropical situado a nivel del mar.

Es posible deducir lo mencionado por la composición de la Flora arbórea, típica de un Bosque Neotropical de bajura. Hay una alta proporción de Palmeras, equivalente a casi un tercio del total de las plantas leñosas, y las Familias de plantas presentes son las características en el Bosque de la llanura aluvial de Amazonía actual. Los atributos de las maderas petrificadas son también elocuentes. Las especies con anillos de poros, propias de zonas con climas marcadamente estacionales, son muy escasas, y los elementos vasculares de leño son de buen tamaño, evidenciando que se trata de plantas que crecían en un ámbito cálido y húmedo, con un patrón climatológico estable.

El Bosque Petrificado Piedra Chamana es un importante testimonio de un emplazamiento con vegetación propia de la llanura Amazónica, cercano al nivel del mar, fosilizado y levantado por el proceso de Orogenia de los Andes a lo largo de casi 40 Ma, que lo ha situado, bajo la forma de un Bosque de piedra conservado en el tiempo, en su actual elevación, 2500 m.

## APUNTES SOBRE LA FORMACIÓN DEL RELIEVE EN ÁMBITOS SELECCIONADOS DE LOS ANDES PERUANOS

### Deflexión de Huancabamba, Portal NorOeste Andino (Figuras 16, pg. 179; 17, pg. 181)

Los Andes peruanos muestran sus menores altitudes en el extremo Norte, como se aprecia en la **Figura 15** (pg. 177). Sus mayores elevaciones son alcanzadas en el tercio Central, y su mayor amplitud en el tercio Sur. Esta tendencia ha favorecido la conectividad entre los Biomas Amazónicos y los de la vertiente Occidental en el extremo norteño del territorio.

El ámbito de la **Deflexión de Huancabamba**, al Norte de los Andes peruanos, contiene la porción más estrecha y más baja de toda la cordillera, también llamada *Depresión de Huancabamba*, *Bajura del Norte peruano*, *Divisoria de Piura*, o *Portal NorOeste Andino*. Esta Deflexión Geológica se encuentra situada en posición transversal-oblicua a la cordillera, abarcando territorios de los Departamentos de Lambayeque, Piura, Cajamarca y Amazonas. El ámbito es notable como área originaria de linajes de plantas y animales; asimismo, por su elevada Diversidad Biológica (Young y Reynel, 1997).

La Deflexión marca el límite Sur del área de influencia de la Cresta de Carnegie, elevación de la corteza Oceánica frente a Ecuador, y también un cambio abrupto en la dirección estructural de la cordillera de los Andes. Allí, solamente la Cordillera Oeste se ha levantado a cotas de importancia, y en el paso de Porculla, Departamento de Lambayeque, se halla el punto más bajo de todo el Ande, a una altitud de 2,145 m. Más hacia el Este, en este tramo, la cordillera es parcialmente interrumpida por los sistemas fluviales del río Marañón y su afluente, el Chamaya (Petford y Atherton, 1995; Young y Reynel, 1997; Weigend, 2000; Antonelli *et al.*, 2009; Mora *et al.*, 2010).

No hay consenso sobre el origen Tectónico de la Deflexión; algunos autores la interpretan como una deformación Paleozoica del Cratón Amazónico. Otros, como originada en una franja de debilidad correspondiente a las líneas de contacto entre el Cratón Amazónico y **Terranes** como el basamento de la cordillera de los Amotapes, los

macizos de Illescas, y la Silla de Paita, así como las Islas Lobos de Adentro / Lobos de Afuera, todas porciones del Proterozoico Supercontinente Rodinia, coalescentes hace 1500-800 Ma (Petford y Atherton, 1995; Dunin-Borkowski *et al.*, 2007).

Reconocemos, en el ámbito de la Deflexión, la ocurrencia de varios sucesos del pasado con influencia en la distribución y singularidad de las plantas y animales allí emplazados.

Hace 53 Ma se iniciaron los accesos marinos hacia esa zona, previos a la activación del levantamiento de los Andes. Este sector conformó un territorio de bajura, largamente inundado por el mar, el cual encontró en este ámbito una vía de ingreso con dirección Oeste-Este hacia la Amazonía, por lo que también se le conoce como Portal NorOeste Andino. Esto se aprecia en la **Figura 22** (pg. 209).

Bajo su condición anegada, este territorio habría conformado también, durante un largo lapso, una posible barrera a la dispersión rumbo al Sur, para organismos terrestres emplazados en los Andes de Colombia y Ecuador, con el mismo efecto en relación a plantas y animales que intentaban migrar en la dirección opuesta, Sur-Norte (Simpson, 1975; Villeumier, 1977; Antonelli *et al.*, 2009).

Algunos autores han postulado que el aislamiento continuado a lo largo del tiempo de poblaciones de plantas y animales al Norte y Sur del área, sería la causa por la cual especies propias de las montañas adyacentes muestran distribuciones que no atraviesan este sector, quedando en varios casos restringidas a solamente uno de los lados de la Deflexión de Huancabamba. Se han documentado ejemplos, mayormente vinculados a organismos de tierras altas, para Aves (Fjeldsa, 1995; Stotz *et al.*, 1996), anfibios y Reptiles (Duellman, 1982; Venegas, 2005) y plantas como Calceolarias (Molau, 1988), Pasifloráceas (Skrabal *et al.*, 2001), Campanuláceas (Ayers, 1999), Loasáceas (Weigend, 2000), Compuestas (Sancho, 2004), Alstroemeráceas (Hofreiter y Rodríguez, 2006), etc. No obstante, las interpretaciones mencionadas se hallan aun sujetas a comprobaciones más robustas, puesto que existen evidencias de grupos de organismos trasponiendo barreras acuáticas bastante más extensas que la representada por este Portal.



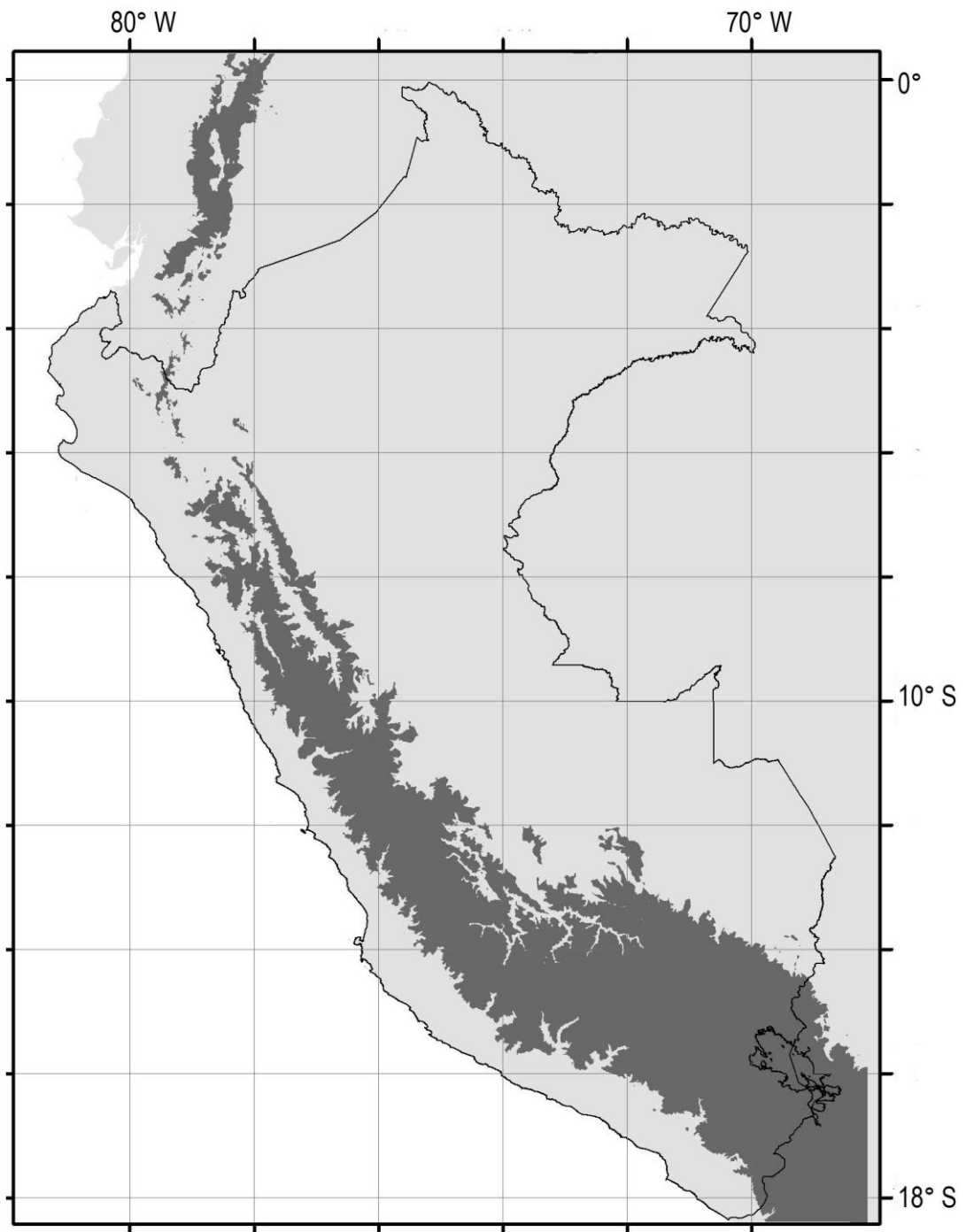


Figura 15. Territorio peruano por encima de los 3000 m

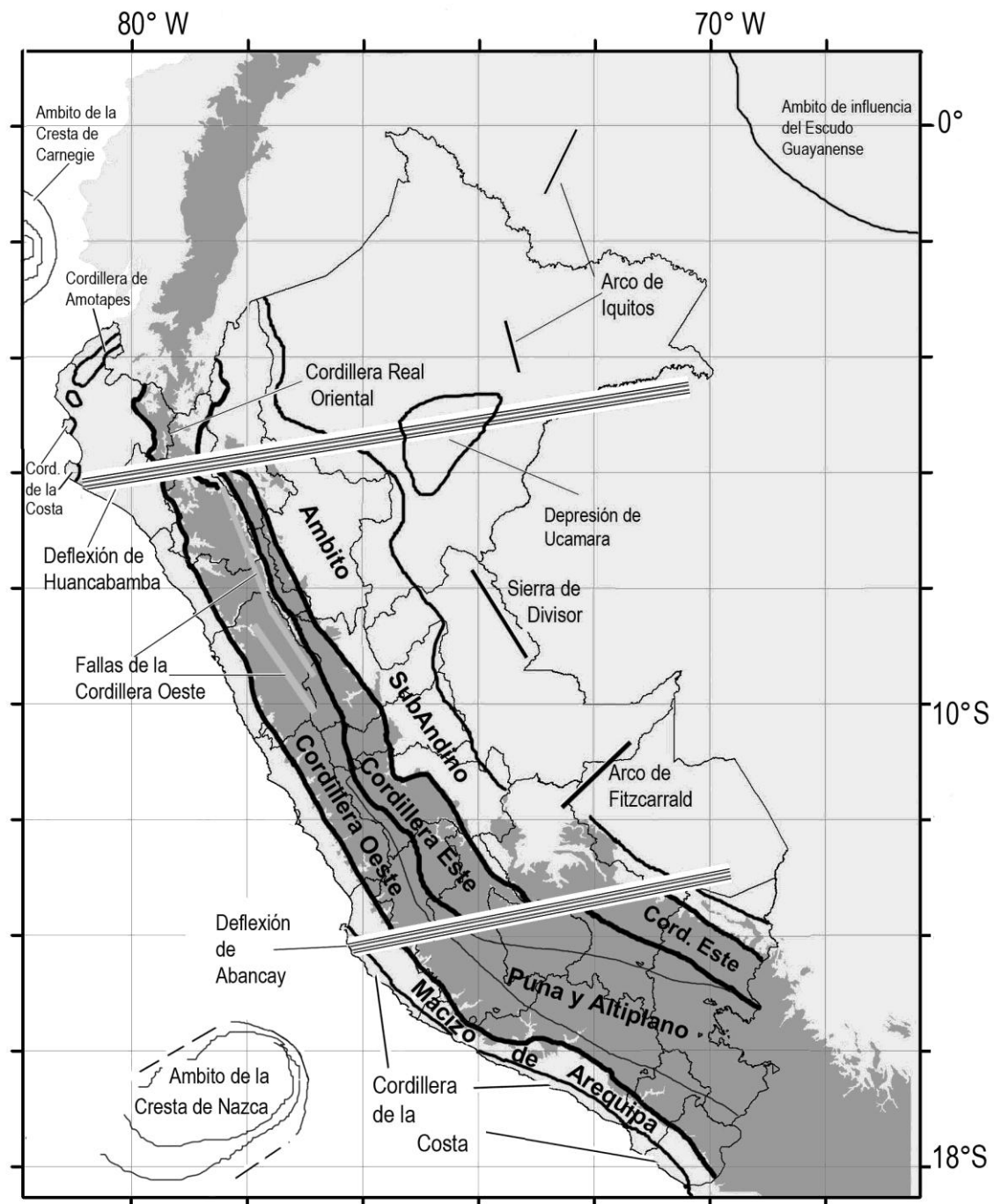
Es recién entre 13-11 Ma que el ámbito habría desplegado elevaciones significativas sobre el nivel del mar, ultimando un extenso período en el que actuó como el umbral de ingreso de aguas del Océano Pacífico en dirección al Este. Coincidentemente a este lapso, se agudiza, también, la tendencia a la desecación en los ambientes de los Andes Centrales, tendencia que, muy posiblemente, habría influido la involución de las formaciones húmedas allí existentes, sobre todo hacia su extremo Sur (Hartley, 2003; Antonelli *et al.*, 2009). En los **Recuadros 13-1 y 13-7** se muestran ejemplos del rol que podría haber jugado la Deflexión de Huancabamba como barrera para la migración de especies de plantas y animales.

### **Deflexión de Abancay** (Figura 16, pg. 179)

La Deflexión de Abancay se ubicada a unos 13° de Latitud Sur; constituye el límite Norte de la Zona Volcánica emplazada en el extremo Sur del Perú, que en el contexto total de los Andes es llamada Zona Volcánica Central. Coincide con el límite Norte de la Cresta de Nazca, y posiblemente también, con el ámbito en que se produce contacto entre el Cratón Amazónico y el Macizo de Arequipa, razón por la cual es perceptible la diferencia de orientación de dichas estructuras Geológicas a uno y otro lado de esta línea (Dunin-Borkowski *et al.*, 2007). La Deflexión de Abancay marca el límite entre porciones de corteza terrestre cuya génesis, composición y estilo de mineralización serían distintos (Petford y Atherton, 1995).

### **Valles interandinos encañonados**

Varios valles interandinos montanos, los de los ríos Marañón, Santa, Mantaro, Apurímac-Ene, y Urubamba, se desplazan encañonados entre profundos contrafuertes, con parte de sus cursos en dirección Sur-Norte (Marañón, Santa, Apurímac-Ene, Urubamba), ó Norte-Sur (Mantaro). Algunos autores han enfatizado el efecto de las cabeceras áridas de estos valles como espacios promotores de confinamiento, pues limitan el ingreso de organismos, conformando barreras con su aridez. El aislamiento habría generado condiciones ideales para el desarrollo de organismos endémicos (Fjeldsa, 1995; Weigend, 2000; Pennington *et al.*, 2010; Särkinen *et al.*, 2011).



**Figura 16.** Rasgos Geológicos principales del territorio peruano, con influencia Biogeográfica. El estrato en Gris oscuro corresponde a altitudes sobre 1800 m.

Fuentes: Rasanen *et al.*, 1987; IGN, 1989; Kalliola *et al.*, 1993; Petford y Atherton, 1995; DeVries, 2011.

**Valle del Marañón**  
(Figura 16, pg. 179; Figura 17, pg. 181)

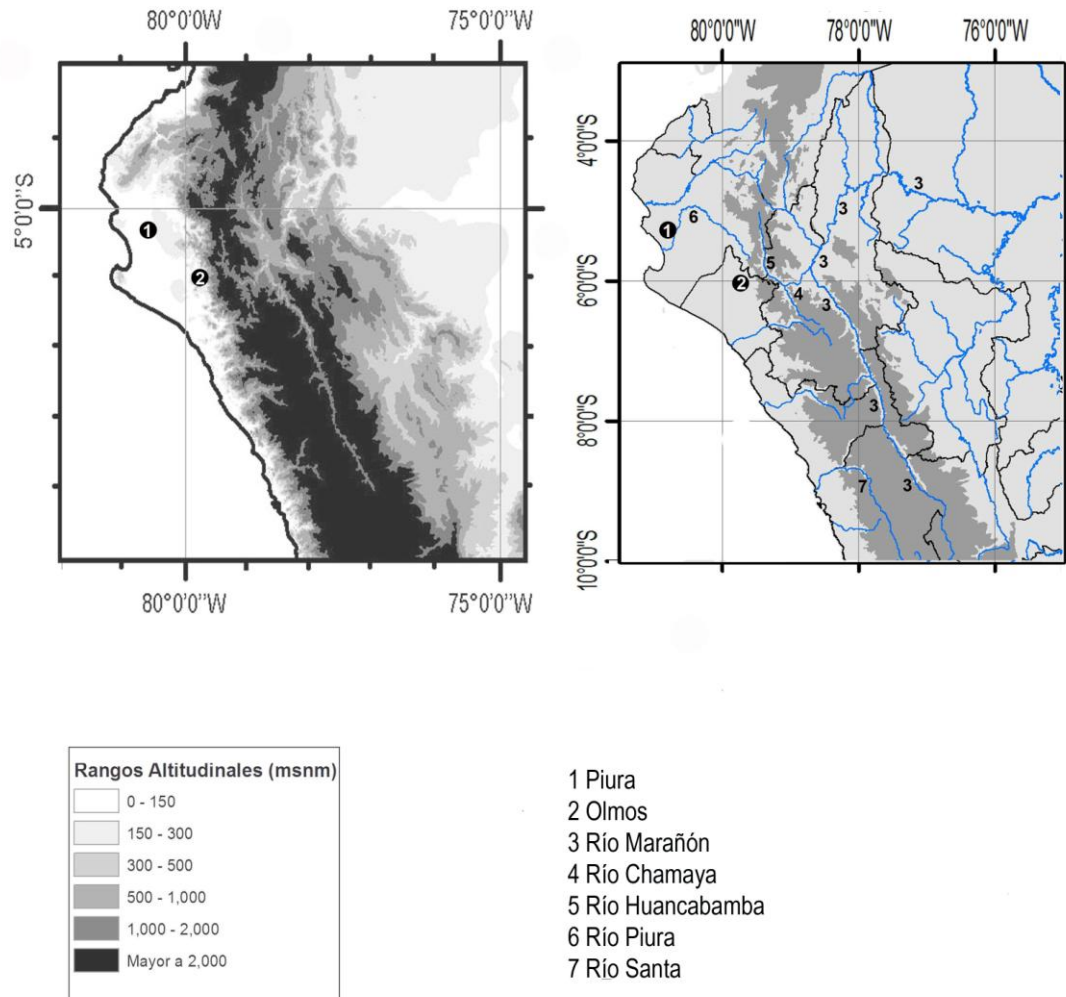
Las cabeceras del Sistema Hidrológico del Marañón se hallan emplazadas hacia la porción Central de los Andes del Perú, abarcando la Meseta en la cual se encuentra el Lago de Junín y por la cual discurre el río Mantaro. Una divisoria separa las Cuencas Hidrográficas del Marañón, con flujo de tendencia Sur-Norte, y la del Mantaro, de tendencia Norte-Sur (Dumont *et al.*, 1991).

El valle del Marañón discurre en dos tramos con distinta dirección y a altitudes diferentes. El primero es Andino, con un recorrido intermontañoso Norte-Sur de unos 475 Km.

A lo largo del Cretáceo, el basamento de esta Cuenca habría estado a nivel del mar; durante ese lapso se habría iniciado la formación de los plegamientos (Fallas de la Cordillera Oeste) que conforman la porción Andina de ésta. Su extremo norteño habría estado sujeto a trasgresiones marinas desde entonces, particularmente en el ámbito de la Deflexión de Huancabamba.

Entre 37-10 Ma, se habrían consumado los episodios de levantamiento en la porción norteña de los Andes peruanos, involucrando al territorio del Departamento de Cajamarca y sus áreas colindantes, consolidando su condición de tierra firme (Wilson, 1963; Simpson, 1975; Noble *et al.*, 1990; Gregory-Wodzicki, 2000).

Para unos 13-11 Ma, la tendencia a la desecación se habría generalizado en los Andes Centrales (Hartley, 2003). Ésta habría acarreado el replegamiento de las formaciones húmedas existentes en el ámbito, y la consolidación de aquellas adaptadas a condiciones secas. A partir del Pleistoceno, 2 Ma, los episodios de frío y sequedad Glaciar característicos habrían producido la involución cíclica de la vegetación boscosa, fragmentándola y agudizando las divergencias Alopátricas de especies y linajes contenidos entre fragmentos a lo largo del valle.



**Figura 17.** Valle del Marañón y Deflexión de Huancabamba; relieve (izquierda) e Hidrografía (derecha)

El segundo tramo del valle del Marañón es Amazónico. Luego de un viraje con dirección al Este, atravesando el Pongo de Manseriche, el río fluye con tendencia Oeste-Este a lo largo de territorios SubAndinos, arribando a la Selva Baja, con un recorrido de unos 370 Km. Su curso en tierras de bajura culmina en el ámbito de la Depresión de Ucamara, donde se une al Huallaga, y ultimadamente al río Ucayali, formando el Amazonas. Allí se emplaza en un territorio con notoria presencia de formaciones inundables (**Figura 21**, pg. 201).

El curso bajo del río Marañón, en el tramo de la llanura de la Amazonía, ha experimentado desplazamientos notorios en tiempos relativamente recientes. Ellos han seguido la tendencia de otros ríos Amazónicos, de transposición hacia el Este, asociada a las fases avanzadas de desarrollo de los Andes. En el caso del Marañón, su punto de confluencia con el río Huallaga habría estado ubicado bastante más hacia el piedemonte Andino; desde allí se habría desplazado hacia el Este, y hace unos 13,000 años habría experimentado un corrimiento de unos 50 Km hacia al Norte, adquiriendo su emplazamiento actual (Dumont, 1996; Gonzales y Pfiffner, 2012).

### **Valle del Santa**

La Cuenca Hidrográfica del río Santa tiene su origen en un sistema de lagunas emplazado en el ámbito Sur del Departamento de Ancash, hacia Conococha, en las cercanías de Chiquián.

Siendo un río con descarga hacia el Pacífico, el Santa tiene un extenso recorrido inicial con dirección Sur-Norte, a lo largo del llamado Callejón de Huaylas, que alinea las ciudades de Recuay, Huaraz, Carhuaz, Yungay y Caraz; a lo largo de éste, recibe varios afluentes, abastecidos por lagunas receptoras de las aguas de los nevados que flanquean el valle.

El Callejón de Huaylas ha tenido génesis en un plegamiento longitudinal que ha formado a la cordillera Negra, al Oeste del Callejón, y la Blanca, al Este. Tiene una amplitud promedio de unos 15 Km, y se

encuentra actualmente relleno con hasta 2 km de sedimentos procedentes de la erosión de sus dos flancos. La cordillera Blanca es la más elevada de todo el Ande; a lo largo de ella, 10 nevados sobrepasan los 6,000 m. Está conformada por una masa de Roca Ígnea o **Batolito** de unos 120 Km de longitud, de forma alargada, compuesta en más de un 70% por Silica, originada en momentos relativamente recientes, 12-5 Ma (Mioceno-Plioceno). Ambas cordilleras, Blanca y Negra, pertenecen a la misma unidad estructural, la cordillera Oeste de los Andes, y se hallan separadas de la cordillera Este por el río Marañón, que discurre paralelo al Santa por el denominado Callejón de Conchucos (Simpson, 1975; Petford y Atherton, 1995; Argollo, 2006).

En su extremo Norte, el río Santa atraviesa una garganta, el Cañón del Pato, situado en el tramo aproximado entre las localidades de Huaripampa y Yuracmarca; luego vira abruptamente hacia el Oeste, descendiendo hacia la Costa y alcanzando su punto de descarga al Océano Pacífico en las cercanías de la localidad de Santa, unos 10 Km al Norte de Chimbote.

Alrededor de 5 Ma, en la frontera Mio-Plioceno, la región habría sido sometida a un intenso proceso de erosión con la consecuente incisión y sedimentación hacia el valle (Kennan, 2000). En la formación del relieve de este ámbito, dos fases son distinguibles, asociadas a dos pulsos de elevación de la cordillera. Durante la primera, el territorio que ultimadamente correspondería a la Puna habría sido levantado unos 1000 m, y sometido a fuerte erosión. A lo largo de la segunda, el levantamiento habría proseguido por varios miles de metros más; en esta fase, la erosión habría sido más severa, excavando los profundos cañones existentes (Myers, 1975; Smith, 1988).

Los estudios de la Flora del ámbito del Parque Nacional del Huascarán, en el Callejón de Huaylas, muestran que la mayor parte de ésta se halla conformada por linajes con distribución estrictamente Andina, con predominancia de los atribuibles al Dominio Gondwánico. Existe también una proporción notoria de aquellos que podrían interpretarse como migrantes arribados a Suramérica desde Norteamérica, originados en Biomas Laurásicos. La Flora tiene alta comunalidad con la de los Páramos situados trasponiendo la frontera Norte del territorio peruano, y representaría la extensión más sureña de este tipo de formación en Suramérica. Las zonas altas del Parque, en su

estrato de Puna, se hallan relacionadas florísticamente con la zona Altoandina del Sur peruano (Smith, 1988).

### **Valle del Mantaro**

El ámbito por el cual discurre el río Mantaro involucra la porción Central de los Andes peruanos, en los cuales una depresión estructural forma una Meseta emplazada entre las Cordilleras Oeste y Este. Ésta se extiende a lo largo de los Departamentos de Junín, Huancavelica y Ayacucho; algunos autores consideran que se halla Geológica y estructuralmente relacionada a la Altiplanicie Sur del país. Incluye el ámbito del Lago de Junín, cuyo entorno inmediato muestra un paisaje dominado por planicies rellenas por sedimentos (Dumont, 1996; Argollo, 2006).

Hacia el Este, en el ámbito de Tarma, son comunes las formaciones de Calizas de origen marino, con génesis en el período Carbonífero, 360-286 Ma (Dunin-Borkowski *et al.*, 2007).

Las cabeceras del río Mantaro nacen en el sistema de lagos Altoandinos del extremo NorOeste del Departamento de Junín y sus zonas adyacentes. La porción más norteña del valle, con un relieve escasamente inciso, es interpretada como una adición reciente al sistema fluvial del Mantaro (Wise y Noble, 2008).

Pese a ser un río con descarga hacia el Atlántico, tiene un largo recorrido inicial con dirección Norte-Sur, disectando Junín vía Huayllay, La Oroya, Jauja, Concepción y Huancayo; ingresa al Departamento de Huancavelica donde discurre cerca de Izcuchaca y Pampas, aproximándose a la Ciudad Ayacuchana de Huanta; luego quiebra su curso en dirección opuesta, Sur-Norte, y zigzaguea por los límites NorEste de Ayacucho, confluyendo finalmente con el sistema fluvial Apurímac-Ene e ingresando en el territorio Amazónico.

### **Valle del Mantaro-Sector al Norte de Huancayo**

Hacia fines del Plioceno, 5-2 Ma, el sector Central de los Andes peruanos, incluyendo Junín, Huancavelica y Ayacucho, ya conformaba



una extensa y elevada meseta. El Sistema Hidrográfico allí existente poseía un drenaje mayoritariamente interior, concentrado por lagos intermontañosos, algunos de los cuales perduran hasta la actualidad. Hace unos 5 Ma, el valle del Mantaro al Norte de la ciudad de Huancayo habría albergado un amplio sistema lacustrino, con núcleo en un lago de considerable extensión; los sedimentos de este sistema conforman un relleno de unos 200 m de espesor, y evidencian cierta estabilidad en su entorno inmediato, sin huellas de dinámicas Geológicas abruptas. Este sistema lacustre habría perdurado hasta entrado el Pleistoceno, 2 Ma. Evidencias sedimentológicas sugieren que el ámbito desde la ciudad de Huancayo hacia el Norte conformaba una unidad con drenaje separado del sector Huancavelica-Ayacucho, en el cual uno o varios lagos nucleaban una red Hidrográfica común (Dollfus y Mégard, 1968; Mégard, 1968; Blanc, 1984; Mégard *et al.*, 1996; Wiese y Noble, 2008).

Esta antigua desconexión de los territorios antedichos, hoy reunidos en una Cuenca Hidrográfica única, explicaría la distribución separada que ostentan algunas especies dentro del ámbito Andino del valle del Mantaro; tal es el caso del raro árbol de Cedro *Cedrela weberbaueri*, restringido al sector sureño del ámbito.

Alrededor de 2.7 Ma, el río Mantaro se consolidó como un curso extendido a lo largo de Junín, Huancavelica y Ayacucho. Entonces se habría establecido la conectividad entre las formaciones Ecológicas existentes al Norte y Sur de Huancayo, cambiando la configuración Endorreica imperante en la Meseta y cortando la Cordillera hacia el Este, iniciando su drenaje hacia el Atlántico. En esa dirección ha socavado capas de unos 500 m de profundidad en las planicies, generando un profundo Cañón en el sector cercano a su juntura con el río Apurímac (Wise y Noble, 2008).

#### **Valle del Mantaro-Sector al Sur de Huancayo**

Entre 24-5 Ma, en el Mioceno, se habrían originado los relieves intermontanos al Norte del Departamento de Ayacucho, en los que discurre actualmente el Mantaro. En ellos se observan huellas de vulcanismo, plegamientos y erosión, ocurridos desde los inicios de este período.

Entre 13-11 Ma, como se ha mencionado anteriormente, el ámbito de los Andes Centrales experimentó un ciclo de aridez (Hartley, 2003). El efecto de éste debió impactar las comunidades vegetales del ámbito, retrayéndolas a espacios menores, y posiblemente fragmentándolas.

La actividad volcánica ha dejado sus huellas en el sector Sur del valle. Hace unos 9 Ma, se depositó, en la mayor parte de este territorio, un estrato superficial compuesto por areniscas volcánicas y conglomerados.

Durante el Plioceno, 5-2 Ma, el área habría albergado uno o más lagos, que han dejado sedimentadas rocas calizas generadas desde aguas frescas; éstas son extendidamente visibles en el ámbito Norte de Ayacucho, por ejemplo en el sector del río Cachi, donde hay huellas de un sistema lacustrino generatriz de material sedimentario de unos 100 m de espesor en las superficies de la zona (Wise y Noble, 2008).

Posteriormente, en algunos puntos, habría ocurrido actividad volcánica recurrente; hay depósitos de flujos **Piroclásticos** procedentes de erupciones volcánicas, evidenciados por roca cristalina fragmentada. Éstos son observables en los alrededores de la Pampa de la Quinua, al Norte de la ciudad de Huamanga. La forma de cristalización de este material sugiere que las superficies de terreno se hallaban inundadas o saturadas con agua en el momento de su depósito (Wise y Noble, 2008).

### Valles del Apurímac y el Ene

El valle del río Apurímac discurre entre las cordilleras Oeste y Este de los Andes, y ha excavado cañones pueden alcanzar unos 2 Km de profundidad en algunos puntos. Incluye también el extremo Norte del macizo Altiplánico Perú-Bolivia.

La cordillera Oeste, a lo largo del recorrido Andino del valle, está dominada por Altiplanicies bastante elevadas, de unos 4000-4200 m, conformadas por rocas sedimentarias de origen marino y continental; también volcánicas. La cordillera Este está constituida por rocas metamórficas Paleozoicas (Van Heinigen *et al*, 2005).

Es posible que, hasta 11 Ma, el ámbito de las cabeceras del Apurímac haya experimentado condiciones de aridez, concordantemente a lo sucedido en el territorio de la Meseta Altiplánica Perú-Bolivia, que estuvo marcado por ese patrón climático (Barnes *et al.*, 2012). Luego de este umbral se habrían establecido condiciones más húmedas, influyendo en las formaciones Ecológicas presentes.

Sobre todo entre 6-5 Ma, a lo largo del Mioceno, la actividad volcánica habría sido intensa, aunque el valle muestra huellas de abundante vulcanismo y depósitos **Clásticos** de larga data, producidos entre 66-5 Ma (Leon *et al.*, 2000, Jaillard *et al.*, 2000, Sempere *et al.*, 2002; Van Heinigen *et al.*, 2005).

Hace unos 4 Ma, y en referencia a los Biomas emplazados en las partes más bajas del valle, que ingresan en el realme Amazónico, la elevación del Arco de Fitzcarrald habría afectado la conectividad de éstos, restringiendo su continuidad hacia el Sur, e integrándolos, juntamente con el Urubamba, en una subcuenca con flujo diferenciado, hacia el Norte.

### **Valle del Urubamba**

El Valle del río Urubamba se origina en lagunas Altoandinas al Norte de la Cuenca Hidrográfica y Meseta del Titicaca. Las partes altas del valle se encuentran Geomorfológicamente relacionadas al territorio Altiplánico. Su recorrido, a lo largo de su primera mitad, la de mayor elevación, abarca formaciones de Puna y Bosques Montanos Nublados. La segunda mitad, descendiendo hacia la Amazonía, configura un paisaje de Bosques húmedos Premontanos y de llanura. Fluye con tendencia general Sur-Norte, y su conjunción con el río Tambo da lugar al Ucayali, destacado tributario del Amazonas.

Algunos de los sucesos más saltantes, con implicancias Biogeográficas en el territorio del Urubamba, serían los siguientes.

Hace 10 Ma, el despliegue de altitudes en ese sector del Ande alcanzaba, cuando mucho, la mitad de las actuales. Para esos momentos hay evidencias, en la vertiente Este boliviana, de

formaciones vegetales compatibles con los Bosques Premontanos observables hoy en día entre 1200-1400 m. Entonces, la formación de Puna existente en este territorio es bastante reciente, en términos relativos. Adicionalmente, las características húmedas para la colindante cuenca del Titicaca, parecen haberse alcanzado más o menos contemporáneamente al momento mencionado, luego de un largo lapso bajo condiciones áridas (Gregory-Wodzicki, 2000; Graham *et al.*, 2001; Thouret *et al.*, 2007; Barnes *et al.*, 2012).

Durante el Mioceno, particularmente entre 6-5 Ma, hay abundante actividad volcánica en territorios colindantes, como las partes altas del valle del Apurímac, y el Subdominio Altiplano. Estos hechos habrían tenido influencia impactante en las formaciones Ecológicas presentes.

En relación a la mitad más baja, que contiene los Biomas Amazónicos, la conectividad Hidrográfica de este territorio con aquellos situados al Norte se habría mantenido a lo largo del tiempo. Se ha sugerido que que los territorios SubAndinos como los de este valle podrían haber estado integrados hasta la red hidrográfica del Paraná entre 40-30 Ma, en momentos del Eoceno al Oligoceno (Lundberg *et al.*, 1998).

El enorme y longevo Sistema Acuático Pebas, 53-11 Ma, se habría extendido abarcando las partes más bajas del territorio del actual valle del Urubamba (Wesseling y Hoorn, 2011).

Hace unos 4 Ma, el levantamiento del Arco de Fitzcarrald interrumpe la conexión entre el Sistema Hidrográfico del Urubamba y el del Madre de Dios-Madeira, separando así poblaciones de Fauna acuática, y posiblemente la de otros organismos asociados. Los **Recuadros 13-10** y **13-3** muestran ideas relacionadas a este particular.

### Valle del Colca

Los valles de Colca-Majes y Cotahuasi-Ocoña, situados entre 15°-16° Sur en el Departamento de Arequipa, son los que muestran los cañones más profundos de toda Suramérica. Sus cursos de agua, de origen Andino, fluyen hacia el Océano Pacífico.

Un hecho saltante en ambos cañones, es su emplazamiento actual en un ambiente seco, que no guarda relación con la magnitud de la excavación de su relieve.

Entre 19-13 Ma, estos relieves eran aun suaves. Luego de esos momentos se desarrolló el levantamiento del territorio desde cotas situadas a poco más de 2,000, hasta unos 4,300 m, como resultado de la Orogenia Andina. Subsecuentemente, se produjo la incisión profunda del relieve de ambos valles, desarrollada en dos fases de excavación, regidas por factores distintos.

Una primera fase, a lo largo del Mioceno tardío, desde unos 9 Ma, se habría caracterizado por el fuerte socavamiento del relieve original, con lo cual los cañones habrían alcanzado una profundidad cercana a la actual. A partir de unos 7 Ma, hay huellas del inicio de un período marcado por clima más húmedo y alta precipitación en las alturas de las cuencas. Éste habría dado lugar al rellenado gradual de ambos valles, de modo que a unos 1.5 Ma, estaban nuevamente cubiertos por un volumen importante de sedimentos. Adicionalmente, se habrían producido embalses de volúmenes significativos de agua en lagunas localizadas en las partes altas del ámbito.

En una segunda fase, a partir de 1.5 Ma, el incremento de actividad volcánica en el entorno inmediato habría dado lugar a episodios catastróficos de avalanchas y flujos de lava, generando la rotura de embalses y acarreando la erosión reiterativa de los cañones, que habrían adquirido entonces su profundidad y características de relieve actuales (Thouret *et al.*, 2007).

### **Meseta del Altiplano Perú-Bolivia**

En territorio peruano, la cordillera alcanza su mayor amplitud en el tercio Sur, particularmente en el ámbito del Altiplano Perú-Bolivia; en la latitud aproximada del extremo Sur peruano, la dirección de los Andes sufre un quiebre conspicuo.

Allí se ha conformado un ámbito llano a gran elevación, la segunda meseta Altiplánica más extensa del mundo, luego de la del Tibet; se extiende a una altitud promedio de 3700 m, flanqueada por las cordilleras Andinas Oeste y Este, que alcanzan elevaciones considerables; la meseta conforma, adicionalmente, una Cuenca Hidrográfica con drenaje interior y aislado, al Lago Titicaca (Kött *et al.*, 1995; Argollo, 2006).

Hace unos 60 Ma la cordillera de los Andes se hallaba a nivel del mar. Durante los momentos iniciales de su levantamiento, el ámbito del Altiplano Perú-Bolivia habría estado flanqueado predominantemente por la Cordillera Oeste. A unos 40 Ma, se habría producido un tenue despliegue de la cordillera Este, que unos 20 Ma, habría alcanzado 25-30% de su elevación actual (Simpson, 1975; Gregory-Wodzicki, 2000; McQuarrie *et al.*, 2005).

A partir de los 10 Ma, la cordillera Este en el ámbito del Altiplano Perú-Bolivia habría desarrollado sus altitudes actuales. La localización Boliviana de Pislepampa, situada en una latitud aproximada a la ciudad de Tacna en Perú, pero en la vertiente Este de los Andes, cercana a Cochabamba, se encuentra actualmente a 3600 m. Estudios del Polen de esta localización reflejan que hace unos 10 Ma, el sitio estaba a unos 1200-1400 m, y se hallaba recubierto por la Flora característica de ese estrato altitudinal, incluyendo árboles de *Lupuna Colorada*, *Cavanillesia* (Bombacáceas), también Col de Monte, *Tetrorchidium* (Euforbiáceas) y varias Palmeras, con un ensamblaje que no es el que se observa en las altitudes de Puna (Graham *et al.*, 2001).

Hace 15-11 Ma, con los Andes sin alcanzar aun el umbral de 75% de sus altitudes de hoy, el territorio de la actual Meseta del Titicaca mostraba un patrón de lluvias marcadamente inferior al actual. Es al llegar a estas cotas que se habría desencadenado el incremento sustancial de las condiciones húmedas al interior de este realme.

Las elevaciones actuales se habrían desarrollado recién a partir del Plioceno, 5 Ma (Graham *et al.*, 2001; Barnes *et al.*, 2012). Luego de ese momento, el ámbito habría estado sujeto a ciclos alternantes de frío y aridez, regidos por el clima que caracterizó al Pleistoceno, a partir de los 2 Ma.

### Recuadro 9

#### **BOSQUES MONTANOS NUBLADOS (BMN) Y LA INFLUENCIA DE LOS PROCESOS ADIABÁTICOS**

Nubes transportadas por los constantes vientos que se desplazan en dirección Este-Oeste en las zonas Tropicales del planeta, los Alisios, empujan la evapotranspiración de la vegetación generada en la llanura de la Amazonía y la agolpan al pie del flanco Este de los Andes, desde donde por su temperatura caliente se elevan a altitudes entre 2000-3000 m; allí se estacionan.

Los BMN están claramente influenciados el desplazamiento vertical de masas de aire, y el acarreo de humedad por éstas; dichos procesos, llamados **Adiabáticos**, son regidos por determinadas constantes. A medida que un volumen dado de aire asciende, la presión atmosférica a la que está sometido decrece, ocasionando la expansión de ese volumen y la disminución de su temperatura. El proceso mencionado, visto en el perfil del flanco Este de los Andes, hacia el cual son empujadas de manera continua masas de aire de la bajura de la Amazonía, ocasiona un constante ascenso y condensación de agua, la cual se deposita dentro del rango de altitud de los BMN. Una observación importante en relación a los procesos Adiabáticos es que en ellos, la temperatura y humedad ambiental existentes previamente al ascenso, influyen positivamente en la altitud a la cual la humedad se condensará.

Una consideración adicional, relacionada a las formaciones vegetales de tierras altas, es que la disminución de la temperatura cuando se asciende en elevación, acarrea también una disminución de la evaporación, favoreciendo, potencialmente, condiciones más húmedas.

Es notorio el quiebre en el recorrido longitudinal que adopta la cordillera en el tramo Sur del país. Allí se observa la presencia del **Codo de los Andes**, también conocido como **Oroclina Boliviana** (Figura 14, pg. 165). El flanco Este Andino se sitúa casi perpendicular a los vientos, que en ese ámbito revelan una tendencia NorEste-SurOeste. Por ello, se ha observado que por su posición actúa como un enorme atrapanieblas, y la magnitud de captación de humedad se hallaría incrementada en este tramo (Graham, 2011).

## **TERRITORIO DE LA AMAZONÍA: CONFORMACIÓN DEL RELIEVE Y CARACTERÍSTICAS FÍSICAS**

El relieve, y la manera como éste ha cambiado a lo largo del tiempo, han influido en las características de los Biomas Amazónicos. El emplazamiento de las zonas inundadas y las de tierra firme, así como la historia de los ríos y de la conectividad de comunidades vivientes, han sido marcados por las metamorfosis sucedidas del terreno. Un ejemplo de estas influencias se aprecia en los Ecosistemas Forestales, en los que las plántulas de muchas especies no sobreviven a la inundación, y la distribución de las áreas con buen drenaje puede ser definitoria de la composición de la Flora, y de la Fauna asociada (Duivenvoorden y Duque, 2010). La influencia de las redes Hidrográficas en las características de los Ecosistemas constituye el núcleo de un Paradigma explicativo de la Diversidad Neotropical, como se extiende en el **Capítulo 5** (pg. 237).

Varios rasgos del relieve e Hidrografía del territorio Amazónico han sido adquiridos en momentos determinados del Tiempo Geológico, como se aprecia a continuación.

### **RASGOS GEOLÓGICOS EN LA LLANURA DE LA AMAZONÍA, CON INFLUENCIA EN SUS FORMACIONES ECOLÓGICAS**

#### **Arco de Vaupés, Colombia (Figura 18, pg. 195)**

Esta prominencia se halla situada al SurEste de Colombia, en el Estado del mismo nombre; su elevación máxima no sobrepasa unos 700 m. Tiene sus basamentos en tierras al Este de los Andes, y se extiende hasta el territorio de los llanos Venezolanos al Oeste del Escudo Guayanense.

Hace unos 8 Ma, se produjo el levantamiento del Arco de Vaupés. Este evento Geológico jugó un rol crucial en la separación de las Cuencas del Orinoco y del Amazonas, y en el cambio de tendencia de flujo, de Sur-Norte a Oeste-Este, en la red Hidrográfica del PaleoAmazonas (Mora *et al.*, 2010).



### **Arco de Purús, Brasil (Figura 22, pg. 209)**

Esta leve prominencia se despliega longitudinalmente entre los Escudos Guayanense y Brasileño, en el sector de confluencia de los ríos Purús y Solimões, al Oeste de la ciudad de Manaus. Su elevación se habría mantenido desde fines del Cretáceo, 65 Ma, constituyendo una constante barrera que impedía el flujo Oeste-Este del PaleoAmazonas, y su descarga al Atlántico, condicionando su drenaje hacia el Caribe. Del mismo modo, hasta unos 11 Ma, impidió que el Sistema Acuático Pebas drenara hacia el Atlántico. Alrededor de ese momento en el tiempo, las aguas del PaleoAmazonas habrían abierto una brecha cruzando el Arco de Purús, reorganizando su curso y adquiriendo su moderna dirección de drenaje hacia el Océano Atlántico (Albert y Reis, 2011; Bloom y Lovejoy, 2011; Wesseling y Hoorn, 2011).

### **Arcos Geológicos en la llanura de la Amazonía peruana**

#### **Arco de Iquitos (Figura 16, pg. 179)**

El Arco de Iquitos conforma un sistema de plegamientos extendidos en el NorEste de la Amazonía peruana, afectando también territorios brasileños; separa la Cuenca Hidrográfica Putumayo-Solimões de las cuencas SubAndinas emplazadas más hacia el Oeste, como las del Marañón y Ucayali. Algunos autores lo tipifican como un Arco PeriCratónico, en el sentido de hallarse al extremo Oeste del Cratón Guayanense, e influenciado por éste. El origen de los plegamientos que conforman este Arco se halla en el proceso de Subsidiencia asociado al levantamiento de los Andes, y la acumulación de cargas en su flanco Este, por lo cual su dinámica habría guardado correlación con la Orogenia Andina (Caputo, 1991; Lundberg *et al.*, 1998).

#### **Arcos SubAndinos**

En la franja inmediatamente adyacente a la Cordillera Este de los Andes, que conforma el ámbito **SubAndino**, el proceso de Subducción resultante del levantamiento de la Cordillera, ha ocasionado hundimientos y plegamientos deformantes del territorio. Éstos han

afectando el relieve de las tierras de la llanura de la Amazonía peruana, sus Cuencas Hidrográficas, y la conectividad entre diversas áreas.

Un efecto adicional de los plegamientos ha sido el levantamiento oblicuo de estratos que se hallaban en posición horizontal, dejándolos expuestos de tal modo que han contribuido al abigarrado mosaico de suelos actualmente existente en el ámbito Amazónico.

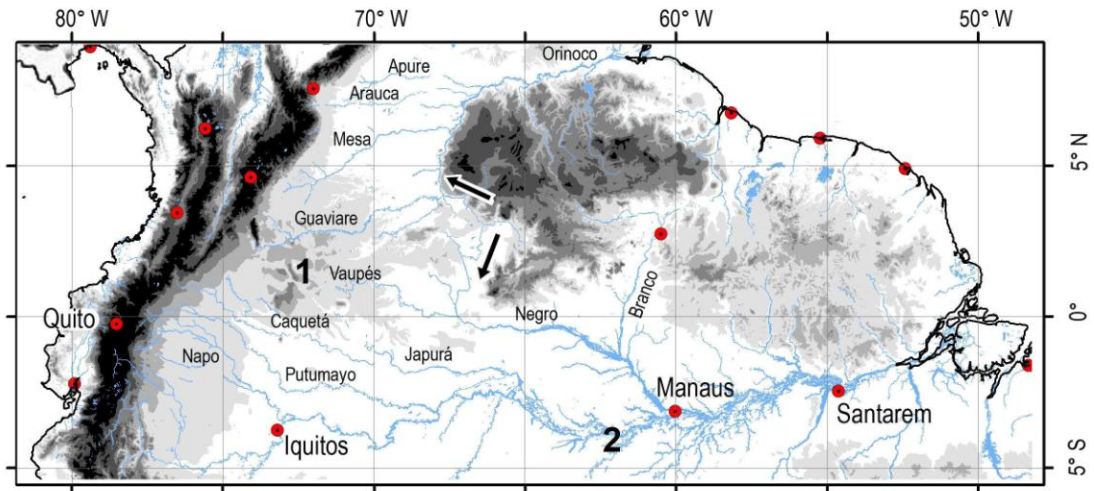
El territorio SubAndino tiene un basamento rocoso original que puede hallarse varios miles de metros debajo de la actual superficie, cubierto por sedimentos depositados a lo largo de las Eras.

Los cimientos del actual territorio de la Amazonía peruana son muy antiguos, pero habrían sido afectados por plegamientos y levantamientos relacionados a la Orogenia Andina, relativamente recientes. En el lapso entre 24-5 Ma, desde fines del Oligoceno al Plioceno, estos procesos se habrían intensificado (Martinez, 1980; Mégard, 1984; Sempere *et al.*, 1990; Dumont, 1996).

El realme Geológico Subandino reviste especial importancia por su riqueza en yacimientos de Hidrocarburos. En territorio peruano, tres grandes espacios petrolíferos son distinguibles, Marañón, Ucayali y Madre de Dios; forman parte de una cadena de depósitos distribuidos desde Venezuela y Colombia hasta Ecuador, Perú y Bolivia. Su génesis se halla en la acumulación de considerables volúmenes de material orgánico de origen marino-marginal a fluvial, sobre basamentos posteriormente cubiertos por espesas capas de sedimentos.

Las cuencas Hidrocarburíferas sureñas, como la de Madre de Dios, son antiguas, Devónicas, 408-360 Ma; en el ámbito del Marañón, la génesis de los sistemas petrolíferos es relativamente reciente, Cretácea, 144-65 Ma (Radomski *et al.*, 2010; Devries *et al.*, 2011).

En la Amazonía peruana, los yacimientos son observables en zonas relativamente cercanas al actual piedemonte Andino, y se hallan, característicamente, a algunos miles de metros debajo de la superficie del suelo.



1 Arco de Vaupés  
 2 Arco de Purús  
 Río Casiquiare

Figura 18. Arco de Vaupés

### **Sierras de Contamana, Contaya y Divisor (Figura 19, pg. 197)**

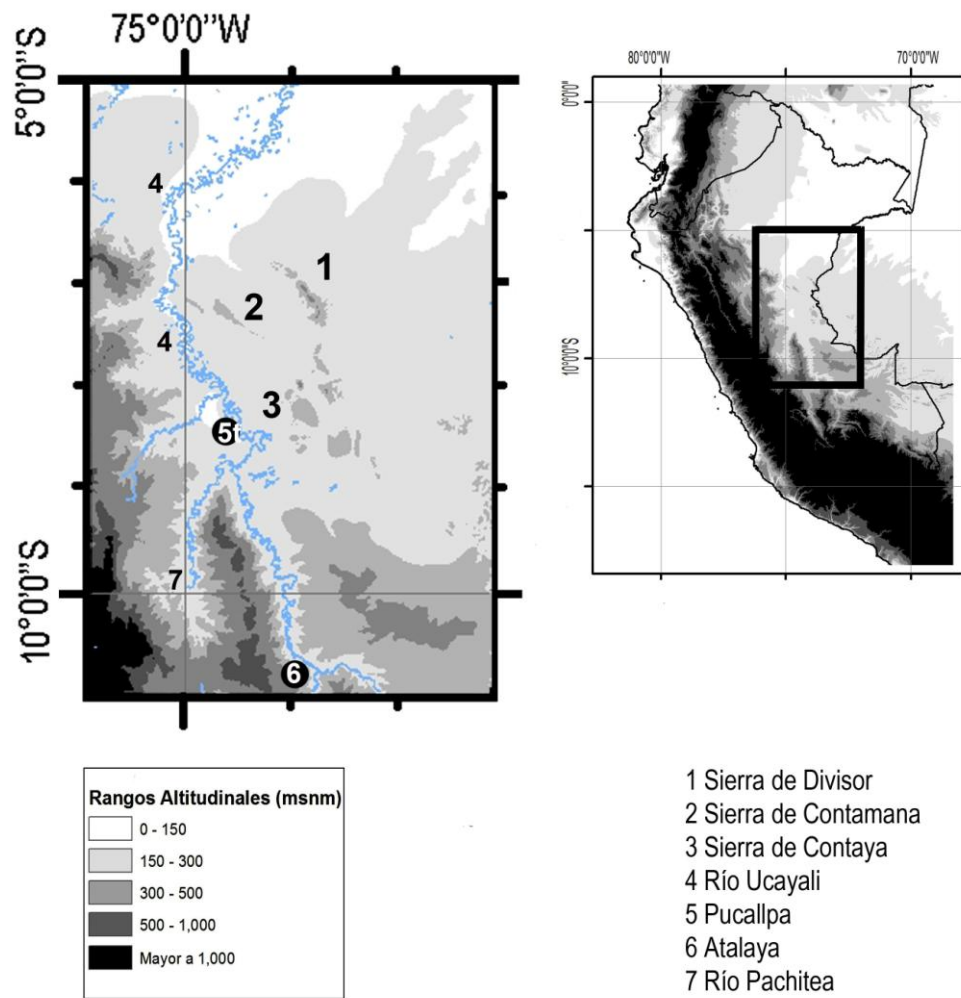
En el ámbito del río Ucayali, al Norte de la ciudad de Pucallpa, se observan tres deformaciones Geológicas prominentes, más o menos paralelas a la Cordillera de los Andes, con posición NorOeste-SurEste, acompañadas de tierras más bajas entre ellas. Desarrollan altitudes de 300-700(-950) m, y se hallan espaciadas 10-40 Km entre sí.

En dirección Oeste-Este desde el piedemonte Andino, la primera es la Sierra de Contamana o Canchahuaya, cadena montañosa de casi 70 Km de longitud. Inmediatamente al Este se encuentra la Sierra de Contaya, de menor extensión, llamada también Ojo de Contaya por la disposición de sus colinas, que rodean una depresión central. Finalmente, hacia el extremo Este, en la frontera Perú-Brasil, la Sierra de Divisor, también llamada Sierra de Moa, que conforma una cadena colinosa dispuesta en varios segmentos longitudinales (Tovar *et al.*, 2009). La extensión total de la última es más de 100 Km.

Entre el Paleozoico-Carbonífero, unos 320 Ma, y el Cretáceo, unos 65 Ma, se habrían formado los basamentos de estas Sierras. Los plegamientos se habrían agudizado luego, durante el Mioceno, 24-5 Ma, en el lapso de Orogenia intensificada en el territorio peruano (Tovar *et al.*, 2009).

La Sierra de Contamana se eleva a más de 600 m en buena parte de su longitud; las Sierras de Contaya y Divisor alcanzan esta altitud en escasos puntos. En el extremo Sur de la Sierra de Divisor, se observan varios cerros prominentes, El Cono, cuya altitud no supera los 500 m; Tahuayo, que supera los 600 m y San Lucas, que alcanza 950 m. Estos habrían tenido un origen mucho más reciente, de naturaleza volcánica, hace unos 5 Ma (Stewart, 1971; Lundberg *et al.*, 1998; Tovar *et al.*, 2009).

Algunas de las singularidades Biológicas que contienen estas áreas serían explicables por su historia Geológica diferenciada en relación a los territorios circundantes. En algunos de estos promontorios, se habrían mantenido condiciones no inundables por un largo período, en comparación a las condiciones de Megahumedal imperantes en la llanura de la Amazonía peruana, entre 53-11 Ma, durante la consolidación del Sistema acuático Pebas (Tovar *et al.*, 2009).



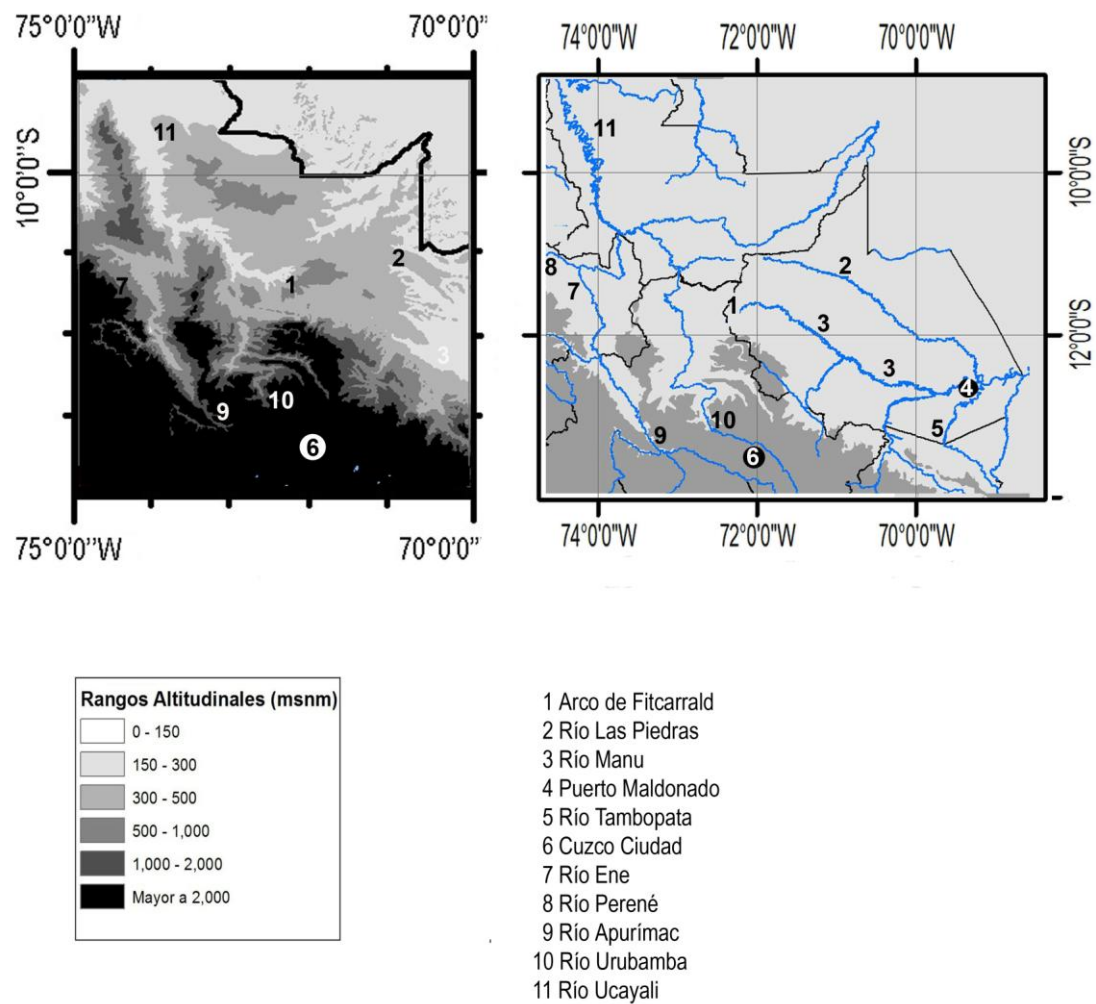
**Figura 19.** Sierras de Contamana, Contaya y Divisor; relieve e Hidrografía.

**Arco de Fitzcarrald**  
(Figura 20, pg. 199)

En el escenario de la llanura de la Amazonía peruana se distinguen dos grandes ámbitos, determinados por redes Hidrográficas separadas. Son la Amazonía Centro-Norte, que comprende los territorios al Norte del Arco de Fitzcarrald, y la Amazonía Sur, emplazada al Sur de éste.

El Arco mencionado es una prominencia amplia y de relativamente baja elevación, situada transversalmente a la Cordillera Andina en el ámbito entre los Departamentos de Ucayali y Madre de Dios. Conformando el divorcio de aguas que separa las Cuencas Hidrográficas del río Ucayali, con flujo hacia el Norte, y el Madre de Dios-Madeira, con flujo hacia el Este-NorEste. En ese sentido, su elevación ha determinado un declive en la conectividad de las redes hidrográficas situadas al Norte y Sur de esta elevación.

Es una formación Geológica desplegada en un momento reciente en el contexto del relieve del territorio peruano; su completa elevación data de unos 4 Ma. Se habría levantado durante un episodio de activación de la Cresta de Nazca, que a manera de cuña, empujó a la Placa Suramericana ocasionando deformaciones con influencia hasta el flanco Este de la Cordillera (Espurt *et al*, 2010).



**Figura 20.** Arco de Fitzcarrald, relieve (izquierda) e Hidrografía (derecha)

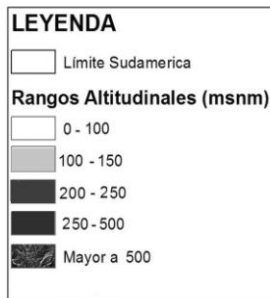
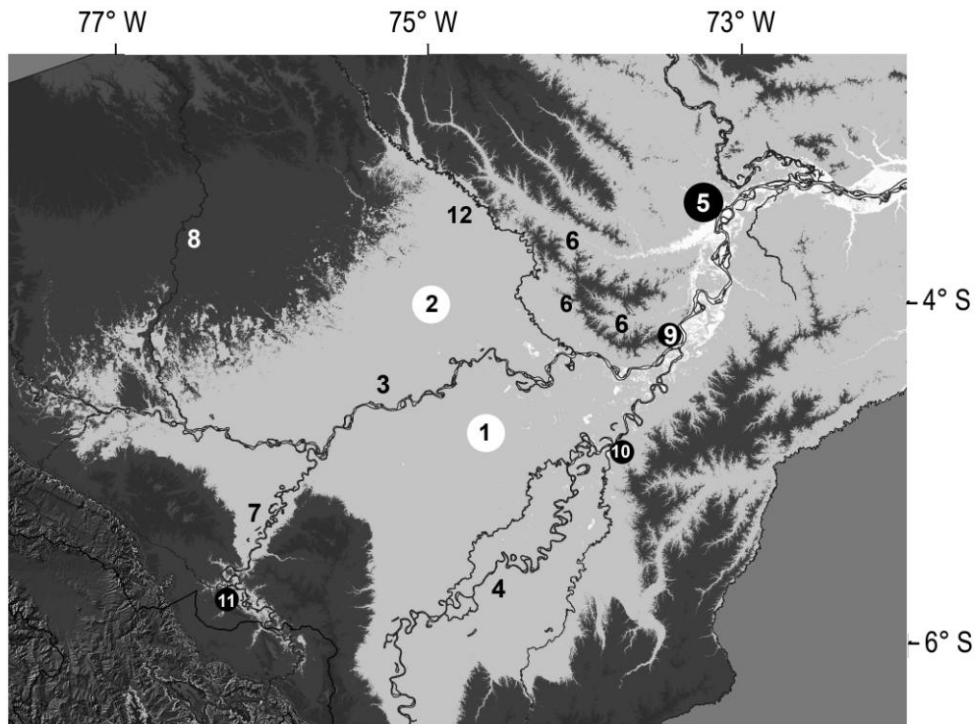
**Depresión de Ucamara y Abanico Hidrográfico del Pastaza**  
(Figura 21, pg. 201)

Esta extensa área con relieve muy llano y de muy baja altitud, se ubica en el ámbito de la conjunción de los ríos Marañón y Ucayali. Comprende tierras inundables, cursos de agua con tendencia meándrica, y mosaicos de suelos desde los arcillosos, muy compactos y rojizos, hasta los de arena blanca. Incluye en parte la Reserva Nacional de Pacaya-Samiria y la Estación de Investigación **IIAP** de Jenaro Herrera. La Depresión de Ucamara tiene sus basamentos Geológicos preAndinos ubicados a 2-4 Km de la superficie actual del terreno; el plegamiento de éstos ha resultado de la Orogenia Andina. Ha sido posteriormente rellenada por sedimentos masivamente procedentes de los Andes, especialmente durante el lapso 15-10 Ma, período caracterizado por fuertes niveles de erosión en el flanco Este de la cordillera. Hacia el Norte de este hundimiento, se aprecia el abanico del Pastaza, que posee una génesis Geológica afín.

**Ámbito de influencia Guayanense**  
(Figura 16, pg. 179)

El Escudo Cratónico Guayanense, que contiene Biomas propios y diferenciados, se extiende aproximándose al extremo NorEste del territorio peruano. Elementos característicos de este realme, particularmente de sus tierras bajas y húmedas, tienen cierta presencia en el ámbito adyacente del territorio peruano, aunque su influencia es tenue.





- 1 Depresión de Ucayara
- 2 Abanico del Pastaza
- 3 Río Marañón
- 4 Río Ucayali
- 5 Iquitos
- 6 Arco de Iquitos
- 7 Río Huallaga
- 8 Río Pastaza
- 9 Nauta
- 10 Requena
- 11 Yurimaguas
- 12 Río Corrientes

Figura 21. Depresión de Ucayara, Dp. de Loreto.

## Procesos de acarreo y depósito de sedimentos hacia tierras bajas de la Amazonía peruana

### Sedimentación hacia el tercio Norte

El acarreo de sedimentos hacia el territorio de la Amazonía procede de erosión originada tanto en los territorios Cratónicos, al Este de la Amazonía peruana, como en la cordillera de los Andes, situada al Oeste. Hay evidencias de la influencia extensa y volumétricamente significativa de los sedimentos Andinos hacia el territorio Amazónico, y su depósito hasta las bajuras de la Amazonía brasileña. En términos generales, los suelos aluviales del Este de Suramérica, procedentes de la erosión de los Escudos Cratónicos, son menos fértiles que aquellos formados por sedimentos procedentes de los Andes; algunos estudios han revelado la influencia de este escenario en el patrón actual de Diversidad de la vegetación Forestal, que se incrementa en dirección Este-Oeste hacia el flanco de los Andes (Latrubesse *et al.*, 2007; Duivenvordeen y Duque, 2010; Irion y Kalliola, 2010; Ter Steege *et al.*, 2010).

Dado que las fuentes de origen de los sedimentos son diversas, lo son, también, los suelos formados a partir de ellos. Al final de este Capítulo esbozamos algunas ideas vinculadas al complejo escenario Edáfico del Perú, cuya influencia en la Biota y su Evolución pueden ser determinantes, tal como se desprende del ejemplo mostrado en el **Recuadro 13-6**.

La Tasa de acarreo de sedimentos desde la vertiente Este Andina es mayúscula; el río Amazonas vierte anualmente al Atlántico un estimado de 1.2 Billones de Toneladas de éstos, y dichos valores parecen no haber cambiado mucho desde mediados del Pleistoceno (Meade *et al.*, 1985; Irion *et al.*, 1994).

En la llanura Amazónica, la magnitud de la sedimentación y las características de los espacios de depósito han modelado el relieve moderno, conformando los suelos sobre los cuales diferentes Ecosistemas se hallan emplazados. Los sedimentos han cubierto extensiones que se hallaban más altas o más bajas en el terreno, traducándose, en casos, en la formación de relieves de mayor o menor

altitud. Han conformando barreras al paso de los ríos y ocasionado la reconfiguración de Cuencas Hidrográficas en la llanura aluvial. Adicionalmente, han rellenado gradualmente el relieve de extrema bajura del longevo Sistema acuático Pebas, el Megahumedal de la Amazonía, determinando su metamorfosis a lo largo de mucho tiempo, entre 53-11 Ma, detallada en los acápite siguientes.

Todos estos hechos han influido en la Flora y Fauna de los Biomas Amazónicos; un ejemplo elocuente de ello es el representado por la historia evolutiva de los Mantíes en las redes Hidrográficas del gran río, como se muestra en el **Recuadro 13-11**.

El volumen de sedimentos acarreados desde los Escudos Cratónicos, y sobre todo desde los Andes, ha sido tan considerable, que en algunos puntos de la actual llanura Amazónica en el Perú, como el abanico Hidrográfico del Pastaza y la Depresión de Ucamara, ubicada en la conjunción de los ríos Marañón y Ucayali, existen acumulaciones de 4-5 Km de profundidad sobre el basamento pre-Andino del territorio. Allí se ha conformado una planicie con relieve casi perfectamente regular en una vasta extensión, propensa a la formación de pantanos, suelos Hidromórficos, y de cursos de agua que discurren en sistemas meándricos, cambiando de dirección recurrentemente, con comportamiento inundante (Kalliola *et al*, 1993; Dumont, 1996).

### **Sedimentación hacia los tercios Central y Sur**

En las porciones Central y Sur de la Amazonía peruana, los basamentos del territorio no se hallan a una profundidad tan grande como en el tercio Norte. El Departamento de Ucayali, desde el piedemonte hacia su límite con Brasil, contiene prominencias que sobresalen en el relieve de la llanura, las Sierras de Contamana, Contaya y Divisor, presentes en ese ámbito.

Hace unos 4 Ma, la elevación del Arco de Fitzcarrald propició un levantamiento entre los Departamentos de Ucayali y Madre de Dios, ocasionando que los aportes de sedimentación se hayan depositado en un basamento de mayor elevación, en promedio, que los observables en el tercio Norte de la Amazonía peruana, formando un paisaje sobre suelos mejor drenados, y permitiendo la existencia de formaciones secas como las Sabanas del Sur peruano (Daly y Mitchell, 2000).

## INCURSIONES MARINAS HACIA EL CONTINENTE SURAMERICANO Y FORMACIÓN DEL SISTEMA ACUÁTICO PEBAS

Hay cierto consenso sobre que entre 53-11 Ma, pero de manera especial entre 24-11 Ma, porciones extensas de la Amazonía peruana, actualmente en tierra firme, estuvieron largamente cubiertas por mar, o por diversas formaciones acuáticas contiguas o fragmentadas. Elevaciones globales en el nivel de las aguas Oceánicas, se produjeron como resultado del incremento de la temperatura terrestre y el consecuente derretimiento de los casquetes polares, ocasionando el aumento del volumen de aguas líquidas en el Océano (Hoorn, 1993, 1994; Hoorn *et al.*, 2010; Wesselingh *et al.*, 2006; Wesselingh, 2010; Wesseling y Hoorn, 2011).

Adicionalmente, el hecho que los Andes aun no se habían levantado totalmente, y que los territorios adyacentes no habían sido aun completamente rellenados por los sedimentos de éstos, facilitó episódicas incursiones marinas desde algunos puntos, con dirección a las bajuras de la Amazonía, y particularmente al sector cercano al actual piedemonte Andino, caracterizado por hundimientos en su basamento, debidos al efecto de Subsidiencia.

Una particularidad del relieve suramericano, el Arco de Purús, situado entre los Escudos Guayanense y Brasileño, contribuyó a contener el paso de las aguas de este vasto Sistema Acuático e impedir su flujo en dirección al Este (Bloom y Lovejoy, 2011). Esto se muestra en la **Figura 22** (pg. 209).

Las inundaciones en áreas extensas, particularmente aquellas con aguas salinas, influyeron en la conectividad de algunos sectores, en muchos casos por períodos prolongados, de decenas de Millones de años, ocasionando la extinción de organismos y también la adaptación y Diversificación Alopátrica. Este efecto se ha sido postulado como determinante de la Megadiversidad presente en la Amazonía, constituyendo un Paradigma centrado en la influencia de los Sistemas Acuáticos Continentales en la Biodiversidad Amazónica, sobre el cual se extiende información en el **Capítulo 5** (pg. 237).

El Sistema Acuático Pebas constituyó, durante largo tiempo, una barrera que aisló organismos de los Biomas del Ande y el piedemonte Andino, de aquellos emplazados en los Escudos Cratónicos Guyanense y Brasileño; contribuyó también a la formación de un mosaico de Nichos Ecológicos a lo largo de una vasta extensión, y su importancia en la Diversificación ha sido documentada para grupos de organismos como insectos Dípteros (Conn y Mirabello, 2007), plantas (Antonelli *et al.*, 2009), Aves (Nores, 1999; Grau *et al.*, 2005; Patané, 2009), y evidentemente Peces y organismos acuáticos (Boom y Lovejoy, 2011; Wesseling y Hoorn, 2011). Es notorio que solamente luego del drenaje de Pebas, se hizo posible la consolidación de corredores de tierra firme entre las áreas mencionadas, y muchas especies confinadas en el Ande pudieron dispersarse hacia el Este, para colonizar la Amazonía baja (Antonelli *et al.*, 2009).

#### **Portal Norte, Lago Maracaibo, Venezuela (Figura 22, pg. 209)**

Algunas áreas que actuaron como Portales facilitaron el acceso de incursiones Oceánicas hacia la tierra firme suramericana; las aguas se habrían concentrado inicialmente en las zonas inmediatas a éstas, extendiéndose luego hacia las tierras bajas de la llanura de la Amazonía.

Una brecha principal que permitió el ingreso de incursiones marinas hacia el territorio suramericano fue sector ubicado en el actual lago de Maracaibo, al Norte de Venezuela, desde el cual las aguas del Caribe inundaron tierras de baja elevación. La tendencia de flujo de las incursiones marinas desde este punto fue Norte-Sur, ingresando desde Venezuela hacia territorios bastante más sureños, como los de Ecuador y Perú, y determinando una conectividad de ambientes acuáticos y asociados, en todas estas áreas.

#### **Portal NorOeste Andino, Perú (Figura 22, pg. 209)**

Los sectores sureños ecuatorianos, y norteños del Ande peruano, abarcando territorios de los Departamentos de Piura, Lambayeque, Cajamarca y Amazonas, al haberse elevado con cierto retardo,

representaban también un área de bajura en el relieve panorámico de los Andes. Todo ese ámbito, conocido como el Portal NorOeste Andino, fue la vía de incursión de las aguas del Océano Pacífico hacia la Amazonía. En este caso, la tendencia del flujo de ingreso fue Oeste-Este.

Entre 13-11 Ma, se produjo el cierre del Portal, como resultado del levantamiento del Dominio Norte de la Cordillera Andina, y particularmente el de la Cordillera Oeste peruana. A lo largo de ese proceso, fueron muy afectados los territorios de la Amazonía Norte del Perú, así como de Ecuador y Colombia; los sedimentos acarreados subsecuentemente desde la cordillera, elevaron el nivel de las tierras ubicadas en la Amazonía, al Este del piedemonte Andino (Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010).

### DESARROLLO DEL SISTEMA ACUÁTICO PEBAS (53-10 Ma)

Alrededor de 67 Ma, se había producido una notoria regresión Eustática en el nivel de las aguas Oceánicas, contribuyendo a la evacuación de aguas marinas del continente suramericano (Bloom y Lovejoy, 2011; Graham, 2011).

Hacia 58 Ma, los Bosques Tropicales con características modernas se habrían expandido notoriamente en Suramérica, enmarcados en el incremento de la tierra firme y de temperaturas elevadas.

En el lapso 53-10 Ma, nuevas elevaciones del nivel Oceánico, y el efecto de Subsidiencia resultante de la Orogenia Andina, acentuado al Este de los Andes, que generó hundimientos en el territorio Amazónico cercano al piedemonte Andino, propiciaron flujos irregulares de aguas marinas trasponiendo las tierras más bajas de Suramérica. Por largo tiempo, el río Amazonas en formación habría alternado su predominio con el de vastos humedales, pantanos y marismas.

Entre 24-11 Ma, se estableció un vasto sistema acuático en áreas de la actual bajura de la Amazonía. Las áreas inundadas conformaron un mar conectado al Caribe y al Pacífico, el **Mar de Pebas**, **Lago Pebas**, o mejor expresado, **Sistema Pebas**, nombres con los que es conocido este realme acuático continental, uno de los más longevos en la historia del

planeta. Las incursiones marinas producidas fueron varias. La metamorfosis y secuencia de condiciones salinas y dulceacuícolas a lo largo del Sistema Pebas ha sido compleja y no está todavía aun comprendida con exactitud; incluyen la existencia de planos de inundación de múltiples ríos, y un sistema de interfases salinas y dulceacuícolas variadas. Al parecer, Pebas tuvo una primera fase con marcada influencia marina, y una siguiente con predominio fluvio-lacustre (Nuttall, 1990; Hoorn, 1993, 1994; Lundberg *et al.*, 1998; Campbell *et al.*, 2006; Wesselingh *et al.*, 2006; Wesselingh, 2010; Hoorn *et al.*, 2010; Jaramillo, 2012).

### **Sistema Pebas-Fase de presencia marina y fluvio-lacustre (53-24 Ma)**

Entre 53-24 Ma, el territorio correspondiente Sistema Pebas se hallaba a muy baja altitud sobre el nivel del mar o incluso por debajo de éste, y hay en él abundantes huellas de influencia marina, bajo la forma de evidencias Fósiles y sedimentológicas, que se extienden, inclusive, hacia el ámbito de la Deflexión de Huancabamba (Nuttall, 1990; Hoorn, 1993, 1994; Monsch, 1998; Apolín *et al.*, 2004; Jaillard *et al.*, 2005; Antonelli *et al.*, 2009).

Estos ingresos permitieron el acceso de organismos Oceánicos, incluidos Peces (Lundberg *et al.*, 1998), Moluscos (Wesselingh, 2010) y otros. Varios linajes de Fauna quedarían atrapados en los sistemas acuáticos de la Amazonía al cerrarse los Portales de ingreso, adaptándose a lo largo del tiempo a condiciones dulceacuícolas, dejando una huella de descendientes del Océano en la actual red fluvial del Amazonas. Un ejemplo de lo mencionado, para el caso de Ictiofauna, es el grupo de las Mantarrayas Amazónicas, en el cual se distinguen genealogías con ancestros marinos; otro es el de los Delfines de río (Hamilton *et al.*, 2001; Lovejoy, 2006; Bloom y Lovejoy, 2011), sobre los que mostramos información en el **Recuadro 13-10**. Adicionalmente, se ha hecho notar que el Portal NorOeste Andino, al conectar las aguas del Pacífico con las del Caribe, estableció un corredor Biológico entre ambos, para varios grupos de organismos (Patterson *et al.*, 1998, Apolín *et al.*, 2004).

A lo largo de esta Fase, el Sistema Pebas muestra presencia marina pero también fluvio-lacustre, marcada por alternantes incursiones Oceánicas hacia las tierras de la Amazonía, y fragmentación de los espejos de agua.

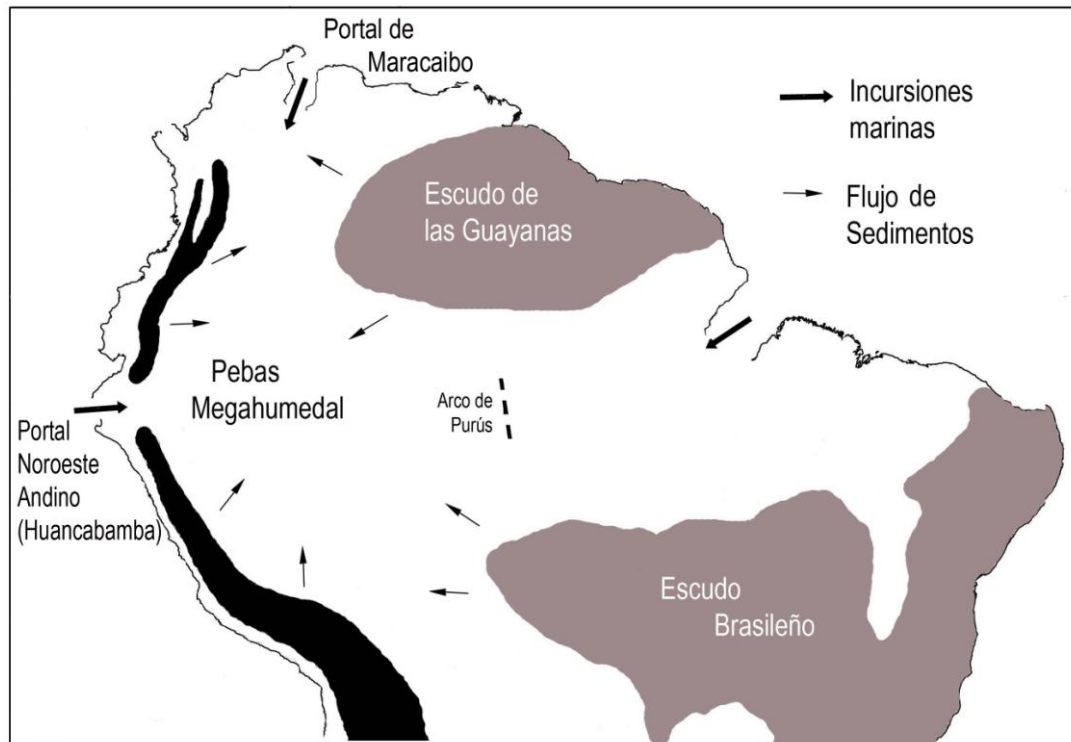
**Sistema Pebas – Fase de predominio fluvio-lacustre (24-11 Ma)**  
(Figura 22, pg. 209)

Entre 24-11 Ma, simultáneamente al cierre de las conexiones del Sistema Pebas con el Caribe y el Pacífico, se observa un creciente nivel de precipitación en el flanco Este de los Andes, pues la cordillera alcanza la altitud de intercepción de la humedad procedente del Este. Bajo la influencia de la precipitación y escorrentía aumentadas, Pebas inicia su metamorfosis hacia un extenso sistema de lagunas, estuarios y humedales, en el cual se establece un mosaico de condiciones de agua dulce y salina. La última se halla regida por mareas eventuales, con espejos de agua bordeados por pantanos de palmeras, dentro de los cuales ya se observa la presencia de Aguajes, *Mauritia*, enmarcados en variadas formaciones de tierra firme, orladas por forestas con árboles propios de las riberas, como los de la Familia Bombacáceas, actualmente frecuentes cerca a los cursos de agua.

En este lapso, Pebas alcanza su máxima expansión como medio lacustrino; ha sido también descrito como un *Megahumeda*; en mucho, sus entornos habrían sido bastante similares a los de las **Várzeas** actuales. A lo largo de este período, hay también señales de ingresos eventuales de aguas marinas, y de Fauna marina y dulceacuícola en diferentes espacios de los sistemas acuáticos, así como de Manglares (Hoorn, 1994; Monsch, 1998; Gingras *et al.*, 2002; Hoorn *et al.*, 2010; Bloom y Lovejoy, 2011).

Aparentemente, fue en estos momentos que el Sistema Pebas alcanzó su clímax de Diversidad Biológica (Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010). El **Recuadro 10** muestra información contemporánea a esta fase.





**Figura 22.** Sistema Acuático Pebas de la Amazonía peruana (fase de Megahumeral, unos 16 Ma, Mioceno Medio). Las Tierras Altas suramericanas están representadas en Negro (Andes) y Gris (Escudos Geológicos)

Basado en Kalliola *et al.*, 1993. Por razones prácticas se ha empleado el contorno actual de Suramérica, pero no sugerimos que la línea costera haya correspondido exactamente a través del tiempo

**Tabla 6. Formaciones Hidromórficas existentes en diferentes momentos del Sistema Pebas**

Basado en Hoorn *et al.*, 2010

FORMACIÓN	AMBIENTES PREDOMINANTES
MARINA	Humedales costeros con influencia marina; lagunas cercanas a la costa, orillas rocosas y arrecifes de coral
ALBUFERINA	Lagunas salobres cercanas al mar
PALUSTRE	Pantanos, cenagales y fangos
ESTUARINA	Deltas y marismas con influencia de mareas, incluyendo manglares pantanosos
LACUSTRE	Humedales asociados a lagos, dulceacuícolas
FLUVIAL / RIBEREÑA	Humedales asociados a orillas de ríos y quebradas, dulceacuícolas

### **Sistema Pebas – Fase final de involución (11-7 Ma)**

Evidencias correspondientes al Mioceno medio, 13.5-12 Ma, sugieren que Pebas se hallaba extendido al menos hasta las zonas norteñas del Departamento de Madre de Dios, en aquellos momentos (Antoine *et al.*, 2007).

Hace 11 Ma, aproximadamente, el Sistema Pebas comienza su ocaso, involucionando lentamente como resultado del levantamiento de los territorios adyacentes de los Andes, especialmente el Dominio de los Andes del Norte, y la cordillera Este, así como del cierre de sus portales de acceso y el incremento de la sedimentación hacia la llanura de la Amazonía.

La transposición del Arco de Purús por las aguas del Oeste de la Amazonía, en dirección al Este, promovió el drenaje y secado progresivo del área, culminando al establecerse el moderno patrón Hidrográfico del río Amazonas, con flujo Oeste-Este y descarga al Atlántico. El proceso del levantamiento Andino y los depósitos de sedimentos en las tierras al Este de los Andes, reconfigurarían las redes Hidrográficas en la moderna Amazonía.

**Recuadro 10****TROZOS DE ÁMBAR REVELAN LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA DE LA AMAZONÍA DE TAMSHIYACU, DEPARTAMENTO DE LORETO, 15-12 Ma**

(Basado en Antoine *et al.*, 2006)

Un inusual hallazgo se produjo durante el desarrollo de estudios estratigráficos en las terrazas del río Tamshiyacu, a unos 30 Km al Sur de Iquitos. Pequeños trozos de ámbar (resina) solidificados, procedentes de la exudación de alguna planta, fueron descubiertos en las arenas cercanas a la orilla del río.

El examen preliminar de este material dejó claro desde un inicio que contenía, bien preservado, a un buen número de insectos y de fragmentos vegetales.

Aunque trozos de ámbar muy antiguos se han documentado abundantemente en el Hemisferio Norte, en Suramérica han sido raramente encontrados. Para el Cenozoico, lapso críticamente importante para comprender la Paleoecología de los ambientes Amazónicos, solamente dos trozos de ámbar-resina habían sido hallados con anterioridad, uno al Este de Brasil, Mioceno, y otro en Guayana Francesa, Pleistoceno. El hallazgo de Tamshiyacu es el tercero dentro del ámbito Amazónico, y corresponde al período Mioceno.

La muestra encontrada está compuesta por varios trozos contemporáneos en el tiempo. Tres de ellos son más bien grandes, de unos 150 gramos cada uno, y hay más de una veintena adicionales de tamaño muy pequeño, de unos 30 gramos. La naturaleza de la resina y su fuente vegetal de origen, han sido determinadas por

medio de un análisis de espectrometría preliminar. Proceden, muy posiblemente, de una especie arbórea Leguminosa.

Los exudados gomosos como el ámbar y las resinas están constituidos por secreciones con las cuales las plantas sellan y protegen las partes en que han sido heridas o perforadas por insectos u otros animales. Preservan de modo casi perfecto restos de organismos difíciles de hallar en el registro Fósil, como algunos insectos, o animales pequeños de cuerpo blando; también, esporas y polen de plantas que quedan pegadas al material. Esta forma de preservación permite, muchas veces, una identificación positiva a nivel de especies, cosa que es difícil para otros remanentes que carecen de ese encapsulamiento y preservación tan completos.

Los trozos de ámbar de Tamshiyacu han guardado un contenido variado de insectos y artrópodos, reflejando aspectos del entorno en el cual ellos pulularon; también, gran cantidad de esporas y polen de plantas que existieron en ese momento del pasado. La presencia de especies correspondientes a grupos que existen hasta la actualidad ha hecho posible emplearlas como indicadores para deducir el Paleoclima, y tener una visión retrospectiva de la diversidad Biológica de la llanura aluvial peruana.

El hallazgo muestra que en aquel momento, la diversidad de Artrópodos era claramente muy alta; se han identificado trece diferentes familias de Hexápodos, incluyendo tres tipos de arañas.

Dada la especialización de muchos de los grupos presentes, se sabe que el entorno era variado, conformado por muchos nichos y ambientes distintos; la entomofauna es sustancialmente similar a la actual; hay insectos consumidores de hongos o mohos, otros de madera; algunos propios de ambientes terrestres, y otros, como Colémbolos, de medios acuáticos de agua dulce; también se encuentran presentes algunos con comportamiento parásito. La diversidad de esporas de hongos, y polen de plantas, supera las 30 especies en estas pequeñas muestras, y refleja con claridad un ambiente de muy alta diversidad, floreciente en esta localización de la llanura Amazónica del Perú, hace 15-12 Ma.

## FORMACIÓN DE LAS CUENCAS HIDROGRÁFICAS INFLUYENTES EN LA AMAZONÍA PERUANA

Aunque las Cuencas Hidrográficas principales de Suramérica tienen configuraciones familiares para todos (**Figura 23**, pg. 224), ellas fueron diferentes en épocas pasadas; muchas tienen una historia de cambios radicales. Sus patrones de drenaje, extensión, dirección de flujo y puntos de descarga al mar, han experimentado variaciones, en casos considerables, a lo largo del tiempo Geológico.

Cada Cuenca Hidrográfica representa en sí misma un espacio con cierta capacidad de confinar determinadas especies de organismos que habitan en su interior, dado que sus límites, las elevaciones representadas por los divorcios de aguas, pueden constituir barreras para la movilización y la dispersión de algunos individuos. Del mismo modo, la conectividad de algunos procesos Biológicos, por ejemplo el acarreo de semillas por arrastre de lluvias, o la interacción de organismos acuáticos de aguas dulces, son altas al interior de una Cuenca Hidrográfica, y podrían ser bajas entre una y otra de éstas. Por ello, la historia de las redes Hidrográficas de la Amazonía nos da luces sobre la pasada conectividad entre las diferentes formaciones allí albergadas.

Uno de los Paradigmas explicativos de la Diversidad Biológica Neotropical propone que las barreras representadas por cursos de aguas aislaron especies y linajes, influyendo en los procesos de diversificación ocurridos en determinadas áreas, tal como se detalla en el **Capítulo 5** (pg. 237). Algunos estudios evidencian la influencia de las redes Hidrográficas en los patrones de distribución de organismos como las Aves, tal como se muestra en el **Recuadro 13-13**.

### Cuenca del Amazonas y su dinámica en el tiempo

La conformación de la actual cuenca del Amazonas es el resultado de un proceso de muy larga duración. Éste ha determinado la conectividad o aislamiento de subcuencas y sectores a lo largo del

tiempo. El escenario cambiante de estas redes Hidrográficas ha marcado el devenir de muchos de los linajes de organismos acuáticos, y otros cuya distribución es influenciada por las características de los cursos de agua.

Ejemplos de la influencia de estos cambios en los procesos de Evolución de algunos linajes de organismos se comentan en los **Recuadros 13-10 a 13-13**.

Algunas fases son reconocibles en el largo proceso por el cual el río Amazonas llegó a adquirir su moderna configuración, aunque no hay un consenso completo sobre la evolución exacta de los Sistemas acuáticos continentales, como se señaló al inicio de la descripción del Sistema Acuático Pebas.

#### **Fase de predominio Oceánico en la Amazonía, postrimerías del Mesozoico (65 Ma)**

Desde 65 Ma, en las postrimerías del Mesozoico, incursiones marinas alcanzaron reiteradamente la Amazonía, en la cual cubrieron áreas extensas. Una vasta Cuenca Hidrográfica, la del precursor del Amazonas, o PaleoAmazonas, se extendía entonces en ese territorio, coexistiendo con esta presencia Oceánica irregular. Las cabeceras de esta vasta cuenca ocupaban áreas tan distantes como las partes altas de los Escudos Cratónicos de Guayana y Brasil; también, territorios de Argentina y Chile, en una extensa red fluvial (Lundberg *et al.*, 1998).

#### **Fase del PaleoAmazonas-Orinoco (31-24 Ma)**

Al menos entre 31-24 Ma, a lo largo del Oligoceno, el flujo del PaleoAmazonas tuvo una tendencia Sur-Norte, e incluía las cuencas de los actuales ríos Amazonas, Orinoco, Paraná y Magdalena, las cuales se aislaron en diferentes momentos del tiempo, debido a eventos Geológicos influyentes. Algunos autores lo designan, en esta Fase, como el PaleoAmazonas-Orinoco, por integrar ambas cuencas.

En estos momentos iniciales del levantamiento de los Andes, la tendencia de flujo generalizada de sus afluentes era de Este-Oeste,

inversa a la actual, dado que el Arco de Purús impedía la trasposición de las aguas Amazónicas hacia el Atlántico (**Figura 22**, pg. 209). La amplia conectividad alcanzada por el PaleoAmazonas ha dejado una huella de especies y linajes comunes en las redes Hidrográficas suramericanas, cuya presencia ha perdurado luego de su separación (Lundberg y Chernoff, 1992; Lundberg *et al.*, 1998; Hoorn *et al.*, 2010; Mora *et al.*, 2010).

Entre 30-20 Ma, la activación del levantamiento de los Andes juega un rol crítico en la conformación de las características modernas de la red Hidrográfica del Amazonas (Thouret *et al.*, 2007; Antonelli *et al.*, 2010; Roddaz *et al.*, 2010).

### **Fase de predominio del Sistema Pebas (24-11 Ma)**

Hace unos 24 Ma, el Sistema Acuático Pebas habría adquirido predominancia como Sistema Hidrográfico Amazónico en el ámbito de la Amazonía Norte y Centro del Perú, superponiéndose al PaleoAmazonas (Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010; Bloom y Lov ejoy, 2011).

Hasta unos 16 Ma, el PaleoAmazonas discurría por un curso al Oeste de su posición actual, a lo largo del carril de tierras bajas en la franja SubAndina. Muchos tributarios de menor nivel, que en el presente fluyen con dirección Oeste-Este hacia el Amazonas, lo hacían en dirección inversa, pues el proceso de rellenado con sedimentos del ámbito se hallaba recién en sus momentos iniciales.

Entre 16-11 Ma, en la frontera Oligoceno/Mioceno, los niveles de precipitación pluvial en el flanco Este de los Andes se intensificaron, al igual que los volúmenes de escorrentía y el arrastre de sedimentos hacia la vertiente de Amazonía, completando mucho del rellenado de la llanura Amazónica.

### **Fase de flujo Oeste-Este y descarga al Atlántico (11 Ma en adelante)**

Alrededor de 11 Ma, el Arco de Purús fue traspuesto por el Amazonas; esto determinó la reorganización de su curso, ya flanqueado al Oeste por los Andes, en dirección Oeste-Este, hacia su actual punto de descarga en

el Atlántico. Se ha sugerido que, en todo este contexto, el levantamiento del Arco de Vaupés (**Figura 18**, pg. 195) podría haber sido un episodio de influencia crítica (Espurt *et al.*, 2010; Hoorn *et al.*, 2010).

Hacia 8-6 Ma, un conjunto de eventos, el levantamiento del Arco Geológico de Vaupés, entre el Escudo Guayanense y los Andes; el proceso de sedimentación y relleno de los territorios de bajura, sobre todo desde la vertiente Andina; el levantamiento de la Cordillera de Mérida en Venezuela, y el de la Cordillera Este de Colombia, cerraron el paso del PaleoAmazonas hacia el Caribe; todos estos cambios configuraron al moderno río Amazonas.

Hace unos 4 Ma, el levantamiento del Arco de Fitzcarrald hizo que el Amazonas alcanzara una de sus características más modernas, la separación de las SubCuencas de los ríos Ucayali y Madre de Dios. En el territorio peruano, se consolidaron dos redes Hidrográficas principales, que forman parte del Amazonas actual, una al Norte del Arco de Fitzcarrald, nutrida por los ríos Ucayali, Huallaga y Marañón; otra al Sur, constituida por los ríos Madre de Dios-Madeira. Este episodio habría determinado la separación de algunos linajes de organismos, como es el caso de Subespecies dentro de los Delfines de río suramericanos, que se comenta en el **Recuadro 13-10**.

A lo largo del Pleistoceno, hay señales de influencia de los ciclos Interglaciares, y las elevaciones del nivel Oceánico asociadas, en el curso medio y bajo del Amazonas, en territorio brasileño. La Napa Freática habría sido empujada hacia arriba concordantemente con esas elevaciones, determinando la formación, hasta unos 15,000 años atrás, de vastos sistemas lacustrinos a lo largo del curso del río, con un ancho de hasta 100 Km, abarcando el ámbito desde Manaus, hasta su punto de descarga en el Atlántico (Irion *et al.*, 1994).

### **Cuenca del Orinoco y su dinámica en el tiempo**

El proceso de escisión de Suramérica y África, culminado entre 98-93 Ma con la completa separación de ambos continentes, produjo tensiones Tectónicas, generando un conjunto de protuberancias en el margen Este suramericano, con un correlato simétrico en el continente africano. La presencia de éstas, también conocidas como **Megadomos**,



ha influido en la configuración de varios Sistemas Hidrográficos de la Costa Atlántica de Suramérica, que tienen cursos con tendencia centrífuga o circundante de esas prominencias, antes de descargar sus aguas al Atlántico (Cunha-Ribeiro, 2006). Los ríos Orinoco, São Francisco y Paraná son ejemplos de lo mencionado, como se aprecia en la **Figura 23** (pg. 224).

Entre 24-11 Ma, el Orinoco era parte del Sistema Hidrográfico del PaleoAmazonas, y su punto de descarga, en aquel entonces hacia el Caribe, estaba ubicado en el ámbito del actual Lago Maracaibo en Venezuela. Actualmente, la única conexión fluvial entre ambas cuencas está representada por el río Casiquiare, al SurOeste del Escudo Guayanense, el cual tiene ramales que fluyen hacia las cuencas del Orinoco y Amazonas, constituyendo una potencial vía de conexión para la Ictiofauna de ambas (Lundberg *et al.*, 1998; Winemiller *et al.*, 2008). Esto se observa en la **Figura 18** (pg. 195).

Hace unos 10-8 Ma, el levantamiento de la Cordillera Andina, particularmente en su tramo más norteño, y su influencia en las áreas adyacentes hacia el Este, así como el levantamiento del Arco de Vaupés, determinaron el divorcio de las aguas del Orinoco y los afluentes que se hallan hoy al NorOeste del Amazonas. Ríos como el Vaupés-Negro, el Caquetá-Japurá-Solimões, cuyos precursores habrían formado parte del PaleoAmazonas, con drenaje Sur-Norte, drenan actualmente con tendencia Oeste-Este. El Orinoco, a raíz de esta separación, adquirió su configuración Hidrográfica moderna, como una cuenca independiente con descarga hacia el Atlántico en el ámbito del territorio Delta Amacuro, al NorEste de Venezuela (Espurt *et al.*, 2010).

### **Cuenca del río Paraná y su dinámica en el tiempo**

Al igual que para el caso del río Orinoco, los Megadomos Geológicos mencionados, han tenido influencia en la tendencia de flujo del Sistema Hidrográfico del río Paraná, que discurre circundando dos de éstos, existentes en el margen Este del continente suramericano (Cunha Ribeiro, 2006).

Entre 53-30 Ma, el Paraná habría sido integrante de la Cuenca Hidrográfica del PaleoAmazonas; su curso tenía una tendencia de Sur a Norte, con cabeceras en las zonas altas de Argentina y Chile. La cronología de la desagregación del Paraná a partir del PaleoAmazonas está vagamente comprendida; se habría producido entre el Oligoceno e inicios del Mioceno, 30-24 Ma, como resultado de la elevación del sector Este del SubDominio Altiplano (Lundberg *et al.*, 1998; Hamilton *et al.*, 2001).

Como consecuencia del proceso mencionado, el Paraná adquiere su patrón Hidrográfico moderno, fluyendo de Norte a Sur; su punto de descarga actual es hacia el Atlántico, en el ámbito fronterizo Argentina-Uruguay, adyacente a las ciudades de Buenos Aires y Montevideo.

El cierre de la conexión entre el PaleoAmazonas y el Paraná habría fragmentado las poblaciones de algunos organismos que ocurrían en los territorios al Norte de Bolivia y Sur de Perú. En este sector sureño del país, igualmente, linajes de las tierras bajas habrían sido cargados por el levantamiento de los Andes hacia las actuales elevaciones cordilleranas. Un ejemplo está constituido por los peces del Género *Orestias* de las lagunas altoandinas, particularmente conspicuos en el lago Titicaca, que habrían derivado de ancestros Cyprinodontiformes presentes en las antiguas llanuras de ese territorio; *Orestias* está escasamente representado en las tierras bajas del río Urubamba y del Sur peruano actualmente (McKenna, 1973; Lundberg *et al.*, 1998; Schaefer, 2011).

**Tabla 7. Características del pasado y presente, Cuencas Hidrográficas principales de Suramérica.**

Basado en Lundberg *et al.*, 1998

<b>CUENCA HIDROGRÁFICA</b>	<b>AMAZONAS</b>	<b>ORINOCO</b>	<b>PARANÁ</b>
<b>Países con territorios actuales en la Cuenca</b>	Brasil Colombia Ecuador Perú Bolivia	Venezuela Colombia	Brasil Paraguay Argentina
<b>Curso - Dirección actual predominante</b>	O-E	O-E	N-S
<b>Curso - Dirección predominante, postrimerías del Mesozoico (100-65 Ma)</b>	S-N	SE-NO	S-N
<b>Punto de Descarga actual</b>	Belem, Brasil	Delta Amacuro, Guayana Venezolana	La Plata, Argentina
<b>Punto de Descarga, postrimerías del Mesozoico (100-65 Ma)</b>	Lago Maracaibo, Venezuela	Lago Maracaibo, Venezuela	Lago Maracaibo, Venezuela
<b>Conectividad con otras Cuencas, postrimerías del Mesozoico (100-65 Ma)</b>	Orinoco, Paraná	Amazonas, Paraná	Amazonas, Orinoco

## MATERIAL PARENTAL EN LA FORMACIÓN DE SUELOS Y SEDIMENTOS EN EL TERRITORIO PERUANO

En el escenario de la formación de los ambientes Ecológicos del Perú, los procesos Orogénicos y climáticos han influido en la formación de los suelos. A su vez, la naturaleza de éstos ha determinado en muchos casos las características de los Bosques y las comunidades vivientes establecidas sobre ellos.

El levantamiento de los Andes es reconocido también como un proceso que activó la exposición de elementos críticos para la fertilidad de los suelos, como el Fósforo, el Magnesio y el Hierro, propiciando su transformación, vía intemperismo, en nutrientes disponibles para las plantas, elevando la Productividad Primaria de algunos ambientes (Berner *et al.*, 2003).

### Material parental o Roca Madre

Uno de los componentes generatrices de las cualidades del suelo, es el material desde el cual este se forma, llamado parental, o roca madre. Tiene clara influencia en las características Edáficas de cada lugar, siempre que no haya sufrido un proceso de alteración de sus propiedades, o haya sido transportado hacia otro lugar.

### Material parental de origen Volcánico

Un primer tipo de material parental es el de origen volcánico; suele conformar suelos muy ricos. Se observa en zonas que han sido afectadas por vulcanismo, como es el caso de algunos sectores de los Andes. Dentro de este grupo se hallan los **Basaltos**, rocas de naturaleza ígnea y volcánica; tienen predominancia de Hierro. Los suelos de origen Basáltico son únicos en sus contenidos significativos de Fósforo en estado disponible para las plantas.

También, dentro de los materiales parentales de origen volcánico se observan **Piroxenos**, Silicatos ricos en Magnesio, Calcio, Sodio y Hierro, con los cuales se encuentran asociados frecuentemente los Basaltos. Finalmente, dentro de este mismo grupo, se encuentran las **Dioritas**, rocas ígneas en las cuales el Sílice se asocia a Calcio, Magnesio y Hierro. Todos los materiales parentales mencionados, del mismo modo que cualquiera de naturaleza ferromagnésica, suelen originar suelos con alta capacidad de soporte para la vegetación boscosa, ricos en nutrientes importantes para las plantas.

### **Material parental de origen Granítico**

Un segundo grupo está conformado por los materiales parentales formados a partir del **Granito**, roca ígnea de naturaleza ácida; por su contenido de Magnesio puede originar en suelos ricos, aunque con escaso contenido de Calcio. El Granito es una roca comúnmente observable a lo largo de los Andes peruanos.

### **Material parental de origen Cuarzítico y Silíceo**

Un tercer grupo corresponde a las **Cuarcitas** y **Rocas Silíceas**, las cuales normalmente tienen bajos contenidos de Magnesio, Potasio y Fosfatos. Este tipo de material parental es característico en el ámbito de los Escudos Geológicos situados al Este del territorio Suramericano.

### **Material parental de origen Calcáreo**

Las **Rocas Calcáreas**, incluyendo las **Dolomitas** y las piedras calizas, tienen contenidos elevados de Calcio, pero pueden ser deficientes en otros nutrientes, tales como Magnesio, Potasio y Fósforo. Este tipo de sustrato rocoso es observable en la región Andina del Centro del Perú.

## SUELOS TRASPORTADOS O ALUVIALES

En el territorio peruano, los suelos de muchos lugares proceden del acarreo desde puntos de origen a veces distantes. Estos suelos **Aluviales**, es decir transportados como sedimentos, se hallan presentes a lo largo de los valles de la Costa y Sierra, en las Mesetas AltoAndinas, y en grandes extensiones de la llanura de la Amazonía.

El volumen de sedimentos se refleja en los niveles de turbidez de las aguas que los transportan. Sus diferencias Geoquímicas, Mineralógicas y su riqueza en nutrientes tienen influencia en la fertilidad de los suelos y capacidad para soportar determinados tipos de vegetación. Por ello, pueden ser determinantes de la fisionomía y otras particularidades de las formaciones Ecológicas.

En la Amazonía, los suelos formados desde sedimentos ricos procedentes del Ande, transportados por aguas en las que se observa una alta turbidez, como los de la cuenca de los ríos Madre de Dios-Madeira, sostienen Bosques con características distintas a aquellos formados desde flujos con sedimentos escasos, transportados en aguas más claras, procedentes de material parental Silíceo, característico en el ámbito de los Escudos Cratónicos, como la región del Vaupés-Negro (Irion, 1985; Irion y Kalliola, 2010).

### **Suelos Aluviales de origen volcánico, ricos en nutrientes**

Los principales focos de vulcanismo existentes en los Andes han producido históricamente el aporte de material Basáltico y ceniza volcánica, los cuales son ricos en nutrientes como el Fósforo; han influido positivamente en la fertilidad de los suelos adyacentes a ellos, o interconectados por el flujo de las aguas que acarrear sus sedimentos.

El vulcanismo propio de la cadena volcánica del Chimborazo, situada en Ecuador, frente a la Cresta de Carnegie, tiene influencia en ambas vertientes de los Andes; se emplaza en zonas con clima Tropical lluvioso, y con fuertes posibilidades de rápida intemperización. Extiende su influencia al Ande y la Amazonía Norte del Perú; con esta

última se halla interconectada a través de las Cuencas Hidrográficas de los ríos Santiago, Pastaza y Napo. En estos últimos ámbitos, no obstante, existen condiciones anegadas en grandes extensiones, que limitan la capacidad de los suelos y de las formaciones vegetales asociadas.

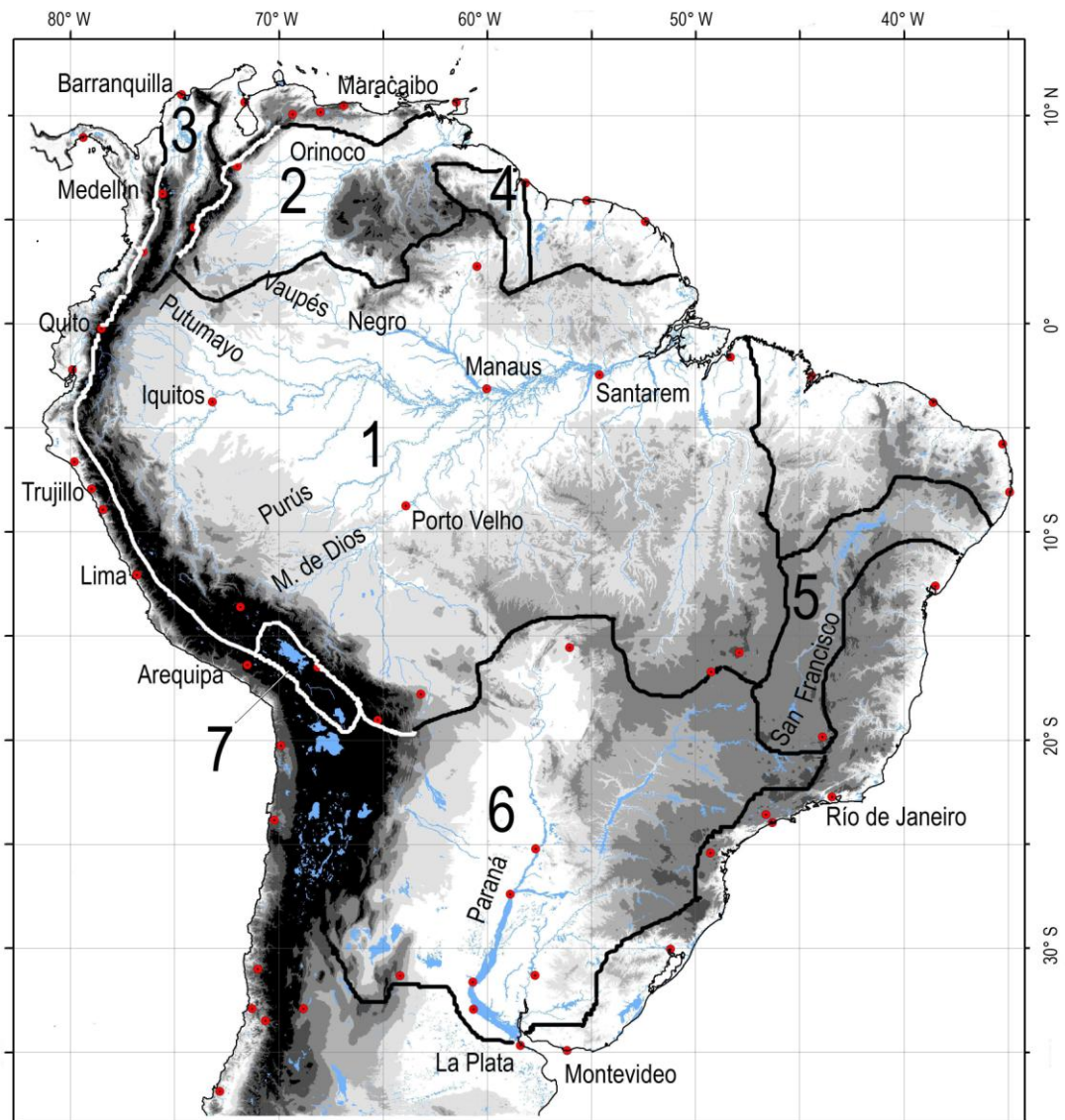
A lo largo del Mioceno (24-5 Ma), hubo marcada actividad volcánica en el Centro y Sur del Perú. Actualmente, esta se halla confinada al Departamento de Arequipa, en el flanco Oeste de la cordillera. Ese vulcanismo ha tenido como área de influencia un paisaje que se ha mantenido árido desde hace al menos unos 13 Ma (Hartley, 2003).

### **Suelos Aluviales de origen Cratónico**

En esta categoría se hallan los suelos conformados por sedimentos acarreados desde las áreas de los Escudos Cratónicos, muy antiguos y más pobres en nutrientes. Están constituidos por rocas cristalinas formadas en el Proterozoico-Precámbrico. En momentos anteriores al levantamiento de la cordillera Andina, estos sedimentos habrían sido predominantes como material acarreado por la erosión en muchas áreas de Suramérica; esto incluyó el territorio de la actual Amazonía peruana. El transporte de sedimentos Andinos hacia el Este, sobre todo luego de la intensificación en la erosión en esa vertiente 15-10 Ma, habría dado inicio a un período de depósito de suelos más fértiles en el ámbito SubAndino y la llanura de la Amazonía (Fine *et al.*, 2005; Argollo, 2006).

### **Suelos Aluviales asociados a aguas negras**

En la llanura de la Amazonía peruana se observan cursos de agua de color oscuro, de flujo lento, con escasa turbidez, como los existentes en la cuenca del río Nanay y el ámbito de la Reserva Nacional de Pacaya-Samiria. Se trata de aguas pobres en nutrientes, de naturaleza ácida y obscurecidas por el alto contenido de Taninos procedentes de la hojarasca caída desde el denso dosel arbóreo. Los Bosques en sus zonas de influencia pueden conformar una vegetación raquílica, conocida localmente como Tahuampa en la Amazonía peruana, o Igapó en Brasil, país en el que son característicos a lo largo del río Negro.



- 1 Cuenca del Amazonas
- 2 Cuenca del Orinoco
- 3 Cuenca del Magdalena
- 4 Cuenca del Essequibo
- 5 Cuenca del San Francisco
- 6 Cuenca del Paraná
- 7 Cuenca del Titicaca

Figura 23. Principales Cuencas Hidrográficas suramericanas.



**Recuadro 11****ASPECTOS DEL CLIMA DEL PASADO****11-1****SUMARIO PALEOCLIMÁTICO DESDE EL MESOZOICO-CRETÁCEO, 144 Ma,  
CON ESPECIAL REFERENCIA A SURAMÉRICA Y EL PERÚ**

En las líneas siguientes resumimos algunas nociones sobre el Paleoclima global, que son de interés para interpretar las formaciones Ecológicas existentes en el país. Hacemos notar que, pese a que estos rasgos del clima han sido documentados a escala del planeta, la interpretación de las condiciones microclimáticas en los variados espacios geográficos y ambientes del territorio Neotropical es muy impreciso, y dista mucho de ser satisfactoria (Vonhof y Kaandrop, 2010).

### **Mesozoico: Cretáceo, 144-65 Ma**

Desde 144 Ma y a lo largo del Cretáceo, el planeta habría experimentado episodios alternantes de elevación de la temperatura, algunos de los cuales acarrearían elevaciones Oceánicas al derretir grandes volúmenes de aguas de los casquetes polares. Particularmente, entre 110-85 Ma, durante el Cretáceo temprano, se produjo un umbral de elevación en los niveles de CO<sub>2</sub> atmosférico, que se relaciona positivamente con la temperatura global, y de precipitación pluvial incrementada, que no ha vuelto a ser posteriormente alcanzados. Como resultado de esto, zonas actualmente cercanas al Ártico, como Groenlandia y Alaska, se hallaban cubiertas de Bosques, que experimentaron un momento de máxima expansión (Peralta-Medina y Falcon-Lang, 2012).

En este mismo lapso, los casquetes polares se encontraban muy reducidos, y se produjeron elevaciones globales del nivel y volumen de las aguas Oceánicas, conocidas como **Eustáticas**, en promedio, 50-100 m encima del actual. Se sabe, no obstante, que ellas fueron alternantes con descensos subsecuentes. El territorio NorOeste de Suramérica habría sido húmedo a subhúmedo, aunque la franja costera desde el Sur del Perú a Chile ya poseía, posiblemente, condiciones semiáridas o áridas (Parrish, 1993, Clarke, 2006).

Alrededor de 67 Ma, se produce una significativa regresión Eustática en el nivel de las aguas Oceánicas, que contribuye a la evacuación de aguas marinas del continente suramericano, y la expansión de la tierra firme continental (Bloom y Lovejoy, 2011; Graham, 2011).

### **Cenozoico: Paleoceno a Mioceno, 65-10 Ma**

Hace 65 Ma, en la frontera Meso / Cenozoico, se desencadenó un intenso Cambio Climático Global, a efecto del cual se habría producido la Megaextinción que puso fin al linaje de los Dinosaurios. La hipótesis más aceptada sobre los hechos sucedidos postula que el impacto de un asteroide caído en la actual península de Yucatán, México, habría ocasionado un prolongado oscurecimiento de la atmósfera, promoviendo un declive de la temperatura y cambios dramáticos para la vida en el planeta. Sobre este particular hemos mostrado información en el **Recuadro 2**.

Entre los 58-55 Ma, se establece el **Óptimo Climático del Eoceno (OCE)**, caracterizado por temperaturas globales elevadas, mayores a las Tropicales actuales, y muy continuas. Se estima que en promedio, la temperatura excedió en 4°C a la actual, y la humedad era abundante. Estas condiciones tienen influencia en todos los continentes, favoreciendo la migración terrestre intercontinental; en este lapso, los Bosques Tropicales del mundo, en un escenario de elevada temperatura, mayor humedad y disponibilidad de CO<sub>2</sub>, habrían alcanzado una gran expansión (Aber *et al.*, 2001; Wilf *et al.*, 2003; Antonelli *et al.*, 2009; Graham, 2011; Jaramillo, 2012).

Hacia 40-30 Ma, el clima del planeta experimentó un descenso de temperatura. Asociado a éste, un incremento de la desertificación, y de las formaciones Ecológicas áridas y semiáridas. Hubo una masiva expansión de los casquetes polares; la temperatura del fondo marino experimentó un descenso en el rango de 4-5° C, y el extenso afloramiento de aguas refrigeradas desencadenó un enfriamiento global. Cambios en la composición de las comunidades de foraminíferos de las profundidades, evidencian varias extinciones masivas en los ambientes Oceánicos, con sobrevivencia de los organismos más adaptados a condiciones frías. Estos efectos habrían sido ocasionados por la separación Tectónica de Suramérica y Antártica. La brecha Oceánica formada entre los dos continentes habría promovido la corriente marina que fluye actualmente en dirección Oeste-Este entre ambos, la **Corriente Antártica Circumpolar**. Ella actúa como un obstáculo ante el acceso a las costas de Antártica de aguas cálidas, que se mueven de Norte a Sur en el Atlántico Meridional. Antártica, que durante su período de coalescencia con Suramérica había estado bañada por estas aguas procedentes de latitudes ecuatoriales, recibió entonces un flujo frío a lo largo de su margen Norte, refrigerándose, e iniciando la formación del casquete de hielo polar actualmente existente, contribuyendo al descenso en varios grados de la temperatura global (Liu *et al.*, 2009; Jaramillo, 2012).

Se ha hecho notar que, simultáneamente, habría ocurrido en este lapso un declive del CO<sub>2</sub> atmosférico, agudizando el decremento, ya notorio, de la temperatura global. Alrededor de 30 Ma, como resultado de estos eventos, se maximiza la expansión del casquete polar Antártico (Barret, 2003; Barnes *et al.*, 2006; Graham, 2011).

Aun así, para unos 30 Ma, hay evidencias de condiciones climáticas cálidas y húmedas aun prevalecían en la Costa Norte del Perú (Manchester *et al.*, 2012). Esto es coincidente con los hallazgos relacionados al Bosque Petrificado de Piedra

Chamana, mostrados en el **Recuadro 8**. Los ámbitos del Centro y Sur, habrían estado ya caracterizados por condiciones áridas (Hartley *et al.*, 2003, 2005).

Alrededor de 25-23 Ma, otro episodio de descenso de temperatura, e incremento asociado de la aridez, se habría reiterado en el Hemisferio Sur; habría estado relacionado al aumento en la separación de Suramérica y Antártica. Este suceso marcaría el inicio de una serie de pulsos de aridez con impacto notorio en la Costa Central y los Andes del Centro del Perú (Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Barret, 2003; Evenstar *et al.*, 2005).

Entre 15-10 Ma, se produce, nuevamente, un período de declive de la temperatura atmosférica, asociado a una expansión Glaciar, con efectos similares a los descritos en el párrafo anterior, y un notorio descenso de la temperatura del mar hacia el Ecuador. A nivel de todo el planeta, se habría reducido la humedad disponible para las masas de aire costeras, acarreado una agudización de la aridez en varios territorios suramericanos, como el SubDominio Altiplano, la Costa Central y Sur del Perú, y la Costa Central y Norte de Chile; la estacionalidad también se habría incrementado. Bajo estas condiciones, se produce una marcada expansión de las formaciones de Sabana (Alpers *et al.*, 1998; Gregory-Wodzicki, 2000; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001, Houston *et al.*, 2003; Rech *et al.*, 2006; Garzione, 2008; Jaramillo, 2012).

### **Cenozoico: Plioceno a Pleistoceno, 10-2 Ma**

A partir de 10 Ma, hasta 5 Ma, el proceso descrito líneas arriba se habría afianzado. El cambio en el patrón climático durante el lapso mencionado podría haber ido de la mano con el incremento de tormentas fuertes en la vertiente Este de los Andes, consolidando las características modernas de Hiperhumedad de los Bosques Montanos Nublados del flanco Este de los Andes peruanos.

Hacia unos 5 Ma, se sitúa el **Evento Mesiniano**, así llamado por las evidencias de éste halladas en las costas de Mesinia, península al Sur de Grecia. Ha dejado huellas de una regresión significativa, de hasta 50 m, en el nivel del mar. Se habría originado por la expansión Glaciar, y consecuente captura de aguas Oceánicas por congelamiento, sobre todo en el casquete Antártico. Es en este momento que la Corriente de Humboldt se habría consolidado como una corriente de aguas frías, incrementándose la aridificación del Altiplano, la de las costas Centro-Sur de Perú y Centro-Norte de Chile. Pese a todos estos cambios en la vertiente Oeste de los Andes, se ha interpretado que para este mismo período, el patrón de precipitación y temperatura en la Amazonía podría no haber diferido sustancialmente del actual

(Gregory-Wodzicki, 2000; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Kaandorp *et al.* 2005; Garziona, 2008; Mora *et al.*, 2010).

Hace unos 4-3 Ma, en el Plioceno medio, el clima global habría experimentado un moderado ciclo de calor, cuya influencia habría sido perceptible sobre todo hacia las latitudes más extremas, en las cuales un clima más abrigado podría haberse extendido. El efecto de este breve período cálido podría haber sido algo más tenue en los espacios ecuatoriales, y particularmente el territorio peruano (Thompson y Flemming, 1996).

### **Cenozoico: Pleistoceno, desde 2 Ma en adelante**

Desde hace unos 2 Ma, a inicios del Pleistoceno, se evidenciaron avances Glaciares asociados con un marcado enfriamiento de la temperatura global. Se estima que el 80% del Pleistoceno habría transcurrido bajo condiciones Glaciares (Rull, 2004).

Las Glaciaciones fueron de tal magnitud, que hay evidencias de su avance hasta áreas como Hawaii, situadas en latitudes próximas al Ecuador. Durante sus máximos episodios, volúmenes hasta tres veces los que conforman los casquetes polares actuales habrían quedado capturados en el hielo Glaciar. La cantidad de humedad atmosférica atrapada habría sido tan alta, que los ambientes terrestres, particularmente los costeros, y también el ámbito de la cordillera Central del país, se tornaron marcadamente más secos. Esto produjo colateralmente el descenso del nivel del mar, que en algunos casos disminuyó hasta 100 m en relación al observable actualmente (Simpson, 1974).

Lo mencionado tuvo un impacto significativo en la retracción, subsecuente re-expansión, y distribución de especies de Flora y Fauna. Las regresiones marinas habrían tenido cierto correlato en el sentido inverso a lo largo de los episodios Interglaciares, en los cuales se estima que las elevaciones Eustáticas del mar habrían alcanzado 120-230 m (Dillon *et al.*, 2003).

Marcando todo el Pleistoceno, casi una veintena de Glaciaciones afectarían al planeta. Los períodos Glaciares habrían sido particularmente largos, de unos 100,000 años de duración cada uno, determinando frío y sequedad, subseguidos de lapsos Interglaciares más cortos, de unos 10,000-20,000 años en promedio, con clima más cálido y húmedo, similar al clima moderno.

Gracias a los conceptos desarrollados por Milánkovitch sobre **Ciclos Climáticos**, y su interpretación, ha sido posible reconstruir de manera aproximada la cronología de ellos, y es ahora evidente que unos veinte episodios Glaciares marcaron el Pleistoceno, manteniendo la mayor parte de esta época bajo condición Glaciar. Esto contrasta con la antigua interpretación de cuatro grandes períodos, conocidos con los nombres de *Nebraska*, *Kansas*, *Illinois*, y *Wisconsin* (Graham, 2011).

Las formaciones Secas y Semisecas se habrían expandido a lo largo de los ciclos Glaciares, retrayéndose durante los cortos Interglaciares. Los eventos de Glaciación habrían sido complejos en el sentido de haber abarcado, en realidad, más de un lapso de expansión cada uno, con avances en irregulares, muchas veces caracterizados por retracciones y expansiones desuniformes de algunos de sus lóbulos. El Último Máximo Glaciar se habría producido 20,000-18,000 años atrás, y habría sido seguido por otro evento Glaciar de magnitud significativa hace unos 14,000 años, de acuerdo a la interpretación de columnas barrenadas en los Glaciares Andinos (Seltzer, 1990; Seltzer *et al.*, 1995).

Cómo se desencadenaron las Glaciaciones que marcaron el Pleistoceno es una interrogante aun no resuelta con claridad. Una explicación propuesta es que la activa Orogenia sucedida en este lapso, con el levantamiento de Cordilleras en varios puntos del planeta, habría expandido los espacios de enfriamiento, produciendo algo similar a un conjunto paneles de refrigeración. Otra causa plausible habría sido la consolidación de la barrera constituida por tierras centroamericanas extendidas sobre el nivel del mar, que habría reconfigurado el movimiento circulatorio de aguas en el Atlántico Norte, el cual robustecido, se convirtió en un potente carril de transporte de humedad Oceánica hacia el Ártico, desencadenando la expansión de hielo polar.

La expansión y retracción Glaciar se interpretan como procesos que, una vez gatillados, tienden a dar génesis a un ciclo de agudización intrínseca. En el caso del avance Glaciar, el cambio en el **Albedo**, al convertirse el hielo de la superficie terrestre en una blanca y altamente refractante capa en expansión, alimenta aun más el enfriamiento del planeta, empujando las condiciones globales en una espiral de enfriamiento. La situación inversa, es decir la retracción Glaciar, produce, por la misma razón, el efecto opuesto. De manera adicional, al expandirse los casquetes polares en dirección al Ecuador, cambiaron los patrones de algunas corrientes marinas. Por ejemplo, en el Atlántico Norte, las aguas cálidas acarreadas por las corrientes que recorren las costas de Norteamérica en dirección al Norte, se encontraron con una barrera siendo forzadas a desviarse más prontamente al Este, promoviendo el enfriamiento de zonas más sureñas (Stanley, 1989).

Los episodios de Glaciación habrían determinado descensos de temperatura cercanos a 12° C y 5° con relación a los promedios actuales, en el clima del Ande y la Amazonía, respectivamente. La interpretación de los efectos de esta disminución de temperatura en la vegetación es controversial. Los Biomas emplazados a elevaciones medias y altas sí habrían experimentado recambios dinámicos en sus especies, así como en sus rangos elevacionales, bajo el impacto de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (Cárdenas *et al.* 2011; Groot *et al.* 2011; Hooghiemstra y Van der Hammen, 2004). En las zonas bajas, aparentemente, los cambios no habrían sido tan notorios, o la cubierta vegetal se habría mantenido más o menos permanente. Estas ideas se encuentran comentadas, bajo la Teoría de los Refugios del Pleistoceno, en el **Capítulo 5**.

En cuanto a los patrones de precipitación pluvial de la Amazonía durante ese mismo período, la diversidad de las líneas de referencia, Palinología, registro Fósil, Estratigrafía, Sedimentología continental y Sedimentología marina, y la falta de una clara concordancia entre éstas, no permite aun una integración sólida, en cuanto a la alternancia y dimensión de los ciclos húmedos-secos, y sus implicancias para el mantenimiento de una cubierta vegetal permanente. Al parecer, el régimen de precipitación para la Amazonía peruana, podría haber sido bastante similar al actual (Vonhof y Kaandrop, 2010; Mora *et al.*, 2010).

## 11-2

### **LA ATMÓSFERA TERRESTRE Y EL PROCESO DE FORMACIÓN DE LOS PRIMEROS BOSQUES; DIVERSIDAD DE LA FLORA DE LOS BOSQUES NEOTROPICALES A TRAVÉS DEL TIEMPO**

#### **La Atmósfera terrestre y el proceso de formación de los primeros Bosques**

La vida en la Tierra y Océanos depende de la Atmósfera, y de la presencia de Oxígeno en ella. La envoltura gaseosa de la tierra conforma un escudo que protege a los organismos vivos de la plena radiación solar y otras influencias lesivas del espacio exterior, mediante la barrera conformada por la vital capa de Ozono, que bloquea el paso de los Rayos Ultravioleta del Sol. Adicionalmente, permite el encapsulamiento y retención de condiciones climáticas benignas,

proceso en el cual también son influyentes los niveles de otros gases, como CO<sub>2</sub> y Metano.

Durante los momentos iniciales de la historia de la tierra, en el PreCámbrico (4500-2500 Ma), ella carecía de Atmósfera, en el sentido de su moderna composición de gases; el Oxígeno tardó en ser formado, y consecuentemente, no había una capa de Ozono consolidada. Se hallaban presentes solamente Hidrógeno, Metano, gases Sulfurosos y CO<sub>2</sub>. En este escenario, era imposible el establecimiento y proliferación de la vida tal como ahora la conocemos.

El Oxígeno existente en la Atmósfera ha sido formado y acumulado en un largo proceso que ha desembocado en el predominio de los organismos Aeróbicos, quienes lo aportan a la Atmósfera mediante reacciones como la Fotosíntesis. Dado que no fue generado por las reacciones Químicas sucedidas en los albores de la historia de la tierra, su considerable volumen constituyó, por mucho tiempo, un acertijo para los científicos.

Entre 3000-2700 Ma, se habrían extendido en los espacios de interfase Tierra-Mar, colonias de **Cianobacterias** productoras de Oxígeno, en lo que es considerado el período más crucial en la historia de la tierra, luego de la aparición de la vida misma, por su rol crítico en la formación de la Atmósfera. Un tipo particular de remanentes sedimentarios PreCámbricos, los **Estromatolitos**, son interpretados como evidencia de vastas colonias de Cianobacterias con primigenia capacidad de Fotosíntesis (Canfield, 2005).

Una creciente presencia de Oxígeno habría sido activada particularmente en el Proterozoico temprano, unos 2300 Ma, durante el lapso conocido como el **Gran Evento de Oxidación**. Desde allí en adelante, no sólo moldearía las características de la vida Aeróbica; influiría también las reacciones Químicas ocurridas sobre la corteza terrestre, y consecuentemente, en el paisaje que observamos hoy en día (Holland, 2002; Canfield, 2005).

Hace unos 700 Ma, la disposición de las masas continentales por debajo del nivel del mar, coalescentes en Rodinia, el Supercontinente PreCámbrico, y el efecto de bloqueo que el emplazamiento de éste ejercía a la circulación de corrientes marinas capaces de regular la temperatura planetaria, habría acarreado un enfriamiento generalizado, expandiendo una capa de hielo de más de 1 Km de espesor sobre la superficie del Océano global, inhibiendo las posibilidades de desarrollo de la vida.

Las condiciones apropiadas para la conformación de la Atmósfera actual se establecieron recién hacia 570 Ma, en los albores del período Cámbrico, cuando la desagregación de Rodinia revirtió las condiciones antedichas, devolviendo el clima



cálido al planeta. Es entonces que se inicia la proliferación y diversificación a gran escala de organismos unicelulares, colonizadores de los Océanos, y gradualmente, de los medios terrestres, conocida como la **Explosión Cámbrica**, gatillando una masiva acumulación de Oxígeno (Holland, 2002).

Hace 300 Ma, durante el período Carbonífero, extendiéndose hasta el Pérmico, la presencia de Oxígeno en la Atmósfera alcanza un pico de 35%, mayor al 22% actual; esto se atribuye a la proliferación de las plantas vasculares en los escenarios terrestres. Es característica en este período la presencia de insectos gigantes, como Libélulas con longitudes de hasta 70 cm, que han perdurado en el registro fósil, y cuyas dimensiones son interpretadas como expresión de los altos niveles de Oxígeno entonces existentes (Brener *et al.*, 2003).

Los procesos mencionados habrían hecho posible la consolidación de la Capa de Ozono, y la presencia de climas calurosos y torrenciales, creando por primera vez las condiciones necesarias para el establecimiento y la expansión de Bosques. Éstos se hallaban inicialmente dominados por grupos primitivos de plantas arbóreas, como Equisetos y Licopodios de gran talla, conformantes del dosel, con un Sotobosque compuesto por Helechos, Hepáticas y Musgos. En Suramérica, la Flora de este período permite distinguir ensamblajes regionales diferenciados. En el Perú, en el Carbonífero temprano, se establece una Flora propia de climas temperados, en razón al emplazamiento latitudinal bastante más sureño del continente suramericano en ese momento del tiempo. Hay predominio de *Nothorhacopteris*, Género arbóreo con hojas similares a las de los Helechos, aunque con indicios de reproducción por semillas, por lo que su posición Taxonómica es aun controversial; al parecer cubrió áreas extensas (Lannuzzi y Rösler, 2000).

La presencia y expansión de las Forestas del Carbonífero consolidaría la formación de la moderna Atmósfera terrestre, y daría inicio al rol de los Bosques como eslabón crítico en el balance de los gases y el equilibrio del clima global. La extensión de condiciones pluviales y Tropicales en esos momentos favoreció también la extensión de los paisajes pantanosos, en cuyos espacios quedarían atrapadas masivas cantidades de la Biomasa Forestal, descomponiéndose en un proceso que resultaría en la metamorfosis de ésta hacia Carbón mineral, petróleo, y gas natural.

El paisaje de esas Forestas, no obstante, sería extraño a los ojos de quienes actualmente estudian el Bosque Tropical. Carecía de Plantas con Flores, con todas las implicancias que ello significa; no existía el despliegue de colores de sus corolas, ni sus fragancias, ni las Abejas, Mariposas, Picaflores y sinnúmero de otros animales vectores, que evolucionaron para asociarse a ellas, basando su supervivencia en aspectos de esa alianza, como la polinización.

Recién hace unos 140 Ma, la aparición de las Angiospermas irrumpiría en el escenario de los Bosques y otros Biomas, cambiando radicalmente los paisajes de la tierra, y trayendo consigo la diversificación multicolor de sus organismos asociados (Friis *et al.*, 2005; Crepet, 2008).

### **Flora y Diversidad de los Bosques Neotropicales a través del tiempo**

El Cretáceo, en el que fue saltante la supremacía de los Dinosaurios entre la Fauna terrestre, estuvo marcado por temperaturas muy altas, que se estiman en 7°C superiores a las actuales. En sus postrimerías, pese a que las plantas con flores ya estaban presentes en el planeta, la composición de la Flora y las características de los Bosques Neotropicales eran bastante diferentes de las modernas. Existían Forestas con una mixtura de grupos Botánicos de antigua data, como Cicadáceas, Helechos y Coníferas (*Araucaria*), entremezclados con Familias de Angiospermas actualmente visibles, como Anonáceas, Lauráceas y Piperáceas; estas plantas con flores, aunque presentes, no habían alcanzado todavía la predominancia actual. Los indicios sugieren que estos Bosques no tenían dosel denso y cerrado como el de la actualidad, ni la estructura multiestratificada que es ahora característica. Por ello, su efecto sobre el intercambio de gases con la atmósfera, y el clima, habría sido menos eficiente que el de los Bosques del presente, mucho más densos, con mayor capacidad fotosintética, y capaces de producir altos niveles de evapotranspiración, manteniéndose como un eslabón clave para el ciclo Hidrológico. Se ha estimado también que, comparativamente, los Bosques Neotropicales modernos participan en un 30% más, como generadores de las condiciones pluviales en la Amazonía actual (Boyce y Lee, 2010; Jaramillo, 2012).

A partir de la Frontera K / T, hace unos 65 Ma, el Bosque húmedo Tropical, definido por sus características de composición por grandes grupos de Flora, por su Fisionomía densa y de porte alto, y por su estructura en varios estratos, habría iniciado su predominio en el Neotrópico. Desde este momento se observa, además de los grupos arbóreos característicos, la abundancia de Lianas y otras plantas que contribuyen a su estructura compleja, como Bignoniáceas y Menispermáceas. En estos momentos, también, hacen su aparición en tierras suramericanas las Leguminosas, componente emblemático del estrato arbóreo de los Bosques húmedos Neotropicales (Jaramillo, 2012).

Para los inicios del Óptimo Climático del Eoceno, 58 Ma, la Diversidad de la Flora Neotropical en algunos sectores habría sido muy alta, excediendo a la actual, de acuerdo a estudios de Polen y otras evidencias (Davis *et al.*, 2005; Jaramillo *et al.*, 2006, 2010).

Hacia 37 Ma, simultáneamente al enfriamiento global se inicia en ese lapso, los registros reflejan una Flora Boscosa cuya riqueza en especies va en declive hasta el Mioceno, 24-5 Ma, momento en el cual la temperatura se vuelve a elevar. A partir de 24 Ma, la Tierra experimenta también marcados pulsos de aridez en muchos territorios, en los cuales prolifera y se Diversifica la vegetación seca, incluyendo Pastizales, Savanas y Bosques Xerófilos de diversa índole. Formaciones como los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos, se habrían extendido y consolidado desde estos momentos.

Desde unos 2 Ma, los eventos de Glaciación que caracterizaron al Pleistoceno parecen haber impactado en la Diversidad de la Flora Boscosa de las bajuras Neotropicales en un nivel menor que los eventos anteriormente descritos, y con un patrón espacialmente heterogéneo (Jaramillo *et al.*, 2010b).

### 11-3

## CICLOS CLIMÁTICOS DE MILÁNKOVITCH Y LA DATACIÓN DE LAS GLACIACIONES

El matemático Serbio Milutin Milankovitch (1879-1958) integró al estudio del Paleoclima, particularmente en referencia a los últimos 2 Ma, la influencia crítica de los cambios orbitales de la tierra, por los cuales nuestro planeta se acerca o aleja del Sol (Milankovitch, 1920). Sus estudios, en este sentido, aclararon la existencia de Ciclos; los períodos Glaciares e Interglaciares ocurridos durante el Plioceno-Pleistoceno y el Holoceno, habrían correspondido mayormente con los Ciclos Climáticos de Milankovitch, a la luz de los cuales resultan claramente interpretables (Berger, 1998).

De acuerdo a estos conceptos, los cambios en la excentricidad, oblicuidad, y precesión orbitales, han tenido influencias en el Paleoclima, determinando períodos relativamente largos, con duración de unos 100,000 años, caracterizados

por el declive en las temperaturas del planeta, generando la expansión de los casquetes de hielo Polar. También, otros más cortos, de 41,000 y 23-18,000 años, relacionados a incrementos en la temperatura, correspondientes a los períodos Interglaciares. Adicionalmente a estos ciclos de larga duración, otros más puntuales y localizados podrían haberse sumado, potenciando los períodos fríos o de clima benigno (Barnes *et al.*, 2006).

Los ciclos mencionados han tenido impacto en la distribución de los organismos vivientes, los cuales han expandido sus territorios durante los lapsos con condiciones benignas, y los han retraído hacia refugios durante los momentos de clima severo. La evidencia de este estrechamiento en las distribuciones de muchas especies es bastante clara para el caso de ambientes temperados del Hemisferio Norte; en el caso de las zonas Neotropicales es, sin embargo, más tenue (Hewitt, 1996; Pettit *et al.*, 1997; Tzedakis *et al.*, 2002; Taberlet y Cheddadi, 2002, 2009; Petit *et al.*, 2003; Rull, 2004; Carstens y Nobles, 2007).

## **5. PARADIGMAS EXPLICATIVOS DE LA CONFORMACIÓN DE LOS BIOMAS Y LA MEGADIVERSIDAD NEOTROPICAL**



La Diversidad Biológica existente en los territorios Neotropicales es la más alta del planeta, y comúnmente explicada como el resultado de la conjunción de varios factores del presente, tales como los Bioclimáticos, Edáficos, etc.

Si bien es cierto, estos son determinantes de la existencia de algunos de los niveles de Biodiversidad observables, como por ejemplo la Diversidad Alfa, los ensamblajes de especies presentes en cada Bioma y su riqueza difícilmente pueden ser comprendidos de manera integral solamente a la luz de estos factores. Más importante aún, el contenido de especies endémicas o únicas presentes en ciertos espacios, y sus tendencias al futuro, no pueden ser explicados sin conjugar el presente con el contexto histórico, lo ocurrido en el pasado.

Algunas preguntas sobre los niveles de Diversidad Biológica, los ensamblajes de especies presentes, y la singularidad de éstos en determinadas zonas del Neotrópico, han sido respondidas por diferentes autores enfatizando eventos y contextos del pasado Geológico y Bioclimático, que han devenido en las condiciones que observamos en la actualidad.

Mencionamos en las líneas siguientes, Teorías y Paradigmas, o hipótesis, que han sido empleados para explicar los niveles y patrones de distribución de la Diversidad Biológica de diferentes grupos de organismos existentes en los Trópicos. Algunos de ellos tienen escala planetaria; otros se centran en regiones notables por su Megadiversidad, como el Neotrópico; finalmente, existen también explicativos enfocados en subáreas particulares. Mayormente, hacen énfasis a eventos sucedidos a partir del tercio final de la Era Mesozoica, hace unos 120 Ma, momentos en los cuales se concatenaron una serie de cambios con implicancias críticas en la formación de los ambientes y la Biodiversidad existente en los territorios el Nuevo Mundo.

Muchos de los Paradigmas actuales son motivo de controversia; pese a que ellos no son necesariamente excluyentes unos de otros, en la literatura se observan corrientes de investigadores que enfatizan fuertemente algunos, y otros que los denostan. No obstante estos esfuerzos de interpretación y síntesis, nuestro conocimiento y respuesta a las interrogantes que rodean los orígenes, distribución y procesos Biogeográficos que han regido la Diversificación de organismos vivientes en las zonas Tropicales es aun imperfecto.

## PARADIGMAS DE ESCALA GLOBAL

### BOSQUES TROPICALES COMO ENTORNOS ESTABLES

El Paradigma de la estabilidad fue en algún momento un explicativo ampliamente aceptado de la elevada Diversidad Biológica existente en los Bosques Tropicales. Propone que ella resulta de la inalterabilidad que habría imperado en estos ámbitos a lo largo del tiempo, pues se trataría mayormente de ambientes sin oscilaciones Bioclimáticas significativas. Ello habría favorecido muy bajas Tasas de extinción, y una acumulación progresiva de linajes de plantas y animales. Los procesos de especiación habrían estado más bien comandados por la competencia entre especies, bajo una condición ambientalmente favorable; ello habría conducido a la especialización de organismos en una miríada de nichos diferenciados.

La hipótesis de la estabilidad como motor de Diversificación en zonas Tropicales ha recibido menor énfasis en décadas recientes, debido a la integración de información Geológica y climática, que muestra que muchas de las áreas involucradas han estado sometidas a una intensa dinámica.

No obstante, hay indicios de que, en un sentido general, áreas con formaciones naturales extensas y estables podrían, efectivamente, albergar un mayor número de especies. A la luz de los postulados y hallazgos relacionados a la Teoría de las Islas, aquellas de mayor tamaño tienden a contener más especies que las pequeñas. Se ha observado que la riqueza de especies en diferentes tipos de Bosque, analizada en una escala global, guarda correlación con la extensión y estabilidad que éstos han tenido a lo largo del tiempo. Particularmente, la Diversidad Biológica en los Bosques Tropicales guardaría relación con el hecho que ellos han ocupado vastas áreas a lo largo del Cenozoico, período durante el cual los niveles de extinción han sido relativamente bajos, y las oportunidades de especiación han sido altas (Fine y Ree, 2006; Mittelbach *et al.*, 2007).



## PARADIGMA TECTÓNICO Y DEL GRAN INTERCAMBIO BIÓTICO (GIB)

Este Paradigma se centra en el contexto de la Deriva Continental (Wegener, 1915), y particularmente, en el proceso de desagregación del Protocontinente Pangea desde unos 100 Ma, cuando los continentes se acercaban a su configuración actual, y grupos de plantas y animales modernos, como las Plantas con Flores y los Mamíferos, se hallaban ya sobre el planeta. Varios conceptos forman parte integrada de este Paradigma, y los relatamos a continuación. Los **Recuadros 13-1** y **13-14** contienen ejemplos ilustrativos.

### Dominios originarios de Biota

Hace unos 100 Ma, diferentes sectores habrían contenido **Dominios de Biota** originarios, caracterizados por determinados linajes de Flora y Fauna, en el escenario de una Pangea que se dividía. Plantas y animales de estos Biomas habrían estado originalmente centrados en estas regiones, y habrían migrado posteriormente a través de corredores, regidos por los cambios climáticos, perdurando como especies o linajes con orígenes reconocibles.

Algunos de los más importantes **Dominios Florísticos**, con influencia en la conformación de la Flora suramericana, habrían sido, (1) **Holártico**, emplazado en la porción norteña de Laurasia; (2) **BoreoTropical**, que comprendía Eurasia, al Norte del mar de Tethys, incluyendo una Subzona Tropical, y otra Templada; (3) **Oeste de Gondwana**, que incluía los territorios aun coalescentes de Suramérica y África, los cuales consumarían su separación alrededor de 93 Ma (**Figura 9**, pg. 145); (4) **Austral-Antártico**, incluyendo los ambientes templados y fríos del extremo Sur de Gondwana, que contenían originalmente a Suramérica, Antártica y Australia reunidas (**Figura 24-3**, pg. 245), las cuales se separarían posteriormente, en un proceso que dividiría Suramérica y Antártica hace unos 37 Ma; (5) **Anfipacífico**, conformado por un Bioma en el margen de los continentes que circundan al Océano Pacífico, comprendiendo varias Subzonas, cálida, templada y fría

(Raven y Axelrod, 1975; Van der Hammen, 1989; Axelrod *et al.*, 1991; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2011)

### **Puentes terrestres intercontinentales**

En ese contexto, cobran especial importancia las conexiones terrestres que se forman entre una y otra Placa Tectónica, pues constituirían los Puentes intercontinentales que habrían permitido el paso de plantas y animales de uno a otro territorio, y el trasvase de especies de un Dominio de Biota hacia otro, en momentos precisables de la historia Geológica. Ellos adquieren especial significado a la luz de condiciones climáticas, en algunos casos benignas, en sus correspondientes ámbitos.

Por ejemplo, alrededor de los 58-55 Ma, se produce el período conocido como **Óptimo Climático del Eoceno (OCE)**, caracterizado por la generalización de temperaturas globales Tropicales; durante este lapso los Bosques Tropicales habrían alcanzado su máxima expansión, favorecidos también por una alta humedad y disponibilidad de CO<sub>2</sub> (Aber *et al.*, 2001; Wilf *et al.*, 2003; Antonelli *et al.*, 2009, Graham, 2011). Este momento de expansión de clima Tropical, que antecede por unos 20 Ma al establecimiento de un clima global más frío y seco, habría brindado la oportunidad a muchos linajes de seres vivos para la migración entre continentes.

En los párrafos siguientes, hacemos un recuento de los Puentes intercontinentales que habrían tenido un significado especial en el proceso de génesis de la Flora y Fauna del territorio peruano, pues habrían permitido el arribo de linajes de variadas procedencias a Suramérica, y particularmente hacia el Perú (Van der Hammen, 1974, 1982, 1985, 1989; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Antonelli *et al.*, 2009; Pennington y Dick, 2010). Con el paso del tiempo, algunas de estas vías habrían sido erosionadas, y la migración a través de ellas se habría atenuado hasta quedar completamente imposibilitada; en otras, se habrían elevado y consolidado sobre el nivel del mar.

Se ha hecho notar que la consolidación de estos Puentes de migración hacia tierras Suramericanas, se refleja en registros de enriquecimiento de la Biota local subsecuentes en el tiempo, que corresponderían a la

adición de conjuntos de plantas y animales migrantes (Hooghiemstra *et al.*, 2002).

La agregación de linajes de diversas procedencias, que se suman en algunos espacios arribando por corredores desde áreas lejanas, habría incrementado los niveles de Diversidad Biológica existentes. Un ejemplo de esta situación estaría representado por el espacio de los Andes Tropicales, que habrían sido el punto de encuentro de linajes procedentes de varios Biomas periféricos (Hooghiemstra *et al.*, 2002; Van de Hammen y Hooghiemstra, 2001; Van der Hammen, 1974, 1982, 1985, 1989).

### **Puente de África a Suramérica vía el Atlántico**

Hace unos 112 Ma, África y Suramérica, que habían formado parte de un Protocontinente común, Gondwana, se hallaban en proceso de desagregación. En el lapso entre 98-93 Ma, su separación se completa (Cunha Ribeiro, 2006).

Si bien es cierto, la separación de África y Suramérica se había consumado en los momentos antedichos, el distanciamiento entre ambos continentes se habría acrecentado de modo paulatino, permitiendo la dispersión entre costas por un largo tiempo. Adicionalmente, se ha sugerido que al menos hasta hace 55 Ma, el cruce transoceánico entre ambos continentes habría sido posible para algunas plantas y animales, vía un sistema de arrecifes que ofrecían una ruta discontinua, pero practicable (Coney, 1982). Esta modalidad de migración ha sido documentada, por ejemplo, para algunas Palmeras, y varios grupos de plantas arbóreas (Morley, 2000, 2003, Dransfield *et al.*, 2008).

### **Puentes desde Laurasia a Norteamérica: Behring y Norte Atlántico (Thule)**

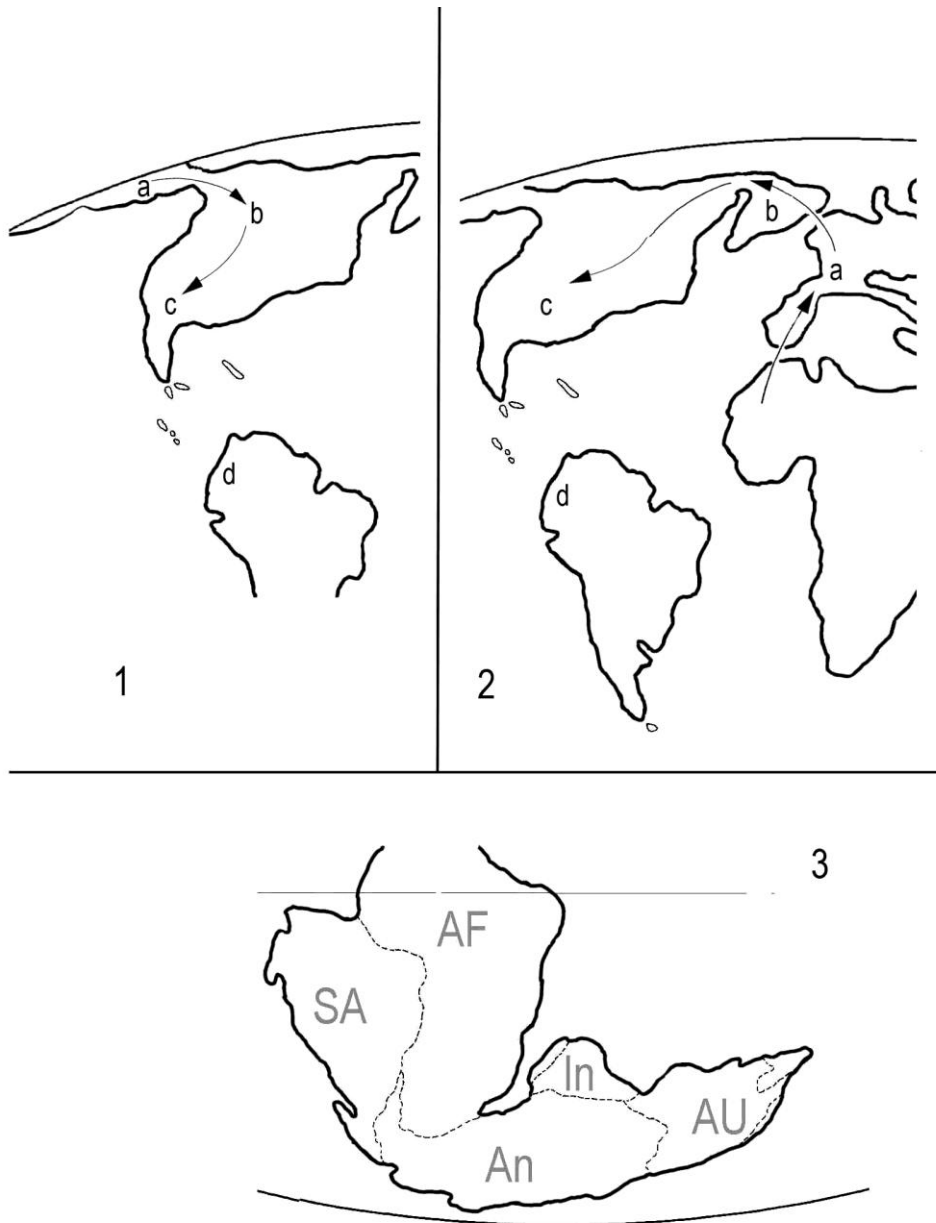
Luego que Suramérica se separa de África, y a lo largo del lapso en que Centroamérica aun no se había levantado sobre el nivel del mar, el Viejo Mundo permaneció conectado a Norteamérica a través de las tierras Septentrionales de Laurasia, es decir los territorios emplazados al Norte de Europa y Asia. La conectividad fue ultimadamente posible por dos Puentes terrestres, uno correspondiente al estrecho de **Behring** en el Oeste de Alaska, y otro NorAtlántico, en **Thule**, al

NorOeste de Groenlandia (Antonelli *et al.*, 2009). Esto se muestra en la **Figura 24** (pg. 245).

Entre 50-30 Ma, el Puente de Behring habría permitido un activo acceso de organismos desde Asia a Norteamérica. Habría tenido relevancia especial facilitando el paso de plantas y animales asiáticos. Uno de los grupos que habría migrado por esta ruta desde Asia a Norteamérica, arribando ultimadamente a Suramérica, es el de los Camélidos, cuyo linaje descendiente Americano es un componente emblemático de la Biota del Ande del Perú; otro, el de los Tapires (Ashley *et al.*, 1996; Salas-Gismondi *et al.*, 2003). Sobre el último se desarrolla información en el **Recuadro 13-9**. Dentro de las plantas, serían ejemplos procedentes del Bioma Holártico situado en los extremos al Norte de Asia y Norteamérica los árboles de Aliso, *Alnus*, y los Nogales, *Juglans* (**Figura 25**, pg. 247), cuya presencia es característica en el territorio Andino de hoy (Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001).

Hasta 54-35 Ma, el Norte de Africa y Europa se hallaban bajo condiciones cálidas, comparables a las del trópico actual; el Bioma **BoreoTropical**, allí emplazado, se hallaba poblado por plantas que no sobrevivían a condiciones de helada, lo cual habría condicionado su empuje migrante hacia territorios ecuatoriales, conforme la temperatura del planeta fue decreciendo (Antonelli *et al.*, 2009; Pennington y Dick, 2010).

Debido a la conexión representada por el Puente de Thule, organismos de este Bioma se habrían dispersado hacia Norteamérica, arribando primero a sus tierras más norteñas. Posteriormente, en la medida que eventos Glaciares se fueron extendiendo desde los Polos hacia el Ecuador, se desplazarían hacia el extremo Sur de las tierras norteamericanas, desde donde habrían cruzado rumbo a Suramérica, a medida que Centroamérica se fue consolidando como un territorio sobre el nivel del mar (Morley, 2003).



**Figura 24.** Rutas terrestres intercontinentales. En momentos como el Óptimo Climático del Eoceno, unos 58 Ma, animales y plantas se habrían desplazado entre Puentes continentales, **1** De Asia (a) vía el Estrecho de Behring, a las zonas norteñas de Norteamérica (b). **2.** Organismos del Bioma Boreotropical habrían migrado desde África hacia Eurasia (a), y a través del Puente NorAtlántico, Thule, hacia Groenlandia (b); posteriormente al extremo norteño de Norteamérica. En ambos casos, bajo el influjo de expansiones Glaciares posteriores, habrían migrado a las zonas sureñas de Norteamérica (c), y ulteriormente, a Suramérica (d) al levantarse el territorio Centroamericano. **3.** Durante el Mesozoico se observa la coalescencia de Suramérica (SA), África (AF), Antártica (An), Australia (AU) e India (In). La unión de algunos de estos continentes se mantuvo hasta momentos bastante posteriores, determinando la integralidad de su Biota.

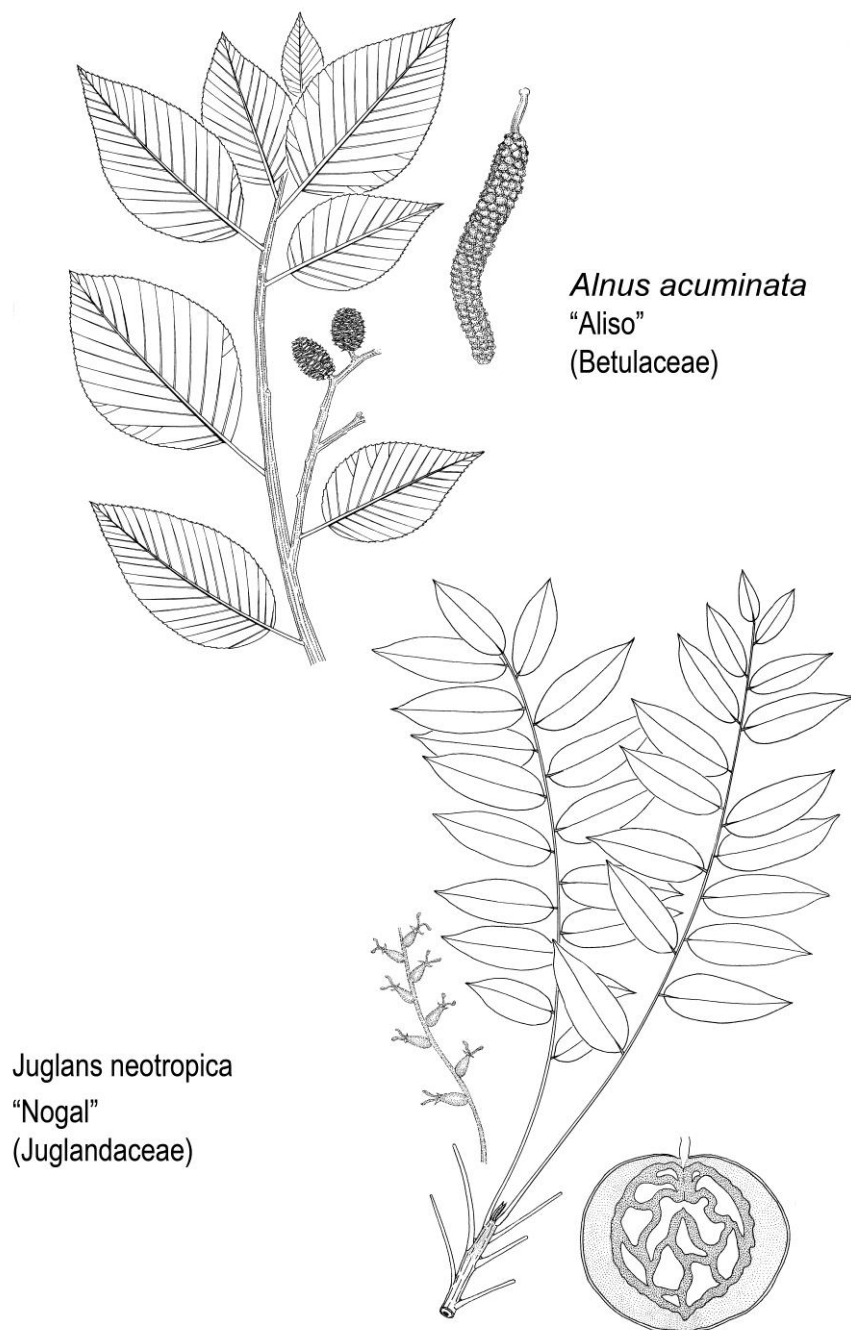
Hace unos 40 Ma, el puente de Thule habría quedado sumergido en el Océano (Lavin y Luckow, 1993; Antonelli *et al.*, 2009).

Ejemplos de linajes Boreotropicales migrantes por esta vía hacia la zona Andina y al Perú serían el del árbol de la Quina, *Cinchona* (Antonelli *et al.*, 2009), los árboles de *Magnolia*, de los cuales hay algunos representantes nativos en el Ande del Perú (Reynel *et al.*, 2007, Reynel, 2012); *Anacardium*, los árboles Amazónicos productores de la Nuez de Cashew (Manchester *et al.*, 2007), y líneas de varias otras familias arbóreas importantes, como Annonáceas (Richardson *et al.*, 2004), Burseráceas (Weeks *et al.*, 2005), Lauráceas (Chanderbali *et al.*, 2001), Melastomatáceas (Renner *et al.*, 2001), Meliáceas (Muellner *et al.*, 2006), Moráceas (Zerega *et al.*, 2005), y Sapotáceas (Smedmark y Anderberg, 2007). Algunas de estas plantas se muestran en la **Figura 26** (pg. 249).

#### **Puente de Norteamérica a Suramérica: ProtoAntillas, Promontorio de Aves e Istmo de Panamá; El Gran Intercambio Biótico (GIB)**

La conexión entre Centroamérica y Suramérica ha resultado de un proceso Geológicamente complejo y de larga duración. Ha tenido lugar por la interacción de seis Placas Tectónicas que ha atravesado diferentes estadios de organización, con protagonismo de las Placas del **Caribe**, situada al Norte de Suramérica, y la de **Cocos**, emplazada al NorOeste Suramericano. Estas dos, adicionalmente, han tenido contacto y se han confrontado con las de Nazca, Suramérica, del Pacífico, América y África, las cuales las rodean por distintos flancos (Coney, 1982). Esto se observa en la **Figura 13** (pg. 163).

Al consolidarse el último tramo de este Puente, el Istmo de Panamá, se habría producido un significativo trasvase de plantas y animales entre los territorios de Norte, Centro y Suramérica. Este episodio es conocido como el **Gran Intercambio Biótico**, GIB (Webb, 2006).



**Figura 25.** Linajes de plantas arbóreas peruanas con origen en el Bioma Holártico.

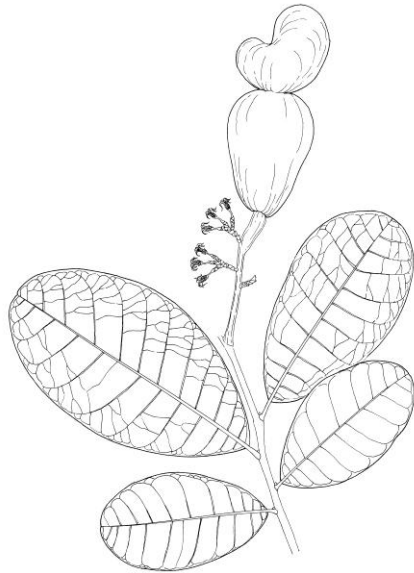
El actual territorio centroamericano contiene tres grandes tramos o Bloques Geológicos, de Norte a Sur, **Maya**, abarcando desde el Norte del Estado de Chiapas en México hasta la falla de Motagua, al Sur de Guatemala; **Chortis**, desde esta última hasta la falla de Santa Elena, al Sur del gran Lago de Nicaragua, y **Chorotega**, entre ésta y el Canal de Panamá (Donnelly *et al.*, 1990). El basamento al Norte del Bloque Maya está Geológicamente comprendido en el territorio norteamericano.

Entre 120-100 Ma, de acuerdo a la interpretación de algunos autores, y entre 85-75 Ma, bajo la de otros, habría existido ya cierta conexión Biótica, vía una fragmentaria cadena de islas volcánicas rodeadas por mar, o porciones de tierra firme dispersas entre Norte y Suramérica. Ellos habrían podido cruzar el Océano "saltando islas". La elevación progresiva de territorios habría formado promontorios y crestas sobre el nivel del Océano, acortando las distancias factibles de trasponer. Arcos de islas volcánicas acrecentaron la conexión, discontinua pero posible para varios grupos de plantas y animales. Hacia 55-34 Ma, esta conexión se habría expandido, permitiendo un paso todavía restringido (Iturraldi-Vinent y McPhee, 1999; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Pennington y Dick, 2004; Sempere *et al.*, 2008).

En el proceso de elevación sobre el nivel del mar, territorios de Norteamérica involucrando México hasta el Norte de la península de Yucatán, antecedieron en su levantamiento a los del resto de Centroamérica, las Antillas y el Istmo de Panamá. En un segundo momento, las Antillas mayores se habrían emplazado cercanas a Norteamérica y México, con los cuales habrían tenido posibilidad de intercambio (Coney, 1982).

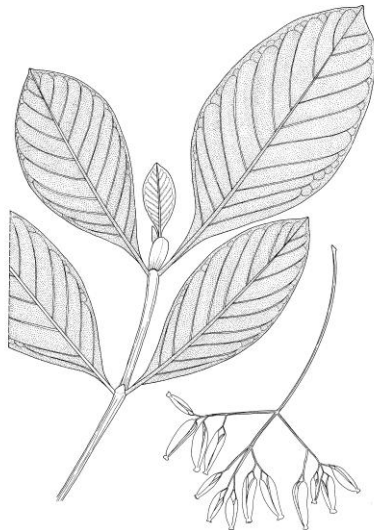
Entre 35-33 Ma, se levantan sobre el nivel del mar los rudimentos de las Antillas Mayores y el **Promontorio de Aves**, o **Aviano**, una cadena de arrecifes o islas entre éstas y el NorEste Suramericano. Centroamérica al Sur de México, Jamaica y las Antillas menores, representarían elevaciones posteriores. Los primeros dos territorios tendrían mayor relación con México como procesos Geológicos. Los levantamientos del Puente o Istmo de Panamá, y del extremo NorOeste del continente Suramericano, consolidaron la conexión vía tierra firme de Norte y Suramérica (Coney, 1982; Iturraldi-Vinent y McPhee, 1999; Antonelli *et al.*, 2009).





*Anacardium occidentale*  
"Cashew"  
(Anacardiaceae)

*Guarea kunthiana*  
"Requia"  
(Meliaceae)



*Cinchona pubescens*  
"Quina", "Cascarilla"  
(Rubiaceae)

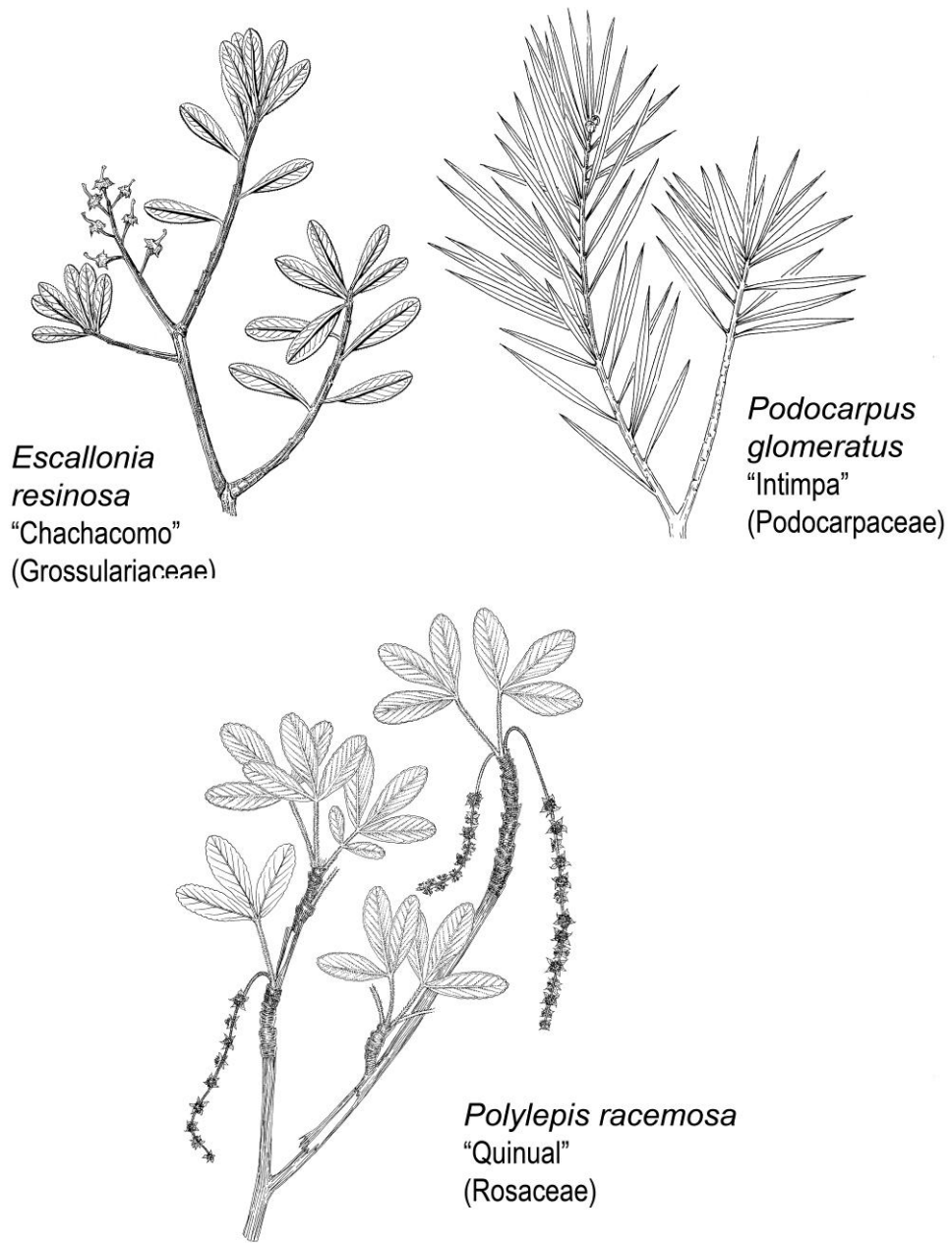
**Figura 26.** Linajes de plantas arbóreas peruanas con origen en el Bioma Boreotropical.

Había existido cierto consenso sobre que entre 5-3 Ma se habría producido la consolidación final del Puente continuo entre Norteamérica y Suramérica, con el levantamiento del Istmo de Panamá (Briggs, 1995). No obstante, reevaluaciones en el plano Geológico, están retando esta noción, y sugieren que lo mencionado podría haber tenido lugar en un momento bastante anterior, a inicios del Mioceno, 24-15 Ma, o incluso desde las postrimerías del Eoceno, 37 Ma, por un lapso prolongado hasta al menos inicios del Mioceno, 24 Ma; estudios Filogenéticos son coincidentes con esta cronología. Dichas interpretaciones refuerzan la posibilidad de un prolongado y relativamente antiguo intercambio Biótico entre Norte y Suramérica (Farris *et al.*, 2010; Chakrabarty y Albert, 2011; Farris *et al.*, 2011; Montes *et al.*, 2012a, 2012b).

Se ha sugerido que la intensidad de la migración producida entre las dos áreas ultimadamente conectadas, Panamá y el Norte de Suramérica, se refleja en el alto porcentaje de especies en común presente entre estas dos zonas; ellas comparten el 61% de su Flora (Dick *et al.*, 2005; Pennington y Dick, 2010).

Al consolidarse la ruta descrita se produjo, del mismo modo, la dispersión de organismos desde Suramérica hacia Centro- y Norteamérica, es decir en dirección contraria, Sur-Norte; evidencias de ello han sido halladas en plantas de la Familia Malpigiáceas; también, en el Género arbóreo Amazónico al que pertenecen las Carahuascas, *Guatteria*, así como en algunos grupos de Insectos Coleópteros (Davies *et al.*, 2002; Davies *et al.*, 2004; Erkens *et al.*, 2007; Pennington y Dick, 2010; Donato *et al.*, 2003).

Este episodio, a la par, cerró definitivamente la conexión marina Pacífico-Atlántico, que había propiciado la existencia de una Fauna acuática común entre los dos Océanos, hecho reflejado en el registro Fósil de peces del NorOeste peruano, como Tiburones y Rayas ancestrales con afinidades Atlánticas (Apolín *et al.*, 2004).



**Figura 27.** Linajes de plantas arbóreas peruanas con origen en el Bioma Austral-Antártico.

## Puentes de Antártica y Australia a Suramérica

Entre 37-32 Ma, Suramérica, que aun se hallaba unida a Antártica, se separó de este territorio (Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Graham, 2011). Hasta esos momentos, el paso de plantas y animales por vía terrestre entre ambos continentes fue posible, sobre todo a través del sector del Pasaje de Drake, donde se unía el Cabo de Hornos del continente suramericano, con los territorios Antárticos. Actualmente, la separación entre ambos continentes en ese punto es más de 800 Km.

Durante los momentos anteriores a la desagregación de Suramérica, Antártica y Australia, el conjunto de estos territorios habría constituido un Dominio de Biota bien definido, el **Austral-Antártico**, con una Flora propia (Crisci *et al.*, 1991; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001).

Se ha documentado cierta integralidad Biogeográfica entre los territorios Australes de Suramérica y las zonas Altas de los Andes, en cuyos climas fríos las especies australes habrían encontrado entornos parecidos a aquellos de donde eran oriundas; esto se evidencia en la distribución de plantas como las mencionadas, y de grupos de animales (Donato *et al.*, 2003; Donato, 2007).

Desplazamientos de algunos linajes de Fauna de Sur a Norte han sido evidenciados en el ámbito de los Andes (Duellman, 1982; Doan, 2003). Se han postulado como plantas y animales con orígenes o ancestros en zonas templadas de este ámbito los árboles de *Araucaria*, cuyas especies nativas se distribuyen en el Sur de Brasil y Suramérica, así como *Weinmannia*, *Podocarpus* y otras especies de los Bosques Montanos Nublados; en los ámbitos de clima frío, los árboles Altoandinos de Quinua, *Polylepis*; también los Chachacomos, *Escallonia* (**Figura 27**, pg. 251), así como las herbáceas de bellas flores amarillas, *Calceolaria*, y varios grupos de Compuestas (Simpson, 1975, 1986; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Kerr, 2004; Simpson *et al.*, 2009).

## Comentarios y controversias en torno al Paradigma Tectónico

Dentro de las observaciones levantadas a este Paradigma, se discute que la definición de los Biomas considerados ancestrales representaría más bien una categoría de distribución, no necesariamente implicativa de áreas de origen, aunque en muchos casos, ambas puedan representar lo mismo (Smith, 1988). También, se ha observado que hay escasas evidencias, bajo la forma de estudios Filogeográficos empleando herramientas modernas, que muestren de modo indubitable el patrón ideal de una colonización hacia Suramérica, bajo el esquema del Paradigma Tectónico.

Es posible más bien que la real dimensión de la transposición de organismos entre continentes se haya alcanzado por una combinación de varios mecanismos de acceso, incluyendo las vías terrestres enfatizadas por este Paradigma, pero también la Transoceánica, surcando aguas, por medio del viento, y la permitida por la gradualidad misma de la separación de las Placas Tectónicas de Suramérica y África, que habría dado lugar a un período largo de acceso mutuo (Givinish y Renner, 2004; Renner, 2004; Renner y Givinish, 2004; Graham, 2006a).

Una observación adicional se relaciona al patrón de distribución de plantas y animales en el hemisferio Sur, particularmente válida para el Neotrópico. Se ha hecho notar que este patrón es diferente en animales y en plantas. En los primeros, y particularmente en los animales vertebrados, los patrones de distribución y registro Fósil son grandemente coincidentes con el Paradigma Tectónico y la cronología de la deriva continental; es más, la Corología de los linajes guarda una coherencia jerárquica, con genealogías progresivamente desplegadas a través de los territorios; es lo que se conoce como un patrón de distribución **Estructurado Geográficamente**. Éste no es necesariamente el caso de las plantas, cuyos patrones parecen muchas veces incongruentes con la secuencia aceptada de eventos Tectónicos sucedidos. Ello se ha interpretado como que las señales de antiguas disyunciones inducidas en el contexto Geológico, habrían quedado oscurecidas por eventos de dispersión reiterados y más recientes (Sanmartin y Ronquist, 2004).

Para el caso de plantas, por ejemplo, evidencias de Filogenias datadas, obtenidas sobre la base de estudios moleculares, han revelado repetidamente casos que parecen corresponder mejor a dispersión Transoceánica de larga distancia, que a una Intercontinental por vías terrestres. Es posible que fuesen pocos los grupos vegetales que esperaron la consolidación del Istmo de Panamá para cruzar hacia Suramérica (Cody *et al.*, 2010).

### TEORÍA DE LOS REFUGIOS DEL PLEISTOCENO (TR)

De manera particular, cuando se analizan las condiciones ambientales en el Pleistoceno, desde 2 Ma en adelante, hay evidencias de que los eventos globales de Glaciación, característicos de este período, una veintena en total, afectaron marcadamente el clima, ocasionando oscilaciones en varios parámetros climáticos, fundamentalmente la temperatura; asociada a ésta, la humedad, que disminuyó paralelamente con su descenso.

De acuerdo a la interpretación de la TR, durante estos episodios se manifestaron severos y largos ciclos de frío *aunados a sequía muy marcada*, denominados por algunos autores **Compresión Climática Cuaternaria (CCC)**. Habrían ocasionado la fragmentación e involución de los Bosques y la vegetación húmeda, y la expansión de los frentes de vegetación seca, o la total aridificación. Ellos habrían alternado con períodos de temperaturas más abrigadas y mayor humedad. En la perspectiva de los Bosques y otras formaciones húmedas, el momento actual, con sus condiciones benignas en temperatura y mayor precipitación, corresponden a uno Interglacial, de reexpansión general.

Una alternativa para muchas especies, al producirse la involución de los ambientes húmedos en que vivían, habría sido retraerse a los fragmentos remanentes, que habrían constituido **Refugios** de Biota. Éstos habrían permanecido cercados por pastizales, matorrales y tierras secas, que se extendían invadiendo las áreas anteriormente húmedas.

A lo largo de los Andes, los Ciclos Glaciares habrían producido descensos de la línea de nieve (Hastenrath, 1967; Clapperton, 1984). Éstos habrían afectado la vegetación Altoandina, que se habría desplazado hacia abajo durante estos períodos. El proceso habría acarreado la Divergencia de linajes en varios casos, lo cual ha sido documentado para plantas como los Quinuales, *Polylepis* (Simpson, 1986) y el grupo del Tarwi, *Lupinus* (Hughes y Eastwood, 2006).

Muchos linajes no albergados en los espacios relictuales se habrían extinguido; los confinados en ellos habrían tenido chance, en muchos casos, de diferenciarse con el paso del tiempo. A lo largo de los ciclos de contracción y reexpansión de la vegetación húmeda, especies diferenciadas por su largo aislamiento en Refugios, habrían vuelto a ocupar espacios en común.

Estas condiciones se habrían repetido varias veces a lo largo de los ciclos de involución y posterior expansión de ambientes. Lo mencionado constituye el núcleo de la **Teoría de los Refugios Pleistocénicos** (Haffer 1969, 1979, 1981, 1982; Haffer y Prance, 2001).

Varios autores muestran diversas líneas de evidencia a favor de una CCC en muchas áreas del planeta, la cual habría afectado de modo especial a los Bosques Tropicales, tanto en el Nuevo Mundo como en África y el Sureste de Asia. La evidencia incluye señales Geológicas de alternancia de ciclos secos y húmedos, reflejadas, por ejemplo, en los patrones de sedimentación en las profundidades del mar. Allí se observan aumentos en las cantidades de sedimentos Eólicos transportados y depositados, que reflejarían incrementos en las condiciones de aridez de áreas continentales, concordantes con el período mencionado. Otras evidencias, como registros de polen sedimentado en muchas localizaciones de Suramérica, sugieren la retracción de vastas áreas de Bosques húmedos, coincidentes con el devenir de grupos de plantas y animales a lo largo de este período (Tricart, 1963; Walker, 1970; Simpson, 1971, 1975; Van Geel y Van der Hammen, 1973; Vanzolini, 1973; Parmenter y Folger, 1974; Livingstone, 1978; Hope, 1980; De Granville, 1982; Duellman, 1982; Walker, 1982; Absy *et al.*, 1991; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Hooghiemstra *et al.*, 2002; Rull, 2004; Born, 2007; Cárdenas *et al.*, 2011).

Reconstrucciones del patrón de movimiento de los vientos y acarreo de aire seco o húmedo para los intervalos Glaciares e Interglaciares en Suramérica sugieren que, durante los primeros, vientos más fríos y secos Sur-Norte trasponían los Andes, y adicionalmente, vientos más frescos y secos ingresaban con tendencia Oeste-Este al Norte del continente, ocasionando muy posiblemente un agravamiento de la desecación en muchas áreas (Fairbridge, 1982).

De acuerdo a la visión de la TR, los Bosques húmedos de la llanura de la Amazonía habrían sufrido retracciones y fragmentaciones, seguidas por expansiones cíclicas. Algunos autores interpretan que estas áreas fueron afectadas por temperaturas significativamente más bajas que las actuales, hasta en 5°C; también, que ese descenso de temperatura se habría traducido en cambios en los patrones de precipitación y la humedad en el territorio Amazónico (Farrera *et al.*, 1999; Rull, 2004).

En los flancos Andinos, la CCC habría producido decrementos de temperatura mucho mayores, de 6°-8°C en las partes altas de los Andes situadas a unos 3000 m, resultando en descensos de la vegetación húmeda perteneciente a zonas elevadas, la cual habría migrado hacia zonas de menor elevación (Vonhof y Kaandrop, 2010).

Durante los períodos Glaciares de mayor calibre, que algunos autores sitúan aproximadamente hace 250,000 y 130,000 años atrás, y también en menor medida durante el Último Máximo Glaciar, unos 20,000 años atrás, el límite de las nieves perpetuas, en las laderas Este de los Andes en el Perú, habría descendido entre 1000-1500 m. Habría llevado consigo, concordantemente, la línea que separa las zonas de Pajonal Altoandino y los Bosques húmedos ubicados inmediatamente a menor altitud, comprimiendo a estos últimos hacia abajo.

En el Ecuador, el descenso de este límite habría sido aun mayor, equivalente a unos 2000 m. Así, formaciones de Bosques Montanos Nublados de la vertiente Este Andina, hoy observables a (1800-)2000-3500 m, habrían sido acarreadas a la posición altitudinal que actualmente corresponde a Bosques premontanos de esta vertiente, 600-1800 m. En cuanto a las laderas Oeste de los Andes peruanos, de condición más árida, el descenso en la línea de las nieves perpetuas habría sido algo menor, equivalente a unos 500-1000 m (Hastenrath, 1967; Cárdenas *et al.*, 2011).



Hay indicios de que en el ámbito de los Andes de Ecuador, por ejemplo en el transecto Papallacta-Pastaza (como referencia, a la misma latitud del tercio Norte del Departamento de Loreto en Perú), el Bosque Montano Nublado, que actualmente se sitúa entre 2000-3200 m, podría haberse desplazado hacia abajo y ocupado el rango 650-1900 m. Adicionalmente, se ha señalado que el descenso en la línea que delimitaba las diferentes formaciones vegetales y su Fauna asociada posiblemente se produjo de manera irregular, dadas las condiciones particulares presentes en cada espacio a lo largo de la fisiografía reticulada de los Andes (Simpson, 1971; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001).

Un segundo efecto es que, al descender en altitud, los Bosques Montanos húmedos, que conformaban un ámbito diferenciado desde el punto de vista de sus ensamblajes de especies, se comprimieron hacia abajo haciendo posible la agregación de éstos a las zonas de Refugio de las tierras bajas, en el piedemonte de los Andes, con el consecuente contacto entre comunidades originalmente separadas por su emplazamiento altitudinal. Lo mencionado podría explicar la mixtura de organismos montanos y de bajura, y el hecho de que muchos grupos de organismos del llano húmedo de la Amazonía tienen especies relacionadas en el estrato ahora existente entre 500-1500 m en algunos puntos del flanco Este de los Andes. Esto ha sido documentado para animales como Ranas, y Familias de plantas (Duellman, 1982; Antonelli *et al.*, 2009)

Finalmente, formaciones secas de tierras bajas, como las observables en el Sur de Brasil y en Bolivia, podrían haber encontrado ambientes favorables para ascender hacia cotas de elevación mayores que las de sus territorios de origen, durante los lapsos Glaciares caracterizados por la expansión de ambientes secos.

### **Comentarios y controversias en torno a la TR**

Puntos de controversia han aflorado paralelamente con los planteamientos de la TR. En la medida que permanecen controversiales, algunas investigaciones refuerzan uno u otro punto de vista. Los argumentos contrarios a la TR competen mayormente al

ámbito de la bajura de Amazonía (Salo, 1987; Collinvaux *et al.*, 2001; Bush y De Olivera, 2006).

Se ha sugerido que la influencia de la CCC en el clima de la Amazonía y el Ande, habría condicionado descensos de temperatura cercanos a 5° y 12° C, respectivamente, con relación a los promedios actuales (Vonhof y Kaandrop, 2010). Otros autores no han hallado soporte a cambios notorios en el clima de la Amazonía durante el Pleistoceno (Irion, 1982). Adicionalmente, la interpretación de los efectos de una disminución de temperatura en la vegetación es discrepante. De acuerdo a algunos autores, sí podrían haber ocasionado una retracción importante del Bosque húmedo Tropical en muchas áreas Amazónicas y Andinas, e influido de manera importante en la diversificación de numerosos grupos de organismos (Gentry, 1982; Avise *et al.*, 1998; Bonaccorso *et al.*, 2006; Piperno, 2006; Araújo *et al.*, 2008; Ribas *et al.*, 2009; Patané, 2009; Antonelli *et al.*, 2010; Vonhof y Kaandrop, 2010; Pennington y Dick, 2010, Särkinen *et al.*, 2011). Otros autores interpretan que los cambios no habrían sido tan notorios, o que la cubierta de Bosque húmedo Tropical se habría mantenido más o menos permanente a pesar de ellos (Collinvaux *et al.*, 1996; Irion y Kalliola, 2010).

Pesquisas enfocadas en los sedimentos depositados a lo largo de los últimos 170,000 años, procedentes de 6 lagos cercanos entre sí en el NorOeste de la Amazonía brasileña, documentan que aun a lo largo de los momentos de Máximo Glaciar, hace unos 20,000 años, los Bosques de este ámbito mantuvieron su perfil como formaciones húmedas, con densa cubierta permanente; no obstante, se ha sugerido que se habría producido también la invasión de elementos montanos hacia las partes bajas, en las postrimerías del Pleistoceno, lo cual es consistente con un descenso de temperatura de 4–5 °C (Bush *et al.*, 2004).

Otro hecho observado a la TR es que los procesos de diversificación ocurridos en varios grupos de organismos Neotropicales tales como Mamíferos, Anfibios, Reptiles y Aves en conjunto, han antecedido al Pleistoceno, 2 Ma, sucediendo en muchos casos desde bastante antes, presumiblemente desde principios del Neogeno, 24 Ma en adelante (Moritz *et al.*, 2000; Willis y Niklas, 2004; Cheviron *et al.*, 2005; Benton y Emerson, 2007; Antonelli *et al.*, 2010). Pese a lo antedicho, varios estudios respaldan también la existencia de procesos de rápida diversificación, o cambios mayores en la distribución y abundancia de

especies ocurridos durante el Pleistoceno (Bennett, 2004; Richardson *et al.*, 2001; Kay *et al.*, 2005). Asimismo, una compilación de gran cantidad de estos estudios revela que las Tasas de Diversificación se habrían mantenido más o menos constantes desde las postrimerías del Eoceno, hace unos 39 Ma, para maximizarse desde fines del Plioceno, hace unos 5 Ma, y a lo largo del Pleistoceno, desde 2 Ma (Crame, 2001; Crame y Rosen, 2002; Rull, 2007).

La realidad es que muchas líneas de evidencia son aun demasiado incompletas como para cimentar una visión integrada y satisfactoria de los eventos importantes sucedidos durante el Pleistoceno, época marcada por cambios variados y complejos, con implicancias diferentes en las distintas porciones del territorio. Por ejemplo, en el caso de plantas, el registro Fósil es usualmente de las leñosas, cuyas estructuras son mejor preservadas por procesos de fosilización, y eso genera un sesgo hacia lo acontecido con esos grupos en particular (Willis y Niklas, 2004). Los estudios de cronosecuencias de polen sedimentado, expresivos del devenir del Paleoclima, han podido ser desarrollados en buen número en las lagunas Andinas, que constituyen sistemas receptores de sedimentos desde entornos definibles, que usualmente han perdurado en el tiempo. En la bajura Amazónica, en contraposición, existe desde hace mucho tiempo una dinámica fluvial y lacustrina muy compleja, que incluye cambios de los cursos entre mosaicos de vegetación, comportamientos meándricos, y oscilaciones en las condiciones de inundación en tiempos muy cortos, por lo cual los escasos datos disponibles resultan difíciles de interpretar.

Se ha hecho notar también que áreas postuladas como Refugios de Biota durante el Pleistoceno, habrían experimentado altos niveles de perturbación como medios fluvio-lacustrinos (Salo, 1987). Es más, los estudios existentes en varios campos, como cronosecuencias de polen sedimentado, litostratigrafía y sedimentología marina, proporcionan evidencias que algunos consideran de difícil interpretación. En suma, la reconstrucción del paleoclima Pleistoceno, sobre todo para la llanura de la Amazonía, pieza clave de este debate, dista aun de ser satisfactoria (Salo, 1987; Vonhof y Kaandrop, 2010).

## INTERCAMBIO TRANSOCEÁNICO

Además de las rutas de migración terrestres consideradas bajo el Paradigma Tectónico, se ha ido documentando gradualmente que muchas plantas han tenido total capacidad para efectuar desplazamientos Transoceánicos, por ejemplo entre África y Suramérica, subsecuentemente a la separación de estos continentes; posiblemente, cadenas de islotes representaron vías posibles de trasponer, hasta momentos bastante posteriores a su escisión. También, pudieron producirse desplazamientos de simientes por vía eólica, o por medio de las corrientes marinas; varios linajes Neotropicales compartidos, plenamente diversificados en Suramérica y con pocos representantes en el continente africano, ejemplifican esta realidad; dentro de ellos Familias como las Bromeliáceas, Cactáceas, Sapotáceas, Vochisiáceas, etc. (Givinish *et al.*, 2000; Renner y Givinish, 2004; Renner, 2004; Sytsma *et al.*, 2004; Bjorholm *et al.*, 2006; Bartish *et al.*, 2011).

La dispersión Transcontinental entre África y Suramérica, luego que ambos continentes se separaron, ha sido evidenciada para varias especies forestales importantes, presentes en la Amazonía peruana, como el árbol de Lupuna *Ceiba pentandra*, y el árbol maderable *Symphonia globulifera* (Dick *et al.*, 2007).

Estas vías de dispersión no habían sido consideradas del todo posibles por autores en décadas pasadas, pero el uso de herramientas moleculares en el estudio de los linajes, ha permitido examinar cada vez con mayor detalle los tiempos de Divergencia de algunos de ellos, aclarando que la migración Transoceánica podría haber actuado como una modalidad muy activa de arribo a tierras Suramericanas. Se ha enfatizado que esta forma de colonización habría tenido un significado importante en la conformación de los ensamblajes de especies que constituyen los Biomas Neotropicales más diversos (Pennington *et al.*, 2006; Särkinen *et al.*, 2007).

En relación a la posibilidad de desplazamiento Eólico, se ha observado que existe una corriente de transporte de partículas y polvo, bastante patente, entre el territorio Sahariano y Suramérica, la cual se agudiza de modo especial en las temporadas de huracanes Tropicales.

También, que en momentos del pasado Geológico, especialmente los de incremento de temperatura, las condiciones climáticas de la tierra habrían intensificado estas corrientes Eólicas. Tal es el caso del Óptimo Climático del Eoceno (OCE), hace unos 58-55 Ma, y del lapso medio del Plioceno, 4-3 Ma, durante los cuales se experimentaron elevaciones de la temperatura global. Coincidentemente, a lo largo del OCE se habría producido también el levantamiento sobre el nivel del mar de las Antillas Mayores; es más, para ese momento, la distancia entre África y Suramérica era casi la mitad de la actual. La posibilidad de migración Transoceánica para varios linajes de organismos habría sido, entonces, bastante real (Graham, 2006a).

### CONSERVATISMO DE NICHOS

El Paradigma de Conservatismo de Nichos, o más propiamente, **Conservatismo Filogenético de Nichos** (CFN), plantea que para un linaje dado de organismos, “es más fácil dispersarse, aun miles de Kilómetros, asentándose en áreas con los rangos Ecológicos usuales de cada grupo, que Evolucionar hacia un cambio de Nicho”. Bajo esta premisa, el Nicho Ecológico ancestral, y particularmente sus rangos Bioclimáticos y Edáficos, serían restrictivos, en gran medida, de los ámbitos en los cuales el linaje puede extenderse, mantenerse viable, y persistir a lo largo del Tiempo Evolutivo.

Este Paradigma ha sido respaldado por estudios enfocados en la Filogenia de diferentes grupos vegetales. A partir de éstos, se ha acumulado evidencias que sugieren la existencia de un patrón de CFN asociado a los diferentes Biomas.

El concepto de CFN anticipa que las especies Taxonómicamente relacionadas, o constituyentes de un mismo linaje, tendrían la tendencia a ocupar ambientes similares. Jugaría un rol importante en explicar las razones que han comandado la congregación de determinados ensamblajes de Flora en los diferentes Biomas, y la manera como especies procedentes de diferentes grupos se han ido estableciendo en éstos a lo largo del tiempo (Donoghue, 2008; Wiens, 2004; Wiens y Graham, 2005). De acuerdo a esta interpretación, los Biomas, sus características Bioclimáticas, Edáficas, y su dinámica a

través del tiempo, conformarían un marco definitorio para la Evolución de los linajes (Pennington *et al.*, 2010; Särkinen *et al.*, 2012).

El Paradigma interpreta también que la Evolución de los linajes hacia Nichos Ecológicos diferentes, es lograda solamente por un escaso número de especies dentro de cada linaje, por lo cual tendría un impacto reducido en la amplificación del rango Ecológico característico del linaje. La carencia recurrente de capacidad de algunos linajes para invadir hábitats diferentes, sería un reflejo de la norma propuesta por este Paradigma (Wiens y Donoghue, 2004; Ricklefs, 2006; Crisp *et al.*, 2009; Ireland *et al.*, 2010).

## PARADIGMAS DE ESCALA REGIONAL

### OROGENIA ANDINA

Esta visión enfatiza el proceso de levantamiento de los Andes como generatriz de la Diversidad Biológica y la singularidad de muchos organismos existentes en este realme Ecológico.

Son variados los estudios que sugieren la influencia crucial del levantamiento de la cordillera en la extraordinaria Diversificación de especies de seres vivos en Suramérica, y la coincidencia de sus episodios de elevación con los patrones de Diversificación de Flora y Fauna en este ámbito (Van der Hammen, 1974, 1982, 1985, 1989; Gentry, 1982; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Hughes y Eastmann, 2006; Antonelli *et al.*, 2009; Pennington y Dick, 2010; Sedano y Burns, 2010).

Se ha hecho notar, asimismo, la vasta cantidad de especies que caracteriza a muchos grupos de plantas cuyo centro de distribución es Andino o SubAndino, y su elevada tasa de endemismos. Son ejemplos de lo mencionado las Leguminosas de los Géneros *Lupinus* (Hughes y Eastwood, 2006; **Recuadro 13-2**) e *Inga* (Richardson *et al.*, 2001; Lavin, 2005), grupos de Compuestas como las *Espeletia* (Cuatrecasas, 1986), Rosáceas como los Quinales, *Polylepis* (Simpson, 1986), etc. En el ámbito del Ande peruano, entre 2000-3500 m, la densidad de

endemismos de Flora es 10-15 veces mayor que en las bajuras de la Amazonía, 0-500 m (Van der Werff y Consiglio, 2004); todo sugiere que el proceso de la Orogenia habría jugado un rol crítico en la singularidad de los organismos que se observan en este territorio.

Adicionalmente, se ha postulado que la presencia de la cordillera explicaría la notable disparidad entre la diversidad de África, bastante menor, y la de Suramérica, marcadamente más alta, en estos dos continentes que estuvieron unidos en el pasado (Gentry, 1982).

Algunos procesos vinculan claramente el levantamiento de los Andes con la génesis de las condiciones Ecológicas actuales del territorio peruano y sus ensamblajes de especies; también, con lo ocurrido en ese sentido, en las zonas adyacentes de Suramérica. En el **Capítulo 6** se describe la influencia del despliegue de los Andes en las formaciones Ecológicas del Perú (ejm. pgs. 302-303); hay ejemplos específicos de esta influencia sobre linajes de organismos en los **Recuadros 13-1, 13-2, 13-6, 13-7, 13-8 y 13-11**.

## **INFLUENCIA DE LOS SISTEMAS ACUÁTICOS CONTINENTALES EN LA AMAZONÍA**

### **Barreras representadas por los cursos de agua**

La hipótesis de las Barreras representadas por cursos de agua, sugiere que el río Amazonas y algunos de sus tributarios importantes habrían influido en los rangos de distribución de determinados grupos de organismos. Este concepto es de larga data (Wallace, 1876). Atañería de modo especial a plantas y animales que guardan relación directa con la presencia y características de las redes Hidrográficas. De ese modo, comprender la evolución en la conformación de las cuencas principales de la Amazonía daría luces sobre los patrones Biogeográficos desarrollados por determinados organismos a lo largo del tiempo.

Esta hipótesis ha sido propuesta para explicar la distribución actual de Aves (Aleixo, 2004; Bates *et al.*, 2004; Hayes y Sewlal, 2004) y obviamente, también, la de Peces (ejm. Albert y Crampton, 2005). Ha influenciado, asimismo, algunas estratificaciones modernas de Biomas actuales para la Amazonía peruana, por ejemplo la que hemos utilizado

como referente en el **Capítulo 3** (CDC-WWF, 2006) y otras (MINAM, 2010a). En el **Recuadro 13-13** mostramos los resultados de un estudio enfocado en la influencia actual del río Amazonas sobre la distribución de algunos grupos de Aves.

Se ha sugerido que los ambientes dominados por cursos de agua con comportamiento meándrico podrían ostentar mayor flujo de genes en las especies de sus entornos de influencia; contrariamente, aquellos con cursos rápidos podrían haber actuado como barreras separando este flujo (Bates, 2004). Adicionalmente, las direcciones del curso de los ríos, su confluencia o desagregación, y la localización de sus puntos de descarga, habrían influido en las rutas de dispersión y en la Diversificación de organismos vivientes (Lundberg *et al.*, 1998; Hoorn *et al.*, 2010).

Ante estas hipótesis, como sucede para cada uno de los Paradigmas mostrados, hay puntos de vista contrarios, con evidencias que en algunos grupos importantes de Fauna silvestre, las distribuciones de las especies no son influenciadas por estos factores (Gascon *et al.*, 2000).

### **Influencia de incursiones marinas y sistemas lacustres**

Las incursiones marinas hacia la Amazonía, luego metamorfoseadas en Sistemas Acuáticos dulceacuícolas, entre 53-11 Ma (Sistema Pebas; ver el **Capítulo 4**, pg. 204), han sido puestas en relieve por su influencia en la distribución y Diversificación de determinados grupos de organismos, y en la formación de comunidades de seres vivos. Habrían actuado como barreras obstaculizantes de la conectividad entre varios sectores del territorio Suramericano, por ejemplo zonas del Ande al Norte y al Sur del Portal NorOeste Andino o Deflexión de Huancabamba, y entre éstas y el territorio de los Escudos Guayanense y Brasileño (Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010).

Se ha propuesto que, particularmente en el territorio de los Escudos, estas circunstancias habrían acarreado la conformación de núcleos de tierras altas, circundados por promontorios periféricos a modo de archipiélagos; estos espacios habrían jugado el rol de centros de diferenciación Alopátrica para varios linajes de organismos en esa



región (Nores, 1999). No hay un consenso en relación a esta interpretación; la extensión de las incursiones marinas y su efecto posible en los ámbitos mencionados son motivo de debate (Müller, 2008).

Estudios Filogenéticos enfocados en probar la posibilidad de la influencia de los ríos y la presencia de sistemas acuáticos amplios, como Pebas, concluyen que para algunos ámbitos y especies, éstos sí podrían haber sido determinantes del aislamiento de poblaciones, y haber tenido influencia en el devenir de algunos linajes de organismos Amazónicos (Aleixo, 2004). Hay ejemplos específicos de investigaciones sobre lo mencionado en los **Recuadros 13-1, 13-10 y 13-13**.

## FLUCTUACIONES DE TEMPERATURA GLOBAL EN EL PLEISTOCENO

De acuerdo a esta interpretación, no habrían sido los eventos de fragmentación y posterior reunificación de la vegetación, ocasionados por ciclos de aridez vinculados a CCC, según planteado por la TR, los determinantes centrales en las Disyunciones de Biota y la diversificación de organismos y comunidades vivientes Neotropicales durante el lapso Pleistoceno. Más bien, las fluctuaciones mismas de temperatura acarreadas por la CCC, no necesariamente fragmentantes del Bosque húmedo Tropical, habrían actuado como un factor clave en la diversificación de plantas y animales, al empujar organismos hacia altitudes menores o mayores, según fuese el caso. Ese desplazamiento recurrente habría desencadenado un incremento de la competencia interespecífica, promoviendo la selección direccional y actuando como un motor de especiación. Esta visión predice entonces la conformación de mayores niveles de endemismo, de manera especial, en los ámbitos periféricos de la Amazonía (Colinvaux *et al.*, 1996, 2000).

Se ha hecho notar que este planteamiento se apoya en la interpretación de polen Fósil del Género arbóreo *Podocarpus*, hallado en áreas de la bajura de la Amazonía, el cual de acuerdo a la lectura de los autores, indicaría condiciones de clima frío; esto sería discutible, puesto que también hay algunas especies de ese *Podocarpus*, aunque pocas, propias de las bajuras cálidas Amazónicas (Berry, 2002; Punyasena *et al.*, 2011).

## ESPECIALIZACIÓN EDÁFICA EN LA AMAZONÍA

El variado mosaico de suelos existente en ambientes Neotropicales, como la Amazonía, ha sido también puesto en relieve como un potente templete explicativo de la Megadiversidad allí existente. La heterogeneidad ambiental asociada a esta variación Edáfica habría sido una fuerza motriz de especialización para diferentes grupos de plantas, y se hallaría reflejada en una elevada Diversidad Biológica, como se sugiere en el **Recuadro 13-6** (Irion, 1982; Salo *et al.*, 1986; Salo, 1987).

Ciertas características de los suelos Amazónicos se han desplegado de modo concordante al proceso de Orogenia Andina. En algunos sectores, los plegamientos ocurridos en el ámbito SubAndino, notorios a partir de unos 30-20 Ma, forzaron estratos de sedimentos desde su posición horizontal hasta a una oblicua y expuesta, conformando mosaicos Edáficos.

Otro proceso importante en la formación de suelos Amazónicos fue iniciado hace unos 10 Ma, cuando la cordillera Este alcanzó la altitud de intercepción de la humedad procedente de la extensa llanura del Amazonas, produciendo fuerte escorrentía en su flanco. Masivas cantidades de sedimentos fértiles ingresaron a los cursos de agua, cubriendo las áreas aluviales de la Amazonía y enriqueciéndolas con el aporte de nutrientes. Estos hechos habrían tenido influencia importante en la distribución, especialización y Diversificación de plantas y animales Amazónicos, y en la configuración de los actuales Biomas (Hoorn *et al.*, 2010). Los **Recuadros 13-6** y **13-11** muestran ejemplos específicos.

## **6. FORMACIÓN DEL COMPONENTE VIVIENTE DE LOS BIOMAS DEL PERÚ EN EL TIEMPO**



La manera como se han conformado los diferentes Biomas que ocupan el territorio peruano de la actualidad constituye un tópico cuyo conocimiento es fragmentario.

En décadas recientes se han producido avances significativos en el conocimiento de la Geología, Hidrografía, Climatología, registro Fósil y la Filogenia de los linajes presentes. Aun así, la integración de información sobre los Biomas en un país caracterizado por su complejidad, con mosaicos de formaciones Ecológicas emplazados en áreas muchas veces reducidas, sobre las cuales ni siquiera el conocimiento de lo que existe hoy es nutrido, hace que cualquier reconstrucción del pasado sea tentativa.

En las páginas siguientes presentamos una síntesis del despliegue de cada uno de los principales reinos Ecológicos del territorio peruano en el tiempo. Para unos, la información disponible permite solamente un esbozo; para otros, una noción más clara de lo sucedido. Algunos de ellos han expandido su área; otros han retrocedido a territorios restringidos, que podrían representar sus últimos bastiones de supervivencia. En casos, ellos poseen especies procedentes de linajes antiguos y confinados, con escasa conexión con otras formaciones, constituyendo auténticos “Museos” de Biotas; otros, por el contrario, se caracterizan por la presencia de genealogías Geográficamente extendidas y generalizadas.

Las particularidades mencionadas cobran importancia en la perspectiva de la conservación, la priorización de ésta en determinadas áreas naturales, el manejo de ellas, y la previsión de sus tendencias al futuro.

## Recuadro 12

### SUMARIO DEL REGISTRO FÓSIL DE MAMÍFEROS Y REPTILES EN EL PERÚ Y ÁREAS ADYACENTES, MESOZOICO-CRETÁCEO Y CENOZOICO (144 Ma en adelante)

#### MESOZOICO

##### Dinosaurios en el Perú

El predominio de una Fauna de Dinosaurios y otros Reptiles, como linajes de Cocodrilos, a lo largo del Mesozoico, ha ocasionado que este lapso sea frecuentemente descrito como la *Era de los Dinosaurios*. En sus postrimerías, un evento de extinción masiva acabó con los linajes terrestres de esta Megafauna, dejando disponibles nuevas condiciones para la radiación y predominio de los Mamíferos, a lo largo del Cenozoico.

Hacia 65 Ma, simultáneamente a los momentos finales de la Era Mesozoica y la extinción de los grandes Saurios, una Fauna mixta, con representantes de éstos pero también linajes de Mamíferos, habría poblado muchos espacios del planeta; de modo particular, el Protocontinente Gondwana, y subsecuentemente Suramérica. La mayor parte de las criaturas entonces presentes no han perdurado hasta hoy.

Los registros de Dinosaurios apropiadamente documentados no son abundantes en territorio peruano. Aun con datación incierta, posiblemente de mediados del Cretáceo, hay huellas de Dinosaurios **Pterópodos** en las cercanías de San Marcos en el Callejón de Conchucos, Ancash. La presencia de **Saurópodos** se ha documentado y datado en las postrimerías del Mesozoico, unos 120-100 Ma, en el extremo Norte del país, a unos 15 Km al Este de la localidad de Usquil, en el Departamento de La Libertad. En Cuzco, cerca de Paruro, y en el colindante Puno, se han hallado huellas de **Coelurosaurios** (Trottereau, 1964; Reyes, 1980; Bennett, 1985; Jaillard *et al.*, 1993).

Hacia el Santoniense, unos 85 Ma, se ha documentado la presencia de *Halisaurus*, linaje ancestral relacionado a los Lagartos, que formaba parte de una Fauna de gigantes depredadores marinos en medios Oceánicos, sobre lo que ahora son las tierras del Centro del Perú, al Este de los Andes (Caldwell y Bell, 1995).

Datados entre 85-70 Ma, hay restos de Dinosaurios continentales evidenciados por cascarones de sus huevos en el ámbito de Laguna Umayo, situada unos 20 Km al NorOeste de Puno ciudad, y huellas de pisadas de un *Hadrosaurichnus* a unos 2 Km al NorOeste del caserío de Vilquechico (Jaillard *et al.*, 1993). Algunas de las presencias mencionadas se hallan aun sujetas a discusión (Lockley *et al.*, 1999).

## CENOZOICO

### Paleoceno (66-58 Ma)

La Era Cenozoica ha sido tradicionalmente llamada la Era de los Mamíferos, pero podría llamársele con igual propiedad la de las Aves, las Plantas con Flores, o los Peces **Teleósteos**, por la notable radiación contemporánea de estos grupos.

A lo largo de esta Era, es perceptible la coexistencia de linajes ya extintos y modernos en muchas localizaciones. Hay episodios de extinción que afectan particularmente a grupos arcaicos de organismos

En cuanto a la llanura de la Amazonía, a partir de 65 Ma, hay remanentes de una Fauna ya desaparecida en diversas localizaciones. En la localidad de Cerrejón, al NorEste de Colombia, hace unos 58 Ma, destaca la enorme *Titanoboa cerrejonensis*, la más grande Anaconda jamás reportada, de unos 14 m de longitud, 1 m de diámetro y más de una Tonelada de peso, cuyas dimensiones, en un animal de sangre fría, permiten deducir que el clima era bastante más caluroso que el actual, con una Temperatura Anual Promedio global calculada en 28°C (Head *et al.*, 2009; Graham, 2011). Paralelamente en el tiempo, hay evidencias de que dos grupos importantes de Mamíferos, los Monos Platinos o Neotropicales y los Roedores Caviomorfos, el grupo cuyos modernos representantes son el Cuy, el Majás y el Ronsoco (*Cavia*, *Agouti* e *Hydrochaeris*, respectivamente) habrían estado ya plenamente extendidos en territorio suramericano (Negri *et al.*, 2010). La diversidad de Plantas con Flores, durante este lapso, habría sido aun baja en los Bosques Tropicales del ámbito (Jaramillo *et al.*, 2010a, 2010b, 2012).

## **Eoceno y Oligoceno (58-24 Ma)**

### **Período de Modernización de la Biota**

A unos 58 Ma, en los inicios del Eoceno, existe un lapso de temperatura óptima, tropical (OCE). La mayoría de los Órdenes de Mamíferos modernos se habrían originado en este período, incluyendo Artiodáctilos (Ciervos), Perisodáctilos (Caballos) y muchos Primates (Jaramillo, 2012).

Entre 58-37 Ma se desarrolla un proceso de Modernización de la Biota, que se intensifica en momentos posteriores. Dentro de los grupos importantes de Mamíferos del Bosque Neotropical, son conspicuos los frugívoros; las Plantas con Flores ingresan en un momento de gran Diversificación, evidenciando la presencia de muchos grupos modernos (Negri *et al.*, 2010; Jaramillo *et al.*, 2010a, 2010b, 2012).

Datado en aproximadamente 41 Ma, Eoceno, es saltante el yacimiento Fósil de Mamíferos de Cachiyacu, Contamana, Departamento de Ucayali. Allí se ha encontrado los restos más antiguos de Roedores Caviomorfos para toda Suramérica, antiguos parientes de los actuales cuyes, reconociéndose entre ellos un Género distinto, bautizado *Cachiyacuy*, con al menos dos especies. Estudios enfocados en estos Caviomorfos sugieren que sus linajes suramericanos procederían de África (Antoine *et al.*, 2011).

Para el Eoceno tardío, 48-42 Ma, y Oligoceno, 29-24 Ma, destaca el importante depósito Fosilífero de Santa Rosa, en el extremo NorEste del Departamento de Ucayali, a alrededor de 200 m, en el ámbito de los ríos Yurúa y Breu, el último de los cuales conforma la frontera Centro-Este del Departamento con el Brasil. Hay centenares de remanentes contenidos en este banco; muchos son Mamíferos. Hay presencia de Marsupiales, representados por varios de sus grupos actuales, dentro de ellos Zarigüeyas y linajes relacionados, pero también Órdenes ya extintos de éstos, con varias especies, algunas de las cuales habrían sido predominantes. Otro grupo notorio son los Roedores, dentro de los cuales se han hallado especies extintas, emparentadas a las actuales Pacas, *Agouti*; también Puercoespines de la familia Erethizontidae. Es saltante la presencia de al menos dos especies de Toxodontes, linaje extinto de Ungulados, en cuya genealogía se entroncan los ancestros de los Rinocerontes, datadas 31-24 Ma (Campbell, 2004; Campbell *et al.*, 2004).



### Mioceno (24-5 Ma)

En la Amazonía peruana, restos de Caimanes descomunales de unos 14 metros de longitud, Miocenos, 24-5 Ma, correspondientes al Género *Purussaurus*, han sido documentados para el ámbito del Arco de Fitzcarrald, entre los Departamentos de Ucayali y Madre de Dios (Tovar *et al.*, 2009; Jaramillo, 2012); ellos habrían convivido con Géneros de Flora y Fauna actualmente presentes.

Para el lapso 13-12.5 Ma, para ese ámbito Geográfico, son relevantes remanentes Fósiles hallados en los ríos Inuya-Mapuya, al Este de la ciudad de Atalaya, cerca al Urubamba. Evidencian una Fauna extinta, contemporánea en el tiempo con especies modernas. Los remanentes, hallados en casi veinte sitios diferentes en ese entorno, pertenecen a un horizonte cronológico común e incluyen varias especies de Quelonios, dentro de ellos los linajes de las actuales Tortugas Charapa, *Podocnemis*, y Matamata, *Chelus*. La diversidad de Cocodrilos es muy alta, con ocho especies presentes, dentro de ellas el extinto *Purussaurus*, pero también Lagartos de la Amazonía de hoy, *Palaeosuchus*. Otros animales extintos, cuyos remanentes han sido hallados, son Gliptodontes (*Xenarthra*), y varios Toxodontes (Ungulados). El ensamblaje de Fauna documentado sugiere la existencia, en aquel momento, de un Bosque Tropical denso, pero también de espacios abiertos, correspondientes al hábitat de algunas de las especies halladas, como los Ungulados (Salas-Gismondi *et al.*, 2006; Antoine *et al.*, 2007).

Entre 9-6.5 Ma, la Fauna de Mamíferos registra como grupos predominantes a los Roedores, los Monos Platinos, y una variedad de herbívoros; perduran y abundan también los Toxodontes, y especies del linaje de los *Megatherium* (*Xenarthra*), relacionadas a los actuales Perezosos, que desaparecerían en momentos posteriores. Parte de esta Fauna habría estado conectada Geográficamente a lo largo del espacio SubAndino, formando un corredor entre los territorios de Venezuela, Perú, Bolivia, Argentina e inclusive Uruguay (Negri *et al.*, 2010).

## Plioceno y Pleistoceno (5 Ma en adelante)

### Desaparición de la antigua Megafauna y culminación del proceso de modernización

En la Costa peruana, en la frontera Plio-Pleistoceno, hace unos 2 Ma, hay registros de *Paleolamas*, Camélidos ya extintos, hallados en las cercanías de Atiquipa (Salas-Gismondi *et al.*, 2003). Pero el más notable acervo de Fósiles Pleistocenos fue descubierto en el ámbito costanero de Talara, en el Departamento de Piura, conservado en antiguos depósitos de alquitrán y brea de esa zona, conocida por su contenido petrolífero. El material fosilizado consta de cerca de 27,000 huesos de animales que quedaron atrapados en los afloramientos de alquitrán a lo largo de mucho tiempo. Constituye una auténtica ventana al pasado; incluye aproximadamente un 64% de Mamíferos, 35% de Aves y 1% de Reptiles. Dentro de los primeros, casi el 80% corresponde a Carnívoros, con predominancia de Cánidos como *Canis dirus*, el Lobo de la Edad del Hielo, mucho más corpulento que los actuales, y *Lycalopex sechurae*; en menor proporción, el Tigre Diente de Sable *Smilodon fatalis*, perteneciente a un linaje ya extinto de Felinos, y los modernos depredadores, Otorongo, *Panthera onca* y Puma, *Puma concolor*, así como un Mustélido, *Conepatus talarae*.

La reevaluación de este material refleja que este sitio, en su momento de florecimiento, habría sido bastante más húmedo que en la actualidad. La Fauna de esta localización tiene mucho en común con la hallada en un conocido depósito Fosilífero contemporáneo, el Rancho La Brea, en California, EE.UU. Evidencia una superposición de especies de Fauna actuales y ya extintas, en el mismo territorio (Lemon y Churcher, 1961; Seymour, 2010).

En el territorio Andino, para el Pleistoceno, se ha reportado el hallazgo de extintos *Megatherium*, con un linaje exclusivo del Ande. Hay reportes en Santa Rosa de Celendín, Departamento de Cajamarca, posiblemente del Pleistoceno Tardío. La presencia de este grupo se observa hasta unos 29,000 años atrás, antes del Último Glaciar Máximo, en localizaciones que sugieren también una mixtura de especies extintas y actuales. En las cuevas de Roselló, Departamento de Junín, 3875 m, y Trigo Jirka, Departamento de Huánuco, 2700 m, se ha hallado restos de extintos *Megatherium* y *Diabolootherium*, así como de numerosos Felinos, Tigres Diente de Sable, *Smilodon*, Pumas, y un Caballo extinto, *Onnohippidium*, además

de especies modernas, como Venados, Vicuñas, Zorros, Chinchillas y otros (Pujós, 2002, 2004; Shockey *et al.*, 2009).

En el territorio Amazónico, durante el Pleistoceno, hay también evidencias de Mamíferos extintos, en países colindantes. En Brasil Central, en el depósito fosilífero de Itaituba, en el Estado de Pará, se ha hallado restos de Mastodontes, Perezosos gigantes, Gliptodontes -parientes enormes de los actuales Armadillos, que podían alcanzar hasta una tonelada de peso- Ronsocos de grandes dimensiones, Camélidos y Toxodontes, así como otros animales cuyo gran tamaño contrasta con la estatura relativamente pequeña de la Fauna de hoy. Esa presencia es interpretada por varios autores como señal de la existencia de espacios grandes y abiertos en el territorio Amazónico, lo que guardaría coherencia con las ideas de la Teoría de los Refugios del Pleistoceno (Webb, 1996, 1999; Croft, 2001; Rossetti *et al.*, 2004).

Es notorio que entre 50,000-10,000 años atrás, se ingresa a un umbral en que los ambientes terrestres experimentan la desaparición de la Megafauna hasta entonces presente, que había coexistido con especies más modernas, y cuya ausencia es subseguida por el predominio de las últimas. Este proceso afecta también al territorio peruano.

En ese lapso se extinguen Animales como Armadillos Gigantes, Mamuts, Tigres Dientes de Sable y otros. No está clara la razón de esta erradicación, ocurrida al unísono a nivel global. Algunas de las explicaciones propuestas apuntan a la caza por poblaciones humanas en creciente expansión. También, a la agudización de las condiciones de frío vinculadas al Último Máximo Glaciar, con efectos en cascada en la involución de hábitats favorables, la desaparición de los grandes herbívoros, y la de sus predadores. Es posible que algunas características Biológicas de las especies de Megafauna, como una baja tasa de reproducción, hayan gravitado en su contra (Graham, 2011). Eventos como la expansión de enfermedades, de lo cual hay un ejemplo en el **Recuadro 13-14**, podrían también haber jugado un rol en este contexto.

Desde el umbral de tiempo mencionado hacia adelante, el paisaje de la Fauna silvestre peruana consolida la composición de especies que conocemos en la actualidad.



## LOS BIOMAS DEL PERÚ EN EL TIEMPO

### BOSQUE TROPICAL DEL PACÍFICO

#### Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota

La Ecorregión reconocida como Bosque Tropical del Pacífico (Brack, 1986; Brack y Mendiola, 2010) se extiende actualmente en el extremo Norte de la Costa peruana, en el Departamento de Tumbes, y está constituida por un Bosque Tropical Pluvial denso, similar en su composición de Flora, Fisionomía y estructura al que se observa en la Amazonía de Iquitos.

Los estudios sobre las características actuales de esta formación son escasos, y aun más los indicios sobre su génesis y su pasado. Pese a que es un territorio de bajura, está adyacente al extremo Norte de los Andes peruanos, y relacionado al Dominio de los Andes del Norte, el cual ha resultado de una dinámica Geológica sumamente compleja.

Desde inicios del Cretáceo, 144 Ma, hasta fines del Eoceno, 37 Ma, los territorios del NorOeste del Perú y SurOeste de Ecuador habrían estado más relacionados Geológicamente a la interacción entre la Placa de Cocos y la Placa suramericana, que a la de ésta y la Placa de Nazca, como sucede en el resto del territorio peruano (Kennan y Pindell, 2012; Cediél *et al.*, 2003).

Tres depósitos fosilíferos relativamente cercanos, el de Belén, colindante a la Península de Illescas en Piura, datado en unos 30 Ma; contemporáneo a éste, el del Bosque Petrificado Piedra Chamana (**Recuadro 8**), y el de Talara, mucho más reciente, Pleistoceno (Lemon y Churcher, 1961; Seymour, 2010; Manchester *et al.*, 2012), así como la

dinámica del relieve en el ámbito a lo largo del tiempo (ver **Tabla 5** para el ámbito Andino inmediato), permiten una visión tentativa del devenir de este Bioma en el tiempo.

En momentos preAndinos, este territorio y sus zonas colindantes habrían estado sumergidos en el mar, situación que se habría prolongado posiblemente hasta las postrimerías del Cretáceo, unos 67 Ma, cuando la regresión generalizada de aguas Oceánicas habría permitido el drenaje y conformación de tierras firmes en muchas áreas de Suramérica (Lundberg *et al.*, 1998; Graham, 2011).

Entre 58-50 Ma, los inicios de la Orogenia Andina habrían elevado la cordillera de la Costa y territorios colindantes en puntos cercanos, como la cordillera de los Amotapes. Para ese momento, varias localizaciones suramericanas evidencian ya la existencia de Bosques húmedos Tropicales similares a los actuales. El clima propio de este lapso, el Óptimo Climático del Eoceno, favorece la expansión de los Bosques y su Diversidad asociada (Jaramillo *et al.*, 2010a, 2010b).

A unos 30 Ma, los remanentes del Bosque Petrificado Piedra Chamana, así como evidencias Geológicas, reflejan que los Andes del Norte del país aun no se habían levantado, o tenían elevaciones incipientes; Bosques pluviales similares a los de la Amazonía actual se extendían en áreas de este territorio. Imperaban, también, niveles de temperatura y humedad elevados, concordantes con la presencia de Forestas húmedas. El cercano yacimiento fosilífero de Belén contiene el ensamblaje más diverso de frutos hallado en territorio suramericano para este período, evidenciando una alta diversidad de Flora (Noble *et al.*, 1990; Woodcock *et al.*, 2009; Manchester *et al.*, 2012). Posiblemente, una conexión Biogeográfica entre este realme y el Bosque Amazónico de la Selva Baja habría ya estado establecida en estos momentos, a juzgar por la composición de la Flora Fósil encontrada en los yacimientos de Belén y Piedra Chamana.

Hacia 15-10 Ma, durante el Mioceno Tardío a Plioceno, se corporiza el levantamiento del ramal de los Andes del Norte del Perú, entre las latitudes aproximadas de Chiclayo y Cajamarca (Noble *et al.*, 1990; Woodcock *et al.*, 2009). Este evento habría ocasionado el cierre paulatino del corredor Biológico que unía la Amazonía y los Bosques del extremo NorOccidental del país. Entre 5-2 Ma, al alcanzarse las altitudes actuales de los Andes del Norte, esa conectividad habría

quedado anulada para la mayor parte de plantas y animales. La situación de desconexión posterior explicaría las variantes de especies Amazónicas actualmente visibles en el Bosque tropical del Pacífico, como las de algunos árboles de Moráceas que muestran Subespecies diferenciadas en las dos vertientes (Berg, 1972).

A partir de los 2 Ma, el yacimiento Fosilífero de Talara, aunque situado al Sur de esta formación Ecológica, permite apreciar cómo, a lo largo de esta época y posiblemente en momentos anteriores también, conjuntos de especies de Fauna ya extintas, como Tigres Dientes de Sable, convivieron con otras modernas, como los Felinos propios de la Amazonía actual, en este mismo territorio (Lemon y Churcher, 1961; Seymour, 2010; **Recuadro 12**),

En relación al Pleistoceno, también, algunos autores han sugerido que los ciclos Glaciares característicos de éste habrían determinado fluctuaciones en la temperatura de las aguas Oceánicas adyacentes, acarreando alternancias de humedad y aridez en sus espacios de influencia, con las consecuentes pulsaciones de retracción-expansión de las formaciones Ecológicas cercanas (Simpson, 1971, 1975).

## **BOSQUES DE MANGLAR**

### **Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota**

El desarrollo del entorno físico de los actuales Manglares peruanos se halla relacionado a la dinámica de levantamiento de los Andes en el extremo Norte del país, así como la del área de la Deflexión de Huancabamba y sus zonas adyacentes, pormenorizada en el **Capítulo 4**. También, a la secuencia de incursiones marinas ocurridas desde el Mesozoico-Cretáceo, y de modo particular, a las elevaciones Eustáticas del nivel Oceánico que han tenido influencia directa en la porción Norte del territorio del Perú.

Hay pocas dudas sobre que las formaciones de Manglar se extendieron en el pasado remoto en áreas mucho más extensas del territorio peruano. Posiblemente abarcaron territorios más amplios de la Costa

Norte, involucrando parte de las tierras a lo largo de la Deflexión de Huancabamba, que se mantuvo bajo el nivel del mar durante períodos relativamente largos, hasta la llanura de la Amazonía. Allí ocuparon parte de las vastas extensiones del Sistema Acuático Pebas, cruzando la frontera Norte del país y abarcando sectores de Brasil, Ecuador, Colombia y Venezuela.

Algunos linajes de plantas propias de los Manglares podrían ser de antigüedad apreciable, como es el caso del Género *Nypa* (Palmáceas), que se remonta a unos 69 Ma, a fines del Cretáceo (Tomlinson, 1986). Hace unos 45 Ma, los árboles de Mangle del Género *Rhizophora* aparecen en el registro Fósil en territorio americano, en el ámbito del Caribe. A partir de ese momento, tienen presencia casi continua en el registro. Los Manglares modernos, como *Rhizophora mangle*, se habrían originado hace unos 11 Ma (Graham, 2006c).

Para el Paleoceno, 66-58 Ma, existen ya registros de Palmeras del Género *Nypa*, características de Manglares, en el Norte de Colombia (Gómez-Navarro *et al.*, 2009).

Entre 53-20 Ma, a lo largo de las primeras fases de existencia del Sistema acuático Pebas en la Amazonía peruana, hay una influencia Oceánica gradualmente más débil hacia la periferia de la región Iquitos. Durante este largo lapso, y particularmente hacia sus postrimerías, hay evidencias de la presencia de Manglares, que habrían ocupado espacios de cierta importancia en algunos momentos (Hoorn, 1994; Hoorn *et al.*, 2010).

A partir de unos 20 Ma, sucede la metamorfosis del Sistema Pebas hacia la predominancia dulceacuícola, y la expansión de lagos y pantanales en la bajura de la Amazonía. A lo largo de este período debió haberse producido una lenta involución de los territorios ocupados por Manglares, aunque su presencia se ha evidenciado allí hasta las postrimerías del Mioceno, unos 5 Ma (Hoorn, 1994). Estudios realizados en Colombia sugieren que desde 5-2 Ma en adelante, la extensión y composición de la Flora de los Manglares Neotropicales habrían sufrido cambios drásticos, posiblemente relacionados a la influencia Andina en drenaje de los sistemas de marismas continentales (Gómez-Navarro, 2009).



A partir de los 13-11 Ma, se habría producido el confinamiento de los Manglares que actualmente ocupan zonas de la costa Norte peruana, luego del cierre del Portal NorOeste Andino. Alrededor de 7 Ma, las incursiones marinas a tierra firme suramericana habrían cesado, dejando los Manglares reducidos a solamente los ambientes pericontinentales.

## DESIERTO DEL PACÍFICO Y LOMAS

### Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota

La Costa peruana, a partir de los 4° de latitud Sur, y progresivamente hacia su tercio más sureño, está conformada por ambientes desérticos. Esta situación contrasta con la que se observa hacia el Norte de dicho límite, ámbito en cuyo extremo hay formaciones húmedas.

En las siguientes líneas nos referimos a los territorios Central y Sur de la Costa peruana, a partir del límite mencionado. Actualmente, poseen condiciones de Hiperaridez notables; la Precipitación Total Promedio en la Costa Sur del Perú es de 2-15 mm / año, y en el Desierto de Atacama es menos de 1 mm / año, constituyendo el ambiente más seco del Globo (Hartley y Chong, 2002; Hartley, 2003; Hartley *et al.*, 2005).

La Ecología de la Costa peruana en su conjunto es condicionada, en gran medida, por la temperatura de la Corriente de Humboldt (**Recuadro 7**). A través de la historia Geológica, varios eventos y factores han afectado a esta última. Los más notables han sido la dinámica Tectónica ocurrida entre los continentes Suramericano, Centroamericano y Antártico, la temperatura global, y la de los casquetes Polares, particularmente el Antártico.

El lapso entre 144-65 Ma, el Cretáceo, estuvo caracterizado por elevaciones alternantes de la temperatura en todo el planeta, traducidas en derretimiento de los casquetes Polares y elevaciones Eustáticas en el nivel de los Océanos, a la par que regresiones y expansiones de los territorios Costeros. Al menos durante su primera mitad, la Costa peruana estuvo bajo el nivel del mar. Hace unos 67 Ma, se produjo una notoria regresión de aguas Oceánicas, propiciando el establecimiento de tierras firmes a lo largo de los litorales del mundo (Graham, 2011). A partir de este momento, los procesos de sedimentación en localizaciones a lo largo de la franja costera se hacen evidentes, y han dejado importantes remanentes Fósiles.

El **Óptimo Climático del Eoceno (OCE)**, entre 58-55 Ma, se caracterizó por temperaturas mayores a las actuales; las aguas Oceánicas, sobre todo las Tropicales, experimentaron también una elevación de Temperatura. Este fue un momento de gran expansión de la vegetación. Sabemos que para 58 Ma, Bosques Tropicales con algunas características modernas, en el sentido de una estructura y presencia de Flora compatible con la actual, ya se habían establecido en áreas de Suramérica correspondientes a la Amazonía. No es claro cuán al Oeste se extendían, en esos momentos en que aun no se había levantado la cordillera de los Andes, o sus rudimentos se hallaban aun por debajo de unos 400 m (Hancock y Kauffman, 1979; Parrish, 1993; Gregory-Wodzicki, 2000; Wilf *et al.*, 2003; Graham, 2006b, 2011; Antonelli *et al.*, 2009; Jaramillo *et al.*, 2010a, 2010b).

Hasta unos 50 Ma, a inicios de la Era Cenozoica, la Cordillera Andina estaba recién iniciando tenues desarrollos. Los paisajes de tierra firme del territorio costero habrían constituido, en muchas áreas, un continuo con los paisajes situados hacia el Este. Algunos autores señalan, asimismo, que en su tercio Norte pudo haber sido más húmedo que en la actualidad (Seymour, 2010).

Entre 40-30 Ma, lapso conocido como la *Reciente edad del Hielo*, el clima global sufrió un descenso de temperatura, con una masiva expansión de los casquetes Polares, afectando sobre todo al Hemisferio Sur. La temperatura del fondo marino se habría reducido 4-5° C (Stanley, 1989). Estas condiciones habrían repercutido en la Corriente de Humboldt, y la expansión de ambientes semiáridos o áridos a lo largo de la Costa Oeste de Suramérica.

Alrededor de 25-23 Ma, una pulsación de baja temperatura y aridez se reitera en el Hemisferio Sur. Hay cierto consenso sobre que en este lapso ya se habían establecido condiciones semiáridas hasta Hiperáridas en los tercios Central y Sur de la Costa peruana, agudizando la involución de las formaciones subhúmedas hacia áreas relictuales. El momento preciso en que la moderna condición de Hiperaridez se establece en la Costa Central y Sur del Perú, y el desierto de Atacama, es controversial, e interpretada por diferentes autores en 25 Ma (Dunai *et al.*, 2005), 14 Ma (Alpers y Brimhall, 1988) y 6-3 Ma (Hartley y Chong, 2002; Hartley, 2003; Hartley *et al.*, 2005); habría afectado de manera especial al sector entre los 12°-20° Sur (Dillon *et al.*, 2003).

Entre 15-4 Ma, evidencias sedimentológicas reafirman una prevalencia de las condiciones de semiaridez o aridez a lo largo de los Andes Centrales y el margen Oeste de Suramérica, que deben haber afectado de modo particular la Costa Central y Sur del Perú. Igualmente, en este lapso, varios episodios de desecación afectan al planeta, sobre todo en el Hemisferio Sur (Hartley, 2003).

Hacia 5 Ma, se produce el **Evento Mesiniano**, otro período de declive de la temperatura global. A raíz de éste, se habría exacerbado la sequedad de las masas de aire costeras, resultando en la formación de algunos de los desiertos más vastos del planeta, como los de Sahara y Namibia en África, y Perú-Atacama, en Suramérica. Para este momento, el proceso de aridificación de los desiertos costeros del Centro y Sur del Perú, y Centro y Norte de Chile, ya se había consolidado. Entre 4-3 Ma se habrían alcanzado las modernas características de Hiperaridez (Alpers *et al.*, 1998; Gregory-Wodzicki, 2000; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Hartley y Chong, 2002; Hartley, 2003; Houston *et al.*, 2003; Rech *et al.*, 2006; Garzzone, 2008).

Durante los períodos Glaciares del Pleistoceno, de acuerdo a varias líneas de evidencia, el enfriamiento de aguas de la Corriente de Humboldt frente a las costas peruanas y ecuatorianas se habría exacerbado. Estudios de los depósitos de Guano de las Islas, y del polen del ámbito costero, sustentan la interpretación de una Costa Pacífica con marcada aridez hasta los 650 m de altitud, durante los episodios Glaciares (Hutchinson, 1950; Colinvaux, 1972; Simpson, 1975).

Todo lo descrito en los párrafos anteriores nos hace percibir a los Biomas costeros del Centro y Sur del Perú como formaciones recurrentemente impactadas por ciclos de aridez y fragmentación, que han empujado a estos ambientes hacia condiciones de Diversidad gradualmente empobrecida, pero también provista de altos niveles de endemismo.

La condición de Hiperaridez habría acarreado la retracción y pérdida de conectividad de las formaciones Ecológicas emplazadas a lo largo de la Costa peruana y chilena. El desierto de Atacama habría conformado una barrera infranqueable para la mayor parte de las especies de plantas. Estudios enfocados en las herbáceas *Nolana* y otras hierbas y arbustos propios de Lomas y formaciones desérticas, hacen pensar que muchos de sus procesos importantes de diferenciación estarían relacionados a la dinámica climática y litoral sucedida, y el aislamiento producido en áreas relictuales de vegetación (Dillon *et al.*, 2003).

Se habría producido también un incremento de las especies únicas. La vegetación de las Lomas se halla plena de especies que solamente existen en estos Oasis de humedad. Los mayores niveles de endemismo son observables sobre todo en el sector Sur peruano y Norte de Chile, entre 15°-18° S, y exceden frecuentemente el 40% de las especies de cada Loma en particular. La familia Nolanáceas, propia de estos espacios, posee unas 70 especies endémicas de Lomas (Dillon *et al.*, 2003, Dillon, 2005).

### **Flora – Perspectivas y avances recientes sobre su origen y desarrollo**

La cronología de algunos linajes propios de las Lomas ha sido estimada empleando técnicas moleculares. Tal es el caso del Género *Poissonia*, de la familia Leguminosas, el cual tiene especies endémicas en el desierto de Atacama, y también en los valles interandinos del Perú y Bolivia (Pennington *et al.*, 2004). Los estudios realizados revelan que la diversificación del conjunto principal de especies dentro de este grupo se inició unos 18 Ma, y habría continuado con intensidad hasta hace unos 5 Ma, coincidiendo con el contexto de la aridificación de los entornos de la Costa Sur del Perú y Norte de Chile descrito en los párrafos anteriores.

## BOSQUES DEL FLANCO OESTE DE LOS ANDES, SERRANÍA ESTEPARIA Y BTES ANDINOS

### BOSQUES DEL FLANCO OESTE DE LOS ANDES

#### Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota

##### Bosques por debajo de 1500 m

La mayor extensión de Bosques del flanco Oeste Andino se observa en el tercio Norte del país. Esto es consecuencia de los mayores niveles de humedad allí existentes.

Los territorios de la Costa Norte han estado históricamente influenciados por el proceso de Orogenia asociado a la Deflexión de Huancabamba. Entre 53-13 Ma, ésta se mantuvo bajo el nivel del mar o a elevaciones poco significativas, constituyendo un Portal de ingreso de trasgresiones marinas recurrentes.

Hasta hace unos 40 Ma, en el territorio de la Costa Norte peruana, en el escenario de una cordillera aun sin elevaciones significativas, estudios como el del Bosque Petrificado Piedra Chamana en el Departamento de Cajamarca, mostrado en el **Recuadro 8**, revelan que áreas de las llanuras habrían albergado Bosques Húmedos compatibles con aquellos de las bajuras de la Amazonía. En esos momentos, la trasposición de humedad desde el Este, en carencia de elevaciones notorias en la Cordillera Andina, habría contribuido a un paisaje posiblemente subhúmedo hasta húmedo, extendido al menos en el tercio Norte de la Costa, tal vez influyente hasta sectores de su tercio Central (Seymour, 2010).

## **Bosques por encima de 1500 m**

Actualmente, en lo que respecta a la presencia de Bosques de las vertientes Oeste y Este del Ande peruano, sobre los 1500 m, hay una diferencia notoria. Los Bosques montanos y premontanos del Este forman un cinturón bastante continuo, en tanto que en la vertiente Oeste, las condiciones áridas determinan un paisaje desértico, con presencia esporádica de parches de vegetación relictual.

Hace 40-30 Ma, en el paisaje de los Andes en formación, que se iniciaban como una cadena colinosa de bajas altitudes, los vientos habrían traspuesto, en varios sectores, el área actualmente ocupada por la Cordillera, acarreando nubes y flujos de humedad en dirección Este-Oeste.

A unos 30 Ma, la localización Fosilífera de Belén, cercana a la Península de Illescas, Piura, revela una alta Diversidad vegetal en el ámbito, y la presencia de ensamblajes de especies relacionados a la Amazonía (Manchester *et al.*, 2012). Para el Pleistoceno, indicios similares se desprenden del yacimiento Fosilífero de Talara (Lemon y Churcher, 1961; Seymour, 2012).

En relación al origen de los Bosques relictuales actualmente existentes en el Flanco Oeste de los Andes, son saltantes dos episodios en el tiempo.

Primeramente, hasta unos 15-10 Ma, en momentos previos a la elevación de los Andes hasta la altitud de intercepción de la humedad procedente del Este, habría sido posible que este flanco, especialmente por encima de 1500 m, estuviese cubierto por una franja de Bosque subhúmedo a subxerófilo con cierta continuidad (Simpson, 1975). Posteriormente se habría desencadenado la fragmentación o agudización de ésta en las formaciones vegetales en esta vertiente. Este efecto habría producido el aislamiento de poblaciones, así como la conformación de los abundantes endemismos observables en esos relictos.

Un segundo episodio relacionado a estas formaciones sucede a partir de 2 Ma, bajo la influencia de los eventos Glaciares del Pleistoceno. Éstos habrían agudizado el patrón climático Bipolar en la vertiente Oeste de los Andes peruanos, ocasionando disminuciones de la precipitación en los territorios cercanos al nivel del mar. Sincrónicamente, se habrían producido incrementos de ésta a partir de unos 2000 m, determinando la expansión de la franja de vegetación allí emplazada. La precipitación en las partes altas habría sido mayor que la actual, durante esos períodos (**Recuadro 7; Figura 12**, pg. 159). Esto habría determinado la expansión de los Bosques y una mayor continuidad de la vegetación por encima de los 650-2000 m, con un contrapunto durante los episodios Interglaciares de temperaturas cálidas, como el actual, en los cuales ella se habría fragmentado. Como resultado de ese proceso, se habría promovido la formación de relictos de Biota aislados en la vertiente Oeste. Las comunidades y especies en ellos, sometidas a una situación de aislamiento, habrían incrementado su diferenciación entre sí, regidas por procesos Alopátricos. Un caso ilustrativo en este sentido, notable por su cantidad de endemismos, es el Bosque de Zárate, en las cercanías del poblado de San Bartolomé, en la carretera Lima-La Oroya (Koepcke, 1958; Koepcke, 1961; Simpson, 1974, 1975, 1986).

## **BOSQUE TROPICAL ESTACIONALMENTE SECO (BTES)**

### **Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota**

Los Biomas emplazados en los valles secos de los Andes se caracterizan por un elevado número de especies endémicas de Flora y una alta Diversidad Beta (Linares-Palomino, 2006; Linares-Palomino, 2011; Pennington y Ratter, 2006; Särkinen *et al.*, 2011).

El desarrollo Evolutivo de algunos grupos de plantas propios de estos ambientes se ha documentado mediante el estudio de Filogenias moleculares. Un primer hallazgo es que los linajes de plantas allí existentes son relativamente antiguos, frecuentemente originados y diversificados entre 20-2 Ma, con anterioridad a los sucesos Glaciares del Pleistoceno.

En segundo término, las Filogenias estudiadas se hallan altamente estructuradas geográficamente, en otras palabras, las Clades obtenidas muestran una coherencia en áreas determinadas, cuando son analizadas en la perspectiva Geográfica.

Un tercer hallazgo es que las comunidades vegetales de los BTES se habrían mantenido muy estables en su composición ante el paso del tiempo. La vegetación seca al interior de valles como el Apurímac y el Marañón, aislada por largo tiempo entre cordilleras elevadas, habría recibido muy escasa migración desde el exterior. Adicionalmente, por su propia naturaleza Xerófila, habría resistido mejor la severidad climática de momentos posteriores, marcados por frío y sequedad, como los que caracterizaron al Pleistoceno, por lo cual sus niveles de extinción habrían sido también bajos. Ello habría saturado aun más la ocupación y espacios en este sistema Ecológico, haciendo difícil el establecimiento de especies ingresantes desde el exterior (Pennington *et al.*, 2009).

Dada la antigüedad de sus linajes y sus altos niveles de endemismo, BTES en valles como los mencionados pueden interpretarse como “museos” de especies únicas, con alta prioridad en términos de conservación, la que contrasta con el escenario actual de cobertura de Áreas Protegidas designadas en estas formaciones (Pennington *et al.*, 2010; Särkinen *et al.*, 2011)



## SERRANÍA ESTEPARIA

### Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota

La Ecorregión de la Serranía Esteparia, a lo largo de su formación como parte de la cadena montañosa Andina, ha estado sometida a varios procesos notables, influyentes en las formaciones y organismos allí albergados.

El primero de ellos tiene que ver con la configuración del relieve. La Orogenia, al desplegar territorios reticulados, y los procesos de excavación de cuencas profundas y de largos recorridos, han determinado la existencia de espacios con alta capacidad de confinar y aislar las poblaciones de algunos organismos dentro de ellos, hecho reflejado en una elevada Tasa de endemismos existentes en algunos valles. Se ha enfatizado que, además de las características de confinabilidad generadas por el relieve, las zonas altas de algunos de éstos presentan condiciones áridas y gélidas, limitantes para la colonización desde el exterior, constituyendo una barrera al ingreso de organismos migrantes. Ejemplos documentados en ese sentido, son las cabeceras de los valles del Marañón y del Apurímac, en los cuales hay notorios contenidos de especies únicas, y también evidencias de una situación de desconexión prolongada. La cronología de la Diversificación ocurrida en estos valles para varios grupos de plantas Leguminosas, como el Género *Mimosa*, son coincidentes con el devenir del relieve a lo largo del tiempo (Weigend, 2002; Särkinen *et al.*, 2011).

El segundo está relacionado a la evolución del clima. El Óptimo Climático del Eoceno, aproximadamente 58-55 Ma, anterior a elevaciones notorias de la cordillera Andina, trajo consigo la generalización de climas Tropicales, con una tendencia a la expansión de la vegetación Neotropical. Es posible que bajo estas condiciones se

haya producido cierta expansión de formaciones Ecológicas precursoras en el ámbito de la actual Serranía Esteparia.

No obstante, a partir de unos 37-34 Ma, el clima global evidencia un declive hacia condiciones de frío y aridez, que habrían afectado de modo particular a este ámbito. Alrededor de 10 Ma, los Andes se habrían consolidado como barrera ante la humedad procedente del Este, y la Hiperaridez se habría establecido en el margen Oeste del territorio peruano, principalmente en las Costas, en las latitudes Central y Sur (Hartley y Chong, 2002; Hartley, 2003; Dunai *et al.*, 2005; Hartley *et al.*, 2005). Este largo período, en la Serranía Esteparia, habría estado marcado por la retracción de formaciones vegetales hacia los espacios más húmedos, como fondos de valles, hoyadas y laderas menos expuestas. Se ha evidenciado que en el umbral correspondiente a 10 Ma, mediados del Mioceno, se produce una expansión de la vegetación de Sabanas y otras formaciones secas a nivel de todo el planeta (Jaramillo, 2012).

Un tercer hecho que podría haber sido influyente en las formaciones Ecológicas de la Serranía Esteparia tiene conexión con los eventos Glaciares que caracterizaron al Pleistoceno, a partir de 2 Ma. La alternancia de lapsos fríos y cálidos, correspondientes a los Ciclos de Glaciación e Interglaciación, habría desplazado la vegetación altitudinalmente, promoviendo erradicaciones e invasiones sucesivas de comunidades de organismos que se desplazaban en su rango de altitud a lo largo del tiempo. Se ha observado que procesos de Diversificación Parapátrica y Alopátrica podrían haber resultado de estas fluctuaciones, tal como es propuesto por la Teoría de los Refugios del Pleistoceno, desarrollada en el **Capítulo 5** (pg. 254).

Elementos de la Flora Andina característicos de la Serranía Esteparia, como la Familia de la Papa, Solanáceas, habrían estado presentes en este territorio desde momentos preAndinos, experimentando una conspicua Diversificación desde el Eoceno Temprano, hacia 50 Ma (Dillon, 2005). Las Compuestas (Asteráceas) son recién registradas en en tierras Neotropicales en momentos más recientes, desde unos 24 Ma, en la frontera Oligo-Miocena; tal es el caso de los arbustos de Tola, *Baccharis*. Linajes más evolucionados de éstas, como las *Vernonia*, pertenecientes a la Tribu Vernoniae, aparecen aun más recientemente, a unos 6-7 Ma, en la frontera Mio-Pliocena (Graham *et al.*, 2001).

## PUNA

### Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota

Los Biomas Altoandinos como la Puna y los Páramos iniciaron su Evolución una vez que las cumbres alcanzaron alturas por encima de unos 3000 m. Esto se habría producido muy recientemente en términos relativos, hace unos 5-2 Ma, en el caso del Perú (Gregory-Wodzicki, 2000). Hay señales de que algunos de los linajes propios de la Puna procederían de ancestros distribuidos en tierras bajas, cargados en altitud por el proceso de Orogenia. Tal es el caso de los Peces del Género *Orestias* de las Lagunas Altoandinas, que poseen escasos representantes en las redes Hidrográficas de las tierras bajas, como la cuenca del Urubamba y otras del sur peruano y boliviano (Lundberg *et al.*, 1998; Schaefer, 2011).

A lo largo del Pleistoceno, los ciclos Glaciares habrían disminuido unos 8°-12°C la temperatura de los ambientes de los Andes (Farrera *et al.*, 1991; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Rull 2004; Vonhof y Kaandorp, 2010; Cárdenas *et al.*, 2011). Registros de material Fósil y polen de comunidades vegetales en las vertientes Andinas evidencian que éstas se habrían desplazado hacia abajo desde sus ambientes originales, durante los ciclos de baja temperatura. Ese corrimiento en descenso habría incluido Bosques Altoandinos de Quinales *Polylepis*, Pastizales, Páramos y Bosques Montanos Nublados, los cuales habrían descendido 1000-1500 m en el Dominio de los Andes del Norte de Suramérica. Estos eventos habrían tenido una contrapartida en sentido inverso, durante los períodos Interglaciares, en los cuales la Temperatura aumentó (Duellman, 1982; Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001).

Cumbres de montañas recién desplegadas y zonas Altoandinas de desarrollo reciente habrían ofrecido nuevos nichos desocupados para el establecimiento de animales y plantas. Algunos linajes habrían ingresado a éstos desde zonas colindantes suramericanas, pero la fracción más significativa de ellos lo habría hecho desde áreas lejanas

del hemisferio Norte, o desde las tierras frías Australes. Estos linajes habrían invadido las nuevas áreas, pre-adaptados a las condiciones frías. El concepto de linajes de plantas tendiendo a ocupar ambientes similares o parecidos a los de sus ancestros es central en el Paradigma del Conservatismo de Nichos, expuesto en el **Capítulo 5** (pg. 261); habría jugado un rol fundamental en la Evolución de los Biomas AltoAndinos (Donoghue, 2008).

En la perspectiva de estos Bosques, los episodios Glaciares y la Compresión Climática Cuaternaria los habrían expandido a extensiones mayores, al ampliar hacia menores altitudes su rango de distribución; en los períodos Interglaciares de elevación de temperaturas, habrían sufrido el proceso inverso, contrayéndose y dando lugar a fragmentos aislados. En estos últimos, se habrían promovido procesos de diferenciación, ocasionando una diversificación relativamente reciente. Es posible que éste haya sido el caso en algunos grupos como los árboles de Quinual, *Polylepis*, las plantas-roseta de *Espeletia* y los arbustos de *Lupinus*, cuya mayor Radiación Evolutiva se habría producido alrededor de 2 Ma (Simpson, 1975, 1986, Cuatrecasas, 1986; Kerr, 2004; Hughes y Eastwood, 2006).

Se ha hecho notar la simetría del escenario producido por la fragmentación de la vegetación Altoandina a raíz de los episodios Interglaciares, y la condición de aislamiento de las islas en un archipiélago. De este modo, se ha enfatizado la posibilidad de emplear los conceptos centrales de **Biogeografía de las Islas**, para interpretar los procesos de Diversificación ocurridos en las fases Glaciares en los Andes Tropicales. En el caso de Bosques fragmentados en los Andes, relictos de pequeña extensión serían equiparables a islas, y el área de continente estaría representada por los núcleos de Bosque más extensos en escala regional. Estudios enfocados en la diversidad de Aves en fragmentos de Bosques Altoandinos guardarían coherencia con los postulados de la Teoría de las Islas, mostrados al final del **Capítulo 1** de este libro (Vuilleumier, 1970; Simpson, 1975; Hughes y Eastwood, 2006).

## SELVA ALTA O YUNGAS - BOSQUES MONTANOS NUBLADOS (BMN) Y BOSQUES HÚMEDOS PREMONTANOS DEL FLANCO ESTE

### BOSQUES MONTANOS NUBLADOS (BMN)

#### Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota

Hasta unos 90 Ma, durante el Cretáceo, el territorio correspondiente al ramal Este de los Andes habría estado totalmente sumergido en el mar. Luego de estos momentos, la tierra firme habría comenzado a extenderse, bajo el efecto de una notoria regresión marina que se generalizó hace unos 67 Ma, y también, del proceso de elevación de la cordillera Andina, activado de modo particular alrededor de 30 Ma (Somoza, 1998; Sempere *et al.*, 2008, Graham, 2011).

En el contexto Ecológico, es importante el momento en que el levantamiento de la cordillera Este alcanza el umbral de elevación que la convierte en una barrera efectiva para el paso de la humedad acarreada desde la llanura Amazónica, como se ha referido en el **Recuadro 9**.

Hace 15-10 Ma se habría alcanzado la altitud de intercepción de la humedad acarreada desde el Este, en el SubDominio del Altiplano y los Andes del Perú Central. A nivel de todo el Ande, la consolidación de dicho proceso se habría dado con tendencia Sur-Norte; habría culminado con la formación de las cumbres montañosas de la cordillera de Colombia en tiempos bastante más recientes, hace unos 3-2.5 Ma (Gregory-Wodzicki, 2000). De acuerdo a algunos autores, esta condición podría haberse alcanzado abruptamente en momentos aun más cercanos, entre 10-6 Ma (Garziona *et al.*, 2008).

Al alcanzar la cordillera Andina la altitud necesaria para la intercepción efectiva de la humedad procedente del Este del

continente, se habría consolidado el cinturón de los BMN de la Amazonía Andina, también llamados *Yungas*, observables hoy en día a lo largo de la vertiente oriental, entre 1800-3500 m. En esos Bosques, las nubes, apiñándose empujadas hacia el flanco de los Andes, conforman el conocido ambiente de forestas montanas y cabeceras de cuencas humedecidas, captadoras de niebla y rocío, surcadas de arroyos de aguas claras que escurren hacia las partes bajas de los valles. La humedad que interceptan procede de áreas a veces muy distantes, ubicadas en las llanuras del ámbito del Amazonas. La Diversidad y dinámica arbórea de estos Bosques puede alcanzar valores similares a los observables en la llanura de la Amazonía (Reynel y Honorio, 2004; Aguilar y Reynel, 2009; Reynel, 2012).

De manera contrapuesta, el efecto en la vertiente Oeste de los Andes habría sido en un decremento en las lluvias y la humedad. Estudios Geológicos que reflejan cronosecuencias de erosión, muestran que la Cordillera Oeste en el Dominio de los Andes Centrales, en general, se tornó significativamente más seca luego que se alcanzó la altitud de intercepción de la humedad procedente del territorio Amazónico (Gregory-Wodzicki, 2000).

La elevación de la cordillera Andina habría jugado el papel de un montacargas, separando poblaciones de organismos originalmente emplazados en un territorio común, desplazando parte de ellos altitudinalmente hacia diferentes sectores. Estudios basados en el polen de localizaciones Andinas confirman que, previamente al desarrollo de los Andes, existieron en sus territorios comunidades vegetales de tierras bajas. El desarrollo de la cordillera, particularmente activado a partir de unos 30 Ma, afectó a Bosques que ya ostentaban sus características modernas en términos de composición y estructura (Burnham y Graham, 1999; Graham *et al.*, 2001; Burnham y Johnson, 2004; Graham, 2006b; Trenel *et al.*, 2007; Pennington y Dick, 2010).

El proceso de elevación de la cordillera ha formado de esta manera Taxones disyuntos, uno de ellos acarreado a tierras altas, con una línea de ancestros en las tierras bajas. Por ejemplo, dentro de las Rubiáceas, importante familia de plantas a la que pertenece el Árbol de la Quina, *Cinchona officinalis*, el estudio de especies con distribución actual en las zonas montanas Andinas, sugiere que el proceso de Orogenia habría separado algunos linajes a partir de ancestros emplazados en la

llanura de la Amazonía (Antonelli *et al.*, 2009). Un ejemplo relacionado a este tema se desarrolla en el **Recuadro 13-1**.

A partir de 2 Ma, los BMN, que se habían consolidado en el flanco Este de los Andes en el lapso 15-10 Ma, son afectados por los episodios Glaciares del Pleistoceno, desplazándose verticalmente en las laderas Andinas, bajo una dinámica también referida como Compresión Climática Cuaternaria (CCC). En su desplazamiento, movilizan sus ensamblajes de Flora y Fauna propios. Los episodios de expansión Glaciar, al ocasionar mayor frío y sequedad en las zonas altas, los acarrearán hacia abajo, haciéndolos descender altitudes de hasta 1000-2000 m, comprimiéndolos hacia el Bosque de la Llanura de la Amazonía, con el cual se mantienen en coalescencia por períodos largos.

Durante estos períodos de unificación, se habría producido el ingreso y adaptación de grupos de organismos propios de las formaciones montañas, hacia las bajuras de la Amazonía. Con la recuperación de las condiciones Interglaciares, habría ocurrido el fenómeno inverso, es decir el retorno de la Biota Montana hacia sus altitudes originales, acompañada de elementos de la bajura que ascendían debido a la generación de ambientes más cálidos en cotas de altitud elevadas. Esto habría ocasionado la congregación de linajes que ocupaban estratos altitudinales separados, hacia los territorios cálidos de las bajuras, promoviendo la Especiación Parapátrica (Gentry, 1982).

Algunos autores han propuesto a los reiterados ciclos de CCC como un posible motor de especiación; bajo el marco conceptual de la Teoría de los Refugios del Pleistoceno, expuesta en el **Capítulo 5** (pg. 254), varios autores se han enfocado en los efectos descritos.

Poblaciones de algunas especies de las tierras bajas que habían mantenido conectividad e intercambio reproductivo en momentos en que los Andes aun no se habían elevado, habrían quedado aisladas en flancos opuestos de la cordillera conforme el proceso de Orogenia se desarrolló de modo más completo. Se ha hecho notar que los pasos transmontanos en latitudes Tropicales, representan barreras para muchas plantas a partir de elevaciones relativamente menores, cuando los comparamos con aquellos existentes en latitudes templadas. Este efecto se debe a que en las últimas, las plantas se hallan adaptadas a inviernos por debajo de 0° C, lo cual las hace más capaces y adaptables

al ascenso hacia mayores elevaciones. En contraposición, la Flora Tropical de las tierras de bajura se adapta solamente a un rango estrecho de clima cálido, lo cual magnificaría el efecto de elevaciones relativamente pequeñas (Janzen, 1967; Dick y Wright, 2005; Ghalambor *et al.*, 2006).

El aislamiento de poblaciones acarreado por la Orogenia Andina habría sido un motor generatriz de procesos Alopátricos. Las distribuciones y patrones de diversificación de varios grupos de organismos son coherentes con esta interpretación, por ejemplo en Ranas (Duellman, 1982), Víboras como la Shusupe *Lachesis muta* (Zamudio y Greene, 1997) (**Recuadros 13-7, 13-8**), otros Reptiles (Miralles y Carranza, 2009), Picaflors y otras Aves (Chaves *et al.*, 2007; Sedano y Burns, 2010) y grupos de plantas arbóreas, como Anonáceas (Pirie *et al.*, 2006), Palmeras productoras de Cera del Género *Ceroxylon* (Trenel *et al.*, 2007), y Leguminosas del Género *Dussia* (Pennington *et al.*, 2003; Pennington y Dick, 2010).

Estudios de poblaciones conespecíficas en las vertientes **Trans-** y **Cis-Andinas** documentan divergencias genéticas consistentes con la cronología del levantamiento de la cordillera desde las postrimerías del Mioceno, 5 Ma. Dentro de estos hay pesquisas sobre Peces dulceacuícolas (Perdices *et al.* 2002), Árboles del Bosque húmedo y de Bosques Pre-montanos (Dick *et al.*, 2003; Pirie *et al.*, 2006), Mariposas (Brower, 1994), Sapos (Slade y Moritz, 1998), Murciélagos (Ditchfield, 2000; Hoffmann y Baker, 2003), y otros. Para algunos grupos de organismos, la colonización del territorio Andino, y la transposición de la Cordillera de un flanco hacia el otro, se habrían producido mediante recurrentes eventos de migración, lo cual habría contribuido a la diversificación de las especies en las tierras del Ande y adyacentes (Brumfield y Edwards, 2007; Miller *et al.*, 2008; Patané *et al.*, 2009).



## **BOSQUES HÚMEDOS PREMONTANOS DEL FLANCO ESTE**

### **Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota**

El Bosque Premontano lluvioso en el flanco Este de los Andes conforma un territorio cuya historia está muy relacionada a la llanura de la Amazonía. Fue desarrollado por el levantamiento de los Andes, a lo largo de largo tiempo, y posee características Bioclimáticas bastante compatibles a ésta.

En relación a los suelos, las diferencias son notorias. Un estudio enfocado en los suelos agrícolas de ambos estratos refleja que los que corresponden al estrato Premontano son, en general más fértiles que los de la bajura, aunque sus propiedades son también más variables; adicionalmente, se trata frecuentemente de suelos con textura Limosa y menor acidez, a diferencia de los suelos de la Llanura, arcillosos y con marcada acidez (Villachica, 1980). Estas diferencias Edáficas, establecidas a lo largo del tiempo, podrían haber tenido un significado en la formación de los Biomas allí existentes. Lamentablemente, Bosques Premontanos de suelos ricos, en el piedemonte Andino peruano, están casi totalmente alterados en la actualidad. Este ámbito es el que ostenta las mayores Tasas de deforestación en el país, por sus condiciones favorables para la agricultura (INRENA, 2005).

Áreas de Bosque Premontano suelen presentar altos niveles de endemismo. Se ha sugerido que los linajes endémicos en estas formaciones se habrían diversificado rápidamente en respuesta a la influencia sincronizada de varios factores. Los más notables habrían sido el aumento en la precipitación pluvial al alcanzar los Andes la altitud de intercepción de la humedad procedente del Este, entre 10-5 Ma; con ello, el ingreso masivo de nutrientes en los suelos, por el depósito de sedimentos acarreados; adicionalmente, el cambio en los patrones de drenaje de las redes Hidrográficas como resultado de cambios en el relieve, de los cuales es un ejemplo el levantamiento del Arco de Fitzcarrald, 4 Ma.

El estudio de varios linajes basado en Filogenias moleculares, refleja que los cambios mencionados podrían haber actuado como promotores de Diversificación, al maximizar la cantidad de nichos Ecológicos disponibles. Uno de los Géneros arbóreos característicos, la Leguminosa *Inga*, revela Tasas de Diversificación elevadas que son cronológicamente coincidentes con los eventos descritos en el párrafo anterior (Richardson *et al.*, 2001; Kay *et al.*, 2005; Särkinen *et al.*, 2007).

Un aspecto de importancia Biogeográfica para el Bosque Premontano es su adyacencia al estrato Montano. Esta colindancia, a lo largo del Pleistoceno, desde 2 Ma, habría implicado reiterados descensos de la vegetación Montana invadiendo las áreas Premontanas, y viceversa, en un vaivén que habría actuado como un motor de Especiación Parapátrica, tal como se ha descrito para la formación anterior.

## **BOSQUE TROPICAL AMAZÓNICO DE LA SELVA BAJA**

### **Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota**

Alrededor de 100 Ma, una ola de altas temperaturas se habría establecido globalmente, derritiendo los casquetes polares, y ocasionando que el nivel Oceánico se eleve en todo el planeta, invadiendo casi un tercio de las superficies continentales existentes. Se habría producido también un incremento de los niveles de CO<sub>2</sub> en la atmósfera, propiciando una gran expansión de vegetación terrestre, en niveles que no han sido alcanzados nuevamente. Entre 100-85 Ma, gran parte del territorio peruano se hallaba aun bajo el nivel del mar, tal vez intercalado por escasas prominencias esporádicas sin mucha elevación (Parrish, 1993; Graham, 2011; Peralta-Medina y Falcon-Lang, 2012).

Cercanamente a los 100 Ma, durante el Estadío Albiense del Mesozoico-Cretáceo, se observan restos de antiguos *Pteranodon* en la localización Huanzalá-Huallanca de las cabeceras de la actual cuenca del Marañón, Departamento Huánuco; se trata de un linaje de Saurios que sobrevolaban ambientes costeros y acuáticos en busca de peces para alimentarse. Más hacia el Este de este ámbito, se han encontrado restos de otro, *Halisaurus*, un Mosasáurido marino cuya presencia en el ámbito habría sucedido a lo largo del Santoniense, unos 88-80 Ma, y refleja la presencia de una Fauna muy diferente a la moderna (Bennet, 1989; Caldwell y Bell, 1995).

Para los 90-70 Ma, en el ámbito Sur del país, en la Formación Sedimentaria Vilquechico, se han hallado huellas de Dinosaurios y Ornitosaurios que deambularon en esos entornos, hoy correspondientes al extremo NorEste del Lago Titicaca, Departamento Puno; también, en Sicuani, y Cuzco, Departamento de Cuzco (Jaillard *et al.*, 1993). En el lapso inmediato anterior a la frontera Cretáceo-Terciario, unos 65 Ma, hay evidencias de presencia de Saurios y otros animales Mesozoicos en ambientes que correspondieron a la Amazonía Central y Sur, donde pulularon en un paisaje en su mayor parte sumergido, en el cual los Andes aun se hallaban en estado incipiente, y entre reiteradas trasgresiones del mar hacia tierra firme. Luego de estos momentos, se cierra la presencia de Dinosaurios terrestres en el planeta, en un evento de extinción masiva de ese grupo y muchos otros organismos, como se narra en el **Recuadro 2**.

Entre 65-60 Ma, regresiones Eustáticas en el nivel de las aguas Oceánicas propician el drenaje de muchos territorios Amazónicos que habían estado sujetos a trasgresiones marinas, permitiendo la formación subsecuente de Bosques Neotropicales en la tierra firme (Graham, 2011).

Para el lapso 65-58 Ma, Paleoceno-Eoceno, hay cierto consenso sobre que muchas de las familias predominantes en la Flora forestal del Neotrópico, y particularmente de la llanura de la Amazonía, se hallaban ya establecidas en este territorio. Las Bombacáceas, Familia de los Ceibos; Lauráceas, Familia de los Paltos y Moenas; Moráceas, Familia de los *Ficus*; Anonáceas, Familia de las Anonas y Espintanas; Mirtáceas, Familia del Guayabo y el Camu-Camu; las abundantes Melastomatáceas, características en la vegetación secundaria del Bosque Neotropical, y adicionalmente, varias Palmeras. De acuerdo a

algunos autores, la Flora suramericana, en las postrimerías de este lapso, habría estado ya fuertemente diferenciada de la de África, con la cual habría compartido solamente un 10% de especies (Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001; Gómez-Navarro *et al.*, 2009; Carvalho *et al.*, 2011; Graham, 2011; Jaramillo, 2012).

En el lapso 58-55 Ma se establece el Óptimo Climático del Eoceno (OCE), caracterizado por temperaturas globales muy elevadas y continuas, al igual que alta humedad y disponibilidad de CO<sub>2</sub>. Hay nuevamente una vasta expansión de la vegetación Tropical. En este lapso, los Bosques de la llanura de la Amazonía habrían adquirido sus características modernas, en términos de composición por grupos principales de Flora, y de su aspecto general; las tierras bajas de Suramérica habrían estado cubiertas de Bosque Tropical denso (Morley, 2000; Aber *et al.*, 2001; Burnham y Johnson, 2004; Antonelli, *et al.*, 2009; Wing *et al.*, 2009; Graham, 2011; Jaramillo, 2012).

Para las postrimerías de este período caluroso, la Flora Neotropical se habría extendido más allá de los 37° Sur (Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001). Es a este lapso que corresponden los remanentes de la espectacular *Titanoboa cerrejonensis*, Anaconda de casi 15 m de longitud y 1 m de diámetro hallada en los Bosques Tropicales del NorEste de Colombia, cuyo tamaño es reflejo de las altas temperaturas que habrían imperado en los entornos Tropicales suramericanos (Head *et al.*, 2009).

En el marco de las condiciones Tropicales del OCE, oleadas de plantas y animales migrantes habrían ingresado a Suramérica desde Norteamérica, por vía Transoceánica, avanzando a medida que se consolidaba el Puente terrestre entre ambos continentes. Muchos de estos linajes habrían sido originarios del Bioma BoreoTropical, que florecía en las zonas norteñas de África en momentos bastante posteriores a su escisión de Suramérica. Habrían traspuesto el Estrecho de Gibraltar, aun no consolidado, y ocupado Europa, moviéndose hacia el Norte al amparo de climas cálidos; de allí se habrían trasladado a Norteamérica, y ulteriormente a los territorios Amazónicos, arribando tanto or vía terrestre como Transoceánica. Son ejemplos de esta ruta la Nuez de Cashew, *Anacardium*, y el Árbol de la Quina, *Cinchona* (Manchester *et al.*, 2007; Antonelli *et al.*, 2009; **Recuadro 13-1**). Otros linajes se habrían desplazado desde Eurasia ingresando en un primer momento a Norteamérica; son ejemplos de

éstos los Tapires, Pecaríes y varios Ungulados (Ashley *et al.*, 1996; Eberle, 2005; Graham, 2011; **Recuadro 13-9**).

Entre 53-10 Ma, el establecimiento del Sistema Acuático Pebas ocasiona una serie de cambios en el paisaje de la llanura Amazónica. Él se inicia con una vasta incursión marina, y muestra prevalencia de medios salinos, como Manglares, Estuarios y Albuferas, entre otros de interfase Oceánica, con menor proporción de espacios dominados por condiciones dulceacuícolas.

Es durante esos primeros momentos del Sistema Pebas, que se habría producido el asentamiento de linajes de organismos marinos, los cuales, en un largo proceso, se adaptan en entornos que paulatinamente derivan en dulceacuícolas, y están actualmente presentes en la red Hidrográfica de la llanura Amazónica. Dentro de ellos son emblemáticos las Mantarrayas, así como los Delfines y Manatíes, sobre los cuales se extiende información en los **Recuadros 13-10** y **13-11**. No obstante, muchas plantas y animales propios de medios Oceánicos y adyacentes, como los Manglares y su Fauna asociada, no sobreviven a este cambio de condiciones, y son ultimadamente erradicados de la bajura de la Amazonía (Hoorn, 1994; Lovejoy, 2006; Hoorn *et al.*, 2010).

Durante las fases iniciales del Sistema Pebas, se ha sugerido que la extendida presencia Oceánica en la llanura de la Amazonía habría actuado como una barrera, impidiendo la dispersión de plantas y animales desde el creciente territorio de los Andes, aun situado a elevaciones no significativas, hacia territorios del extremo Este, tales como los de los Escudos Guayanense y Brasileño. Adicionalmente, áreas como la Deflexión de Huancabamba, sumergidas bajo el nivel del mar, habrían también representado una barrera a la dispersión de organismos entre las tierras ubicadas al Norte y Sur de la Deflexión. Estas particularidades habrían afectado la distribución y diferenciación de los linajes emplazados en las diferentes áreas mencionadas, como es el caso del Género *Cinchona*, los árboles de Quina, que por estos impedimentos no habrían podido extender su distribución al Sur ni al Este del ámbito norteño Andino, hasta que se produjo la involución de los ambientes acuáticos de Pebas (Antonelli *et al.*, 2009).

Hacia unos 30 Ma, el proceso de levantamiento de los Andes ingresa en una fase de activación. El efecto de este proceso para los espacios de la Amazonía peruana se observa en varios aspectos:

1. El territorio Occidental Andino es comprimido hacia el Este, y levantado por el proceso de Orogenia.
2. El efecto de Subsidiencia genera profundos hundimientos en la franja SubAndina, adyacente al piedemonte Este de los Andes, especialmente en el tercio Norte del país. Ellos forman canales, que regirán los cursos de aguas superficiales, y hundimientos como el Abanico Hidrográfico del Pastaza y la Depresión de Ucamara en el ámbito de la confluencia de los ríos Marañón y Ucayali.
3. La Orogenia Andina forma plegamientos, como el Arco de Iquitos, ocasionado por la tensión Geológica desplegada entre los Andes y en la periferia del Cratón Amazónico. También los conforma en los espacios SubAndinos, extra-Cratónicos, donde se observan actualmente prominencias resultantes de este proceso, las Sierras de Contamana, Contaya y Divisor, del Departamento de Ucayali. Ellas son posiblemente desarrolladas en el Mioceno, 24-5 Ma, y afectadas en las postimerías de este lapso por episodios de vulcanismo, que habrían participado en el desarrollo de algunas de sus cumbres más altas (Stewart, 1971; Tovar *et al.*, 2009). Lo mencionado afecta los patrones de flujo y drenaje de las redes Hidrográficas, cuyo contexto, habría marcado la distribución y Diversificación de varios grupos de Biota, como es sugerido en el **Recuadro 13-13**.
4. La erosión en las partes altas del flanco Oriental de los Andes se acrecienta, alcanzando sus máximos niveles hacia 10 Ma, en momentos en que ellos se elevan hasta la altitud de intercepción de la humedad procedente del Este. El rellenado de las tierras de la llanura de la Amazonía peruana por sedimentos del flanco Andino se hace tan notable a partir de este lapso, que en algunos sectores de su tercio Norte alcanza varios Km de profundidad; paulatinamente van estableciendo su moderno relieve.

El proceso de aporte de material Edáfico rico en nutrientes desde el flanco de los Andes acarrea cambios en los atributos de los sitios de tierra firme y en los cursos de agua de la Amazonía, e influye en la

Flora y Fauna allí albergadas. Varios autores han mostrado que la diversificación de varios linajes de organismos se habría intensificado como resultado de este episodio; en el **Recuadro 13-11** mostramos el ejemplo de lo ocurrido con los Manatíes; en familias arbóreas como las Burseráceas, los Copales, se ha sugerido que el contexto de los suelos Amazónicos y su desarrollo habría sido determinante en los patrones de distribución y Diversificación a lo largo del tiempo, como se muestra en el **Recuadro 13-6**.

5. Finalmente, la activación ocurrida en el ámbito de la Cresta de Nazca, hace unos 4 Ma, despliega el Arco de Fitzcarrald, que separa las Cuencas Hidrográficas de los ríos Ucayali y Madre de Dios, y al anular la conectividad entre ambas, impacta también la distribución y diversificación de algunos grupos de organismos. El caso de los Delfines de río, mostrado en el **Recuadro 13-10**, podría representar un ejemplo en este sentido.

Para el Eoceno tardío, 48-42 Ma, y Oligoceno, 29-24 Ma, el importante depósito fosilífero de Santa Rosa, en la frontera Perú-Brasil del Departamento de Ucayali, es informativo de lo que pudo haber ocurrido en el contexto de las comunidades de organismos presentes. Alberga una cantidad de restos con gran contenido de Mamíferos. En éstos se aprecia la superposición de especies modernas con otras ya extintas, reflejando la transición ocurrida hacia la modernización de la Biota. Destacan en ese sentido Roedores, con varias especies ahora ausentes, relacionadas a los actuales *Agouti*, *Zarigüeyas* y linajes relacionados, antiguos y modernos, y al menos dos especies de Toxodontes, linaje extinto de Ungulados; hay más información sobre este particular en el **Recuadro 12**. El proceso de modernización de la Biota proseguiría en el ámbito de la Amazonía hasta momentos del Pleistoceno, período en el cual persisten evidencias de esa superposición de linajes actuales y extintos (Rossetti *et al*, 2004). En las redes Hidrográficas, la situación parece haber sido similar. Muchas especies ahora extintas habrían pululado en las aguas de la llanura de Amazonía a lo largo de este lapso, dentro de ellas los Caimanes gigantes del Género *Purussaurus*, reportados en el territorio de los Departamentos de Ucayali y Madre de Dios hace unos 15 Ma (Tovar *et al*, 2009; Jaramillo, 2012).

El lapso entre 40-30 Ma estuvo caracterizado por un declive de temperatura global, aunado a una fuerte regresión de aguas Oceánicas y el drenaje de marismas en las postrimerías de ese período.

Entre 24-11 Ma, el Sistema Pebas se metamorfosea en un medio predominantemente fluvio-lacustre, caracterizado por mosaicos de cursos fluviales, lagos, pantanos, tierras Hidromórficas vegetadas por palmeras, y en bastante menor proporción, áreas con influencia marina. Según se ha documentado, se extienden pantanales y Aguajales de *Mauritia* que ocupan la vastedad de las llanuras, orlados por Bosques y formaciones de tierra firme similares a las actuales. En las riberas de los ríos, al igual que hoy en día, se aprecian árboles de la familia de las Bombacáceas, como las Lupunas, y otros como la Euforbiácea *Alchornea*. Durante este momento del desarrollo del Sistema Pebas, también descrito con el término de *Megahumedal*, hay indicios de que la Diversidad Biológica existente en los Bosques Húmedos de la Amazonía podría haber sobrepasado a la actual (Hoorn, 1994; Hooghiemstra y Van der Hammen 1998; Van der Hammen y Hooghiemstra 2000; Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010; Mora *et al.* 2010). El **Recuadro 10** muestra información que trata de interpretar el nivel de Diversidad Biológica en ese momento del tiempo.

Más o menos contemporáneamente al lapso mencionado, territorios centroamericanos aun sumergidos experimentaron afloramientos de porciones de tierra firme, con lo cual la dispersión de especies BoreoTropicales y Laurásicas hacia Suramérica se hacía viable. La migración Transoceánica habría jugado también un papel importante en la dispersión de plantas desde Norte y Centroamérica hacia Suramérica, y particularmente, hacia la Amazonía.

A partir de unos 24 Ma, hay evidencias de una notoria Diversificación de los modernos grupos de Fauna silvestre y de Flora Neotropical en su conjunto (Antonelli *et al.*, 2009). Entre 11-7 Ma, la activa dinámica de levantamiento de los Andes, y el reflejo de ésta en los territorios situados al Este de la Cordillera, intensifica gradualmente la evacuación de aguas del Sistema Pebas, conduciéndolo hacia su fase de drenaje generalizado. Áreas de Pantanales, Lagos y Humedales que habían caracterizado a Pebas son entonces gradualmente sustituidas por Bosques de tierra firme, y las plantas y animales de las formaciones no inundables se extienden.



Entre 15-10 Ma, la elevación de la Cordillera la sitúa en el umbral de intercepción de la humedad procedente del Este, con lo cual la precipitación en su flanco Oriental se maximiza. La erosión y acarreo de sedimentos generado a partir de este momento, acelera el relleno de la llanura de Amazonía y la retracción final del Sistema Acuático Pebas. Este episodio conlleva el ingreso masivo de nutrientes en la Amazonía, propiciando el aumento de las poblaciones de muchos organismos, y su Diversificación, tal como se ilustra en los **Recuadros 13-6** y **13-11**. En este escenario se produce también la consolidación del Sistema Hidrográfico del Amazonas. Durante este período, la dinámica Orogénica en el Dominio de los Andes del Norte habría afectado a muchas especies de plantas y animales de la bajura, agudizando la separación de poblaciones que se desconectan por la elevación de la Cordillera. El ámbito de la Deflexión de Huancabamba, que constituía un corredor para la migración de plantas y animales de la Amazonía rumbo al NorOeste peruano, queda cerrado al producirse su levantamiento, que se traduce, entre otros efectos, en la divergencia de linajes emplazados a ambos lados de la Cordillera. Hacia 8 Ma, se produce el levantamiento del Arco de Vaupés, que separaría las Cuencas Hidrográficas del Orinoco y Amazonas; alrededor de 4 Ma, el del Arco de Fitzcarrald independizaría las Subcuencas del Ucayali y el Madre de Dios (Hoorn, 1995; Antonelli *et al.*, 2009; Espurt *et al.*, 2010).

### **Flora- Perspectivas y Avances recientes sobre su origen y conformación**

En relación al componente de Flora, desde que las nociones de los procesos de Tectónica de Placas permearon hacia la comunidad Botánica hacia fines de los años 1960s, una de las ideas prevalentes fue que la Flora de Suramérica era muy antigua, y que estaba mayoritariamente conformada por linajes que se habían diversificado en el mismo territorio Neotropical desde la separación de Suramérica y África, hace algo más de 90 Ma (Raven y Axelrod, 1974; Gentry, 1982).

Los hallazgos de Filogenias moleculares, en muchos casos, no son coincidentes con esta noción. Son escasos los linajes para los cuales se ha podido comprobar esa situación de aislamiento en tierras suramericanas luego de la separación de Gondwana. Uno de ellos es el de las Palmeras de Aguaje, *Mauritia*.

Filogenias moleculares apropiadamente datadas están demostrando que muchos grupos de plantas habrían adquirido una distribución Pantropical, incluyendo su presencia en Suramérica, como resultado de la dispersión ocurrida desde los ámbitos Boreotropicales, durante el Óptimo Climático del Eoceno (OCE), en lapsos cercanos a unos 58 Ma. Estos linajes, arribados a zonas Septentrionales, se habrían retraído posteriormente hacia el cinturón de latitudes tropicales.

Hay varios grupos de plantas arbóreas que evidencian este patrón histórico de desplazamiento, por ejemplo la Familia del Palto, Lauráceas (Chanderbali *et al.*, 2001), la vasta Familia Melastomatáceas (Renner *et al.*, 2001), la de las Anonas, Anonáceas (Richardson *et al.*, 2004), la de los árboles de Ojé, Moráceas (Zerega *et al.*, 2005), la del Cedro y Caoba, Meliáceas (Muellner *et al.*, 2006) y la de las Quinillas, Sapotáceas (Smedmark y Anderberg, 2007). En una de las Familias estudiadas, Malpigiáceas, los linajes posiblemente se extendieron desde Suramérica hacia África y Asia, demostrando que Suramérica puede haber actuado también como fuente de elementos de Flora para otras regiones (Davies *et al.*, 2002).

Otra de las nociones que está siendo reevaluada actualmente corresponde al Gran Intercambio Biótico (GIB), que se relata en el **Capítulo 5**, bajo el Paradigma Tectónico. Este caso constituye un buen ejemplo de cómo los Paradigmas son ponderados conforme se acumulan nuevas evidencias. Se tenía cierto consenso sobre que el cierre del Istmo de Panamá habría acaecido en momentos relativamente recientes, hace unos 3 Ma, determinando un trasvase masivo de Flora y Fauna desde territorios norteños y centroamericanos hacia Suramérica en aquel momento. Las Filogenias moleculares no han sido coincidentes con esta visión, hallando que esa migración se habría producido en momentos bastante anteriores. Ahora, nueva evidencia Geológica está brindando fuertes indicios sobre un cierre del Istmo en momentos claramente anteriores, durante Mioceno, 23-15 Ma, o incluso antes, durante el Eoceno Medio, de lo cual el GIB sería mucho anterior a lo que se había considerado (Cody *et al.*, 2010; Farris *et al.*, 2010; Farris *et al.*, 2011; Montes *et al.*, 2012a, 2012b).

Las Filogenias datadas en grupos importantes de Flora, como las Leguminosas, han sugerido un escenario en el cual elementos Florísticos importantes de el Bosque húmedo de la Amazonía habrían

visto formadas sus distribuciones a raíz de migraciones desde el Hemisferio Norte, y a través de la brecha representada por Centroamérica aun sumergida bajo el nivel del mar; es muy posible que en gran parte, la migración haya sido Transoceánica (Lavin *et al.*, 2004). Estos hallazgos están matizando la percepción anterior de la Flora Amazónica como resultado exclusivo de una evolución en aislamiento, hacia una visión más dinámica, que está siendo articulada recientemente con base en los hallazgos de estudios moleculares. El análisis de la composición florística de algunas áreas Amazónicas, como las Selvas de Yasuni en el Norte de Ecuador, muestra que un 21% de las especies allí presentes pertenecen a grupos que pueden considerarse inmigrantes, originados fuera del territorio suramericano luego de su separación de África (Pennington y Dick, 2004).

El estudio molecular de Filogenias está siendo empleado también, en una escala taxonómica más fina, para tratar de entender las causas de la fenomenal diversificación de especies, que hace al Bosque húmedo de la Amazonía el Bioma con mayor riqueza de especies en el mundo. No obstante, aun son pocos los grupos de plantas estudiados en suficiente profundidad, incluyendo suficiente número de especies, como para permitir inferencias Biogeográficas detalladas. Sin duda, esta situación se irá revirtiendo gradualmente en el futuro.

Otro hallazgo importante del estudio de Filogenias moleculares de plantas, es que el Mioceno Medio y Tardío, 15-5 Ma, parecen representar el lapso luego del cual se habría producido una significativa diversificación de especies de Flora Neotropical. Esto refleja, posiblemente, la influencia decisiva que han tenido sobre la especiación de la Flora Suramericana las fases finales del levantamiento de los Andes, y la conjunción de éstas con cambios climáticos globales asociados. Hay varios ejemplos de significativas diversificaciones posteriores a ese lapso, en linajes como las *Renealmia* (Familia Zingiberáceas), los árboles de Guabas y Pacaes, *Inga* (Leguminosas), los de varios Géneros de Anonáceas, así como las Palmeras de Yarina, *Phytelephas*, productoras de Marfil Vegetal (Richardson *et al.*, 2001; Kay *et al.*, 2005; Pirie *et al.*, 2006; Särkinen *et al.*, 2007; Trénel *et al.*, 2007). Las Filogenias analizadas en estos casos demuestran también que una parte de la especiación ha ocurrido a lo largo del Pleistoceno, aunque no necesariamente concluyen que la alternancia de ciclos Glaciares e Interglaciares haya sido el motor de ese proceso.

Finalmente, uno de los estudios, que involucra datos Ecológicos y Filogenéticos, demuestra que la especialización en diferentes tipos de suelos en la Amazonía Oeste ha sido un factor importante en la diversificación de especies arbóreas como los Copales, *Protium*, de la Familia Burseráceas, reflejando la importancia de la formación de mosaicos Edáficos en la Amazonía (**Recuadro 13-6**).

## SABANAS DE LA AMAZONÍA SUR DEL PERÚ

### Interpretaciones propuestas sobre la conformación de la Biota

El ámbito Amazónico de Suramérica alberga un Bioma de Bosque húmedo tropical muy extenso (**Figura 4**, pg. 95). No obstante, éste se halla circundado por formaciones periféricas de naturaleza seca, que pueden haber actuado como barreras para la dispersión de especies y linajes de las zonas húmedas.

Formaciones áridas de gran extensión se emplazan en áreas bastante separadas en la actualidad, pero pulsos de aridez en momentos del pasado, pudieron haber determinado que su extensión fuera mayor.

La principal de éstas es la Sabana del Cerrado, ubicada en el Brasil Central y Sur. Se ha señalado que constituiría una barrera para la dispersión de especies de formaciones húmedas del extremo Central-Este del continente, como el Bosque Atlántico de Brasil, hacia los Biomas húmedos de la Amazonía. Una segunda está constituida por los ambientes de Sabanas de la porción Norte y Este suramericana, incluyendo los Llanos de Venezuela y Colombia. De acuerdo a algunos autores, éstos habrían representado barreras para la dispersión de especies propias del Bosque húmedo, separando la Flora centroamericana de aquella de la Amazonía. Del mismo modo, habrían

obstruido la dispersión de especies entre las formaciones húmedas de las Guayanas, situadas hacia el Norte, y aquellas de la Amazonía, emplazadas al Sur (Gentry, 1979).

En el lapso 15-10 Ma ocurre un declive de temperatura global y expansión concomitante de aridez, que tienen un impacto en la extensión de las formaciones áridas. En Suramérica, Llanos y Sabanas se extienden, invadiendo áreas de la Amazonía.

Hacia 4 Ma, se produce el levantamiento del Arco de Fitzcarrald, que acarrea la división de las Cuencas Hidrográficas del Ucayali y Madre de Dios en la Amazonía peruana, obstruyendo parte de la conectividad natural que había existido entre sus territorios. Dado que la Amazonía Sur peruana tiene un basamento Geológico a menor profundidad que su tercio Norte, el proceso de sedimentación habría producido un relleno más elevado de suelos en las áreas correspondientes al Departamento de Madre de Dios. Esto habría optimizando el drenaje de esos territorios, haciendo posible el establecimiento de formaciones secas o subsecas, y linajes propios de éstas; tal sería el caso de la formación de Sabana existente en el ámbito de las Pampas del Heath (Daly y Mitchell, 2000; Espurt *et al.*, 2010).

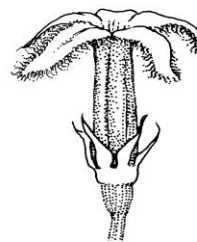
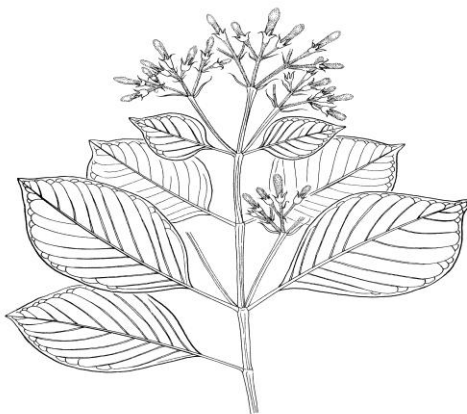
Luego de 5 Ma, y de modo particular a partir de 2 Ma, a raíz de los descensos de Temperatura asociados a las Glaciaciones del Pleistoceno, la Flora Tropical habría experimentado ciclos de retracción hacia el Ecuador, y de modo simétrico, la vegetación temperada y Polar se habría extendido en dirección a los Trópicos. En los lapsos de expansión Glaciar, y en virtud a la sequedad concomitante, se habría producido la expansión de las formaciones de naturaleza Seca, Sabanas, Cerrados y Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (BTES) en Suramérica. Ellas habrían invadido en esos momentos espacios de Bosque húmedo, extendiéndose, y habrían perdurado, adaptadas en determinados emplazamientos.

Dentro de la génesis mencionada se hallan posiblemente las Pampas del Heath, ubicadas en el extremo Sur del Departamento de Madre de Dios. También, BTES observables en varios espacios Premontanos, que ingresan brevemente hacia la llanura de la Amazonía, en Tarapoto en el Departamento de San Martín, el Gran Pajonal y tercio inferior del valle del Perené en el Departamento de Junín. Algunas evidencias Fósiles serían sugerentes de que áreas de bosque lluvioso de la

Amazonía peruana y brasileña podrían haber estado habitadas por Fauna propia de formaciones secas o sabanas en momentos el Pleistoceno (Frailey, 1981; Duellman, 1982; Rosseti *et al.*, 2005).

**Recuadro 13****ESTUDIOS DE CASO:****DIVERSIFICACIÓN DE PLANTAS Y ANIMALES EN EL TERRITORIO PERUANO  
Y FACTORES INFLUYENTES****FLORA****13-1****Cronología de una migración a través de Puentes entre Placas Tectónicas y  
rutas en los Andes; los árboles de la Familia Rubiáceas: el árbol de la Quina  
y su diversificación**

(Basado en Antonelli *et al.*, 2009)



*Cinchona micrantha*

La familia Rubiáceas (Rubiaceae), a la que pertenece el árbol de la “Quina” o “Casarilla”, (*Cinchona officinalis*), árbol Nacional del Perú, es una vasta familia de plantas de bellas flores, caracterizada también por la presencia de compuestos Químicos sofisticados y en muchos casos útiles para el hombre. Incluye especies desde portes herbáceos, hasta lianas, arbustos y árboles de buen tamaño. En ella

se ha estudiado el contexto de la dispersión y diversificación de dos Tribus arbóreas; una de ellas, *Cinchoneae*, es la que incluye al árbol de la Quina.

Varias herramientas han permitido reconstruir e interpretar su larga ruta de migración desde el Viejo hacia el Nuevo Mundo, sus episodios y contextos de Diversificación. El uso de herramientas de Biología molecular ha facilitado la datación de la Divergencia de linajes, integrándola a la cronología de la Tectónica de Placas, del levantamiento de los Andes y del registro Fósil.

El proceso de migración se habría realizado por etapas, a lo largo de mucho tiempo, en una ruta desde África a Europa, de allí a Norteamérica, y posteriormente a la región Andina de Suramérica.

Originado en África Tropical, el linaje se habría expandido primero hacia Eurasia, conformando parte del Bioma conocido como BoreoTropical, que bajo el influjo de un clima caluroso y húmedo, ocupó áreas hasta el extremo Septentrional del planeta, durante la frontera Eoceno / Oligoceno, hace unos 34 Ma (**Figura 24-2**, pg. 245).

Un primer obstáculo para su expansión hacia el Nuevo Mundo era la barrera del mar existente entre Europa y Norteamérica. El Puente NorAtlántico, o Puente de Thule, al Norte de Groenlandia, habría permitido su acceso en algún momento entre 34-25 Ma. Una vez en Norteamérica, el linaje inició su dispersión hacia el Sur, empujado por episodios de Glaciación que forzaron a los grupos de organismos Tropicales a desplazarse hacia las zonas ecuatoriales.

En esta ruta encontraron un escenario en el que Centroamérica aun no existía como tal, pues era un territorio bajo el nivel del mar. El paso entre Norte y Suramérica se hizo posible, inicialmente, vía un sistema de islas, que se habría levantado conformando un puente discontinuo, pero posible de trasponer. Así, estas plantas habrían conseguido alcanzar los territorios al Norte de los Andes.

Prosiguiendo su dispersión, se habrían extendido hacia el Sur, arribando desde Colombia y Ecuador al Norte del Perú. En esta área, su paso se habría visto nuevamente impedido por la presencia del Portal NorOeste Andino, o Deflexión de Huancabamba, el cual, situado bajo el nivel del mar, constituía una barrera difícil de franquear para organismos de las tierras altas. Hace 13-11 Ma, finalmente, el levantamiento de los Andes hizo que este tramo se constituyera en tierra firme, y en una ruta viable para los organismos de las zonas montañas a lo largo de los Andes. Un largo camino para el linaje de *Cinchona*, que paulatinamente pudo dispersarse a través de los Andes alcanzando incluso el extremo Sur peruano y el territorio boliviano.



## 13-2

**Rápida y reciente diversificación en los arbustos Andinos de “Tarwi”, del Género *Lupinus* (Leguminosas)**

(Basado en Hughes y Eastwood, 2006)

Los *Lupinus* del Nuevo Mundo se hallan distribuidos conformando dos núcleos principales de especies, uno en las zonas montañosas al Oeste de Norteamérica, y el otro en la región Andina, particularmente su territorio Norte.

La riqueza de los *Lupinus* Andinos es excepcional, unas 300 especies, y ha sido siempre intrigante por su cantidad de endemismos; casi la mitad de las especies son endémicas. Ante grupos como éste, una pregunta constante de los Taxónomos es en qué circunstancias, y por qué razones, ese grupo habría generado tal riqueza de especies, y tal cantidad de elementos singulares.

El estudio empleando herramientas de Biología Molecular, revela que los procesos de Radiación Adaptativa en los *Lupinus* han ocurrido en tiempos y ritmos espectacularmente cortos, en términos relativos. El linaje Andino de estas plantas, conformado por unas 80 especies, se habría originado hace 1.7-1.2 Ma, lo cual implica una verdadera explosión de Diversificación en un lapso muy reciente en la escala del tiempo Geológico.

La rápida Diversificación de los *Lupinus* se habría desencadenado de modo casi simultáneo al desarrollo de las modernas alturas del Dominio de los Andes del Norte. Los procesos de especiación reflejarían entonces la consolidación de un vasto espacio Geográfico con gran cantidad de nuevos nichos colonizables, con características variadas, y adicionalmente, con carencia de una competencia notoria –una suerte de “islas desocupadas”.

## 13-3

**Historia de las Leguminosas y Paradigmas Biogeográficos**

(Basado en Herendeen *et al.*, 1992; Lavin *et al.*, 2005; Lewis *et al.*, 2005; Schirire *et al.*, 2005)

Las Leguminosas constituyen un grupo de plantas extraordinariamente diverso, y también importante para el hombre por sus productos de interés económico. Ellas han acompañado el desarrollo de la humanidad desde sus albores. Adicionalmente, su presencia es crucial para el mantenimiento de las comunidades naturales, por su rol en la recuperación de la fertilidad de los suelos.

Varias interrogantes han sido recurrentes, desde tiempo atrás, para sus estudiosos. ¿Hace cuánto se originaron? ¿Dónde? ¿Qué circunstancias han determinado su enorme diversidad? ¿Qué factores han comandado su expansión en determinados ambientes? Estudios con técnicas modernas de investigación del Genoma están retando las respuestas que se había dado a estas preguntas en décadas pasadas.

Se tenía cierto consenso sobre su origen anterior a la separación África-Suramérica, es decir previa a los 93 Ma, en las formaciones cálidas y húmedas de los territorios al Oeste de Gondwana (Raven y Axelrod, 1974; Raven y Polhill, 1981). No obstante, investigación Filogeográfica integrando gran cantidad de Clades de Leguminosas en asociación con sus Biomas característicos, muestra que el ámbito Semiárido es consistentemente diagnóstico de sus Nodos de Diversificación. Esto indica que el linaje se habría desarrollado a partir de éste, invadiendo luego otros ambientes, como los Bosques húmedos y las Sabanas.

La distribución espacial y temporal de Fósiles de Leguminosas de Clades basales se superpone con el Bioma Semiárido al Norte del Mar de Tethys, que sería el territorio originario de ellas (**Figura 9**, pg. 145). La información Paleoclimática revela que este realme Ecológico se habría consolidado recién a inicios del Terciario, unos 65 Ma; este momento correspondería, posiblemente, al origen del grupo.

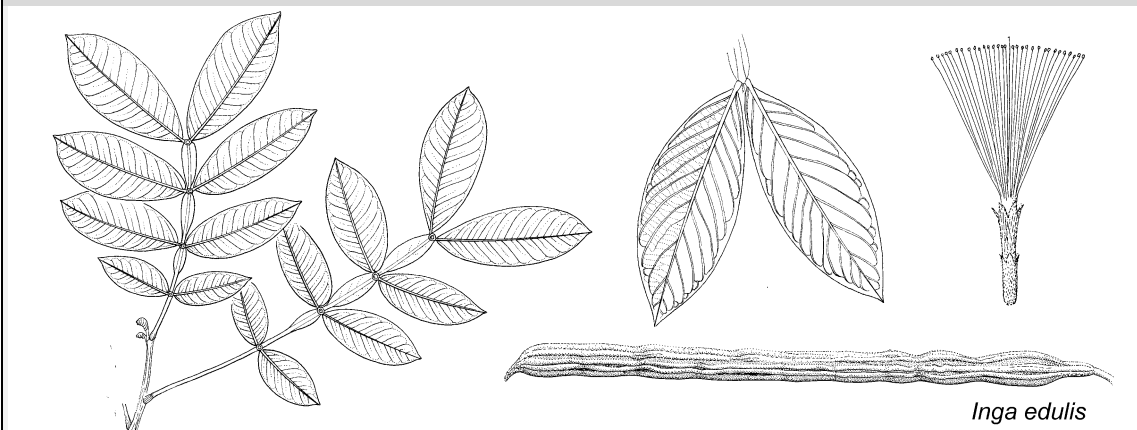
Una interrogante adicional ha sido por qué existen Taxones muy afines de Leguminosas en áreas Geográficamente distantes. Una explicación posible sería la desagregación de poblaciones por la acción de barreras físicas a lo largo del

tiempo, como aquellas ocasionadas por la Tectónica de Placas, es decir una antigua *Vicariancia*. Otra, que de manera no relacionada a ese contexto Geológico haya ocurrido *Dispersión independiente*. Aunque las Filogenias muestran señas de ambos procesos, la mayor parte de las Clades terminales y confinadas en continentes son muy recientes, apareciendo a partir del Mioceno, 24 Ma en adelante; por ello, no sustentan la hipótesis de una Vicariancia Tectónica. Más bien, hay evidencias de procesos recientes de Cladogénesis (Richardson *et al.*, 2001; Hughes y Eastwood, 2006; ver **Recuadro 13-2**). También, de otros a nivel de los Biomas en sí mismos, como la migración entre éstos, que habrían sido determinantes para la Diversificación de este grupo.

### 13-4

#### **Desarrollo de defensas anti-herbivoría y la coexistencia de especies Simpátricas del Género *Inga* (Leguminosas), los árboles de Pacae, Shimbillo y Guaba**

(Basado en Kursar *et al.*, 2009)



El vasto Género Neotropical *Inga*, con más de 300 especies de árboles Leguminosos muy abundantes en la Amazonía, y en menor proporción en el Ande y la Costa peruana, es de gran importancia en la actualidad como eje de Sistemas de producción Agroforestal en tierras Amazónicas.

La Diversificación de *Inga* se habría producido rápidamente, a lo largo de los últimos 10-2 Ma, tal vez asociada a la formación de nuevos territorios con suelos fertilizados por la escorrentía generada desde los Andes, que alcanzan en ese lapso la altitud de intercepción de la humedad procedente del Este (Richardson *et al.*, 2001).

Los estudios realizados reflejan cuán importante ha sido el desarrollo de defensas Químicas contra la herbivoría en este grupo, en el cual muchas de las especies poseen un perfil claramente diferenciado en ese sentido.

Algunos Paradigmas dominan actualmente nuestra comprensión de los procesos de Coevolución que afectan a las plantas y sus herbívoros, los insectos devoradores del tejido vegetal. El primero se basa en la observación de que plantas afines son hospederas de insectos relacionados entre sí, lo cual ha sugerido que los cambios en los compuestos Químicos protectores producidos por las plantas, llamados también compuestos secundarios, regirían la adaptación de los animales herbívoros a lo largo del tiempo (Ehrlich y Raven, 1964). Una de las predicciones de este Paradigma es que especies de plantas muy afines deberían ostentar perfiles Químicos similares (Berenbaum y Feeny, 1981; Berenbaum y Zangerl, 1998). Un segundo Paradigma es que la selección natural acarreada por la herbivoría podría desembocar en rápida Evolución divergente, propiciando que especies cercanas desarrollen defensas distintas para ocupar nichos diferenciados.

Uno de los hallazgos de este estudio, en el caso de *Inga*, es que sus especies poseen una muy amplia variedad de defensas Químicas, e invierten una cantidad enorme de esfuerzo metabólico en producirla. Hasta la mitad del Peso Seco de sus hojas en desarrollo puede corresponder a compuestos secundarios. Adicionalmente, defensas de diferentes tipos parecen haber evolucionado independientemente unas de otras.

La mayor parte de las especies de *Inga* se hallan restringidas a Hábitats muy similares, y la variación en su uso de recursos es mínima. Adicionalmente, son muy parecidas en sus flores y frutos, que se asocian a polinizadores y dispersadores comunes.

La presión de herbivoría habría sido una fuerza de selección de estas especies hacia "Nichos de Defensa Química" diferenciados, a través del desarrollo de compuestos químicos diversos, permitiendo la coexistencia de muchas de ellas en una misma localización, como especies Simpátricas.

## 13-5

**Las Especies Crípticas de *Mimosa* y otras Leguminosas en el Perú**

Tiina Särkinen

La disponibilidad de técnicas cada vez más accesibles de secuenciamiento de ADN ha puesto en manos de los Taxónomos una potente herramienta adicional para detectar Taxones, delimitarlos y estimar su diversidad. El uso de estas posibilidades está arrojando nuevas luces sobre las especies que conforman las comunidades naturales.

Una realidad natural importante está constituida por las **Especies Crípticas**, que son aquellas que previamente habían sido clasificadas como una sola, sobre la base de similitudes morfológicas (Trontelj y Fišer, 2009).

Los estudios enfocados en su detección requieren un profundo conocimiento de las especies en su medio natural, aunado a Filogenias en las cuales ellas están densamente muestreadas, incluyendo poblaciones e individuos dentro de las diferentes poblaciones, cubriendo la gama de Morfologías y la Ecología de las especies.

En un caso sencillo, al emplear análisis Filogenéticos las Especies Crípticas quedan reflejadas en Clades Monofiléticas. Al interior de ellas hay conjuntos de individuos en grupos relacionables con diferencias Ecológicas y Morfológicas tenues, que no habían sido puestas en valor previamente; son reconocidas como "Clades de Especies Crípticas". El empleo de las herramientas mencionadas revela que hay cierto porcentaje de especies que había permanecido sin ser detectado por los trabajos Taxonómicos tradicionales, anteriores al advenimiento de estas técnicas (Bickford *et al.*, 2006; Vieites *et al.*, 2009; Funk y Omland, 2003).

Son aun pocos los estudios que examinan la existencia de estas especies; hay ejemplos para avispas polinizadoras de Higos de los árboles de *Ficus* (Molbo *et al.*,

2003), avispas parasitoides (Smith *et al.*, 2008), Mariposas Neotropicales (Hebert *et al.*, 2004) y Tábanos (Condon *et al.*, 2008).

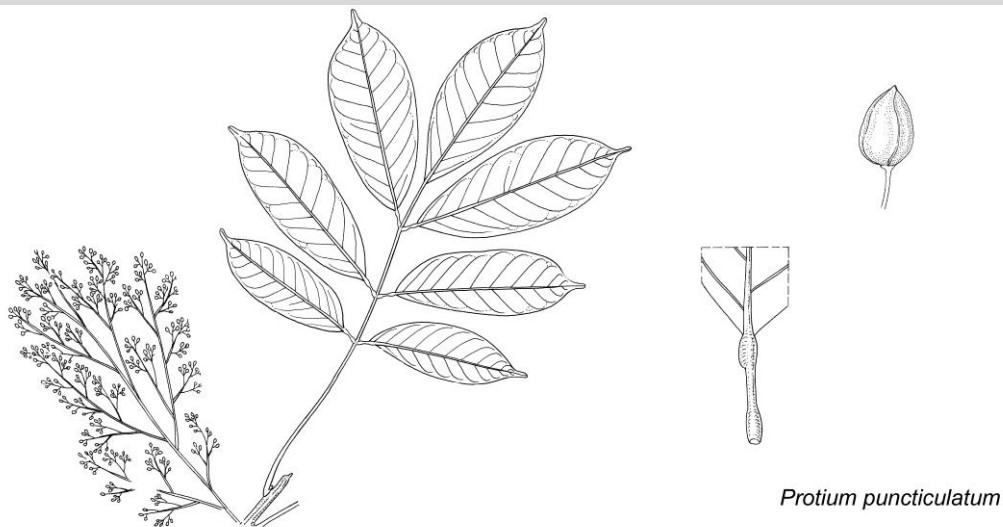
Para el caso de plantas, hay escasos ejemplos en esta línea de investigación, y es que en muchos grupos, por ser vastos, el muestreo completo de todas las especies involucradas es complicado. Otro problema con el que aun se tropieza es que los marcadores de ADN del Cloroplasto (ADNcp) tienen una resolución relativamente baja para las variaciones existentes en las secuencias del Genoma. La situación es diferente en el caso de animales, para los cuales el ADN mitocondrial (ADNmt), que ostenta Tasas de Evolución más rápidas, resuelve con mayor potencia variaciones aun leves existentes entre las secuencias (Bickford *et al.*, 2006).

Para las escasas Filogenias Neotropicales densamente muestreadas, desarrolladas a nivel específico, hay indicios de que en algunos Biomas, como los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (BTES), podrían ser más prolíficos en Especies Crípticas que otros; hay estudios reveladores en este sentido para algunos Géneros de Leguminosas Andinas, como *Coursetia*, *Poissonia* (Lavin, 2006), *Cyathostegia* (Pennington *et al.*, 2010) y *Mimosa* (Särkinen *et al.*, 2012). La explicación de esto sería la antigüedad y estabilidad en el largo plazo que ha caracterizado a los BTES, tal como se discute en el **Capítulo 6**, pgs. 287-288.

13-6

### Los árboles de Copal (*Protium*, Burseráceas), su especialización Edáfica y el pasado Geológico de los Andes

(Basado en Fine *et al.*, 2005)



La Familia arbórea de las Burseráceas es característica en la llanura de la Amazonía, y particularmente en los Bosques húmedos, donde alcanza predominancia en algunos sectores. En el territorio peruano, estos árboles son muy visibles en los Bosques de la Región de Iquitos. La Familia se relaciona Taxonómicamente a las Meliáceas, Familia del Cedro y la Caoba, y aunque sus maderas no son de muy alta calidad, se hallan también sujetas a extracción. Uno de los aspectos económicamente importantes en el grupo es la presencia de resinas con olores fragantes, empleadas como Inciensos; un ejemplo de ello lo

constituye la especie *Bursera graveolens*, el Palo Santo, que forma Bosques en la Costa Norte peruana, y cuya madera en astillas es ampliamente utilizada como sahumerio durante las ceremonias religiosas.

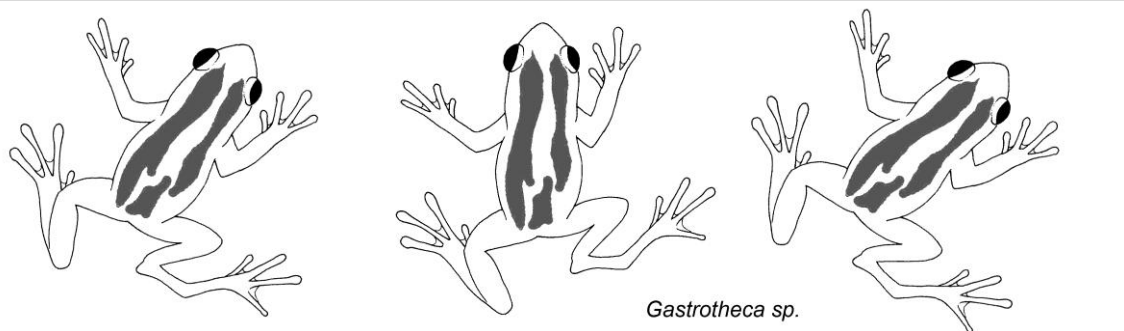
Un estudio enfocado en la distribución del Género *Protium*, los árboles Amazónicos de Copal o Incienso, revela que especies de este grupo son altamente especializadas en términos del tipo de suelo en el cual crecen. En un extenso transecto de 2000 Km a lo largo de la región Amazónica, se ha documentado que el 75% de ellas crecen solamente en uno de tres tipos de suelos estudiados, y ninguna se adapta en varios tipos de suelo diferentes.

La Diversificación de los linajes de Burseráceas habría sido maximizada durante el Mioceno, y su cronología muestra que varias especies habrían ganado, a lo largo de ese lapso, su adaptabilidad a suelos arcillosos. Este patrón de Diversificación es interpretado como resultado de la expansión de sedimentos de arcillas durante ese período, que coincide con el momento que la cordillera Oriental Andina alcanza la altitud de intercepción de la humedad procedente del Este, ocasionado un conspicuo aumento erosión en ese flanco, y un enorme ingreso de sedimentos hacia los suelos de la Amazonía.



**FAUNA SILVESTRE****13-7****Distribución de Ranas (Anuros) del Género *Gastrotheca* en ambas vertientes de los Andes**

(Basado en Duellman, 1982)

*Gastrotheca* sp.

El estudio de las Ranas que habitan los Bosques Montanos de la región Andina revela la existencia de dos grupos de éstas, coincidentes en su comportamiento reproductivo con las condiciones existentes en cada flanco de la cordillera. El primero habita Bosques húmedos densos, en los cuales el suelo se encuentra bajo

sombra y posee una elevada humedad. El segundo es el de formaciones semiáridas abiertas, en las cuales el suelo se halla expuesto y está seco.

Sus modos reproductivos guardan relación con cada uno de estos ambientes. Bajo la primera condición, el depósito de los huevos no requiere ser estacional, puesto que la humedad de los sustratos se mantiene a lo largo de todo el año; el lugar de depósito es el mismo suelo del Bosque. Los retoños prosperan en ambientes terrestres, que son sombreados, húmedos permanentemente, y lo hacen sin necesidad de cuidado parental.

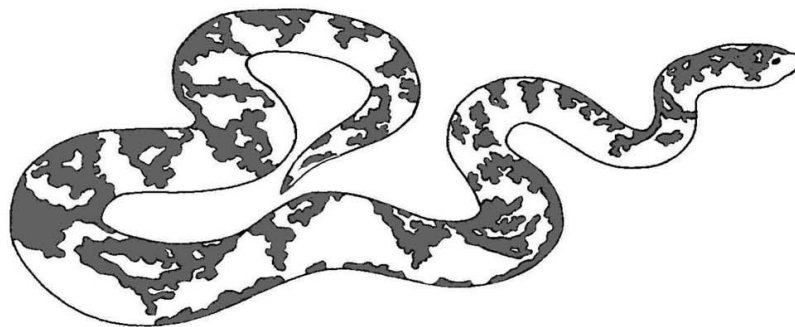
Bajo la segunda condición, el depósito de los huevos es efectuado en la orilla espumosa de cursos de agua, y es marcadamente estacional, pues debe coincidir con la estación de lluvias, cuando aumentan su caudal. Los retoños son dependientes de los cursos de agua, y necesitan de cuidado parental para sobrevivir en sus primeras fases; los padres portan a los renacuajos o huevecillos.

Las especies de Ranas del Género *Gastrotheca*, con distribución en ambos flancos de los Andes, evidencian una separación de sus linajes hacia modos reproductivos diferenciados. Se ha propuesto que esto sería resultado de los ciclos de sequía que caracterizaron al Pleistoceno, cuyo influjo habría forzado la adaptación hacia condiciones distintas en muchos grupos de organismos, y promovido su Diversificación en la región Andina.

13-8

**El Género *Lachesis*, las víboras Shushupe, y sus linajes separados en ambos flancos de los Andes**

(Basado en Zamudio y Greene, 1997)



*Lachesis muta*

Las mortales víboras Shushupe, del Género *Lachesis*, tienen una amplia distribución en las selvas de llanura de Centro y Suramérica. En su ámbito de ocurrencia, conforman varias especies y Subespecies caracterizadas por variantes en su morfología y comportamiento; ellas se distribuyen en distintos flancos de las cadenas montañosas Neotropicales.

El estudio del Genoma de estos Ofidios revela que su linaje habría divergido primeramente, hace unos 18-6 Ma, en un proceso asociado al levantamiento de los Andes, resultando en la diferenciación de dos Subespecies amazónicas. Adicionalmente, dos especies centroamericanas se habrían originado en momentos más recientes, entre 11-4 Ma, a raíz del levantamiento de la cordillera de Talamanca, que actualmente circunscribe los rangos independientes de éstas.

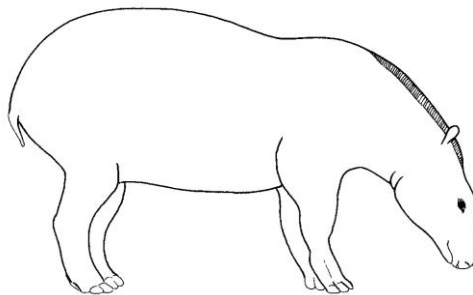
Las poblaciones de *Shushupes* de la llanura de la Amazonía y la Costa Atlántica en Brasil no muestran una divergencia Genética muy grande, lo cual hace pensar que los ambientes habitados por estas víboras habrían ostentado buen nivel de conectividad desde momentos más cercanos en el tiempo, promoviendo el contacto entre poblaciones. Los Bosques ribereños de Galería, que conectan territorios de naturaleza variada del realme Amazónico, como el Cerrado y los Bosques húmedos, habrían actuado como carriles de conexión.

Lo sucedido con esta genealogía parece ilustrar el impacto del levantamiento de barreras montañosas, que habrían actuado como promotoras de la separación de poblaciones, y de una dinámica de divergencias Alopátricas en los diferentes flancos de los obstáculos Geológicos formados en el relieve.

13-9

**Migrantes desde Asia a Norteamérica, y de allí a Suramérica: el linaje del Tapir o Sachavaca de la Amazonía peruana, *Tapirus terrestris***

(Basado en Ashley *et al.*, 1996)



*Tapirus terrestris*

Las cuatro especies actualmente existentes de Tapires muestran una distribución disyunta. Tres de ellas son Neotropicales, el Tapir centroamericano *Tapirus bairdii*, el Amazónico *Tapirus terrestris*, que es también el más grande Mamífero nativo peruano, conocido localmente como Sachavaca, y el raro Tapir montano *Tapirus pinchaque*, pequeño y lanudo habitante de Páramos y entornos montañosos, esporádicamente visible desde Venezuela hasta del Departamento de Piura en el Perú. Este último se halla al en el borde de la extinción, con una población total estimada en menos de 1000 individuos. La última especie del Género, *Tapirus indicus*, es asiática.

La Familia Tapiridae se entronca en el Orden Perisodáctilos, que agrupa otras Familias bastante conocidas, Equidae, Caballos, y Rhinocerotidae, Rinocerontes. El registro Fósil de estos linajes es muy nutrido e informativo, en comparación al de otros grupos de Mamíferos. Un estudio integrativo de evidencias Fósiles, y el análisis molecular del Genoma de los Tapires, ha permitido comprender la larga marcha de este linaje a través de los continentes, en el marco del Tiempo Geológico.

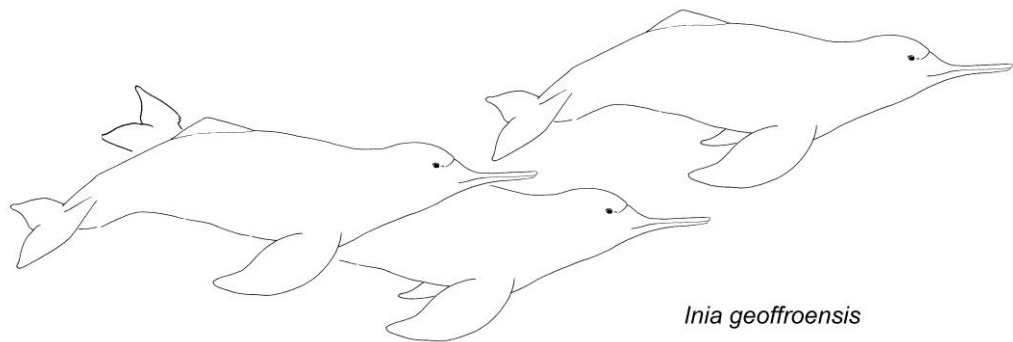
Las Familias de Perisodáctilos se habrían diferenciado entre sí hace unos 50 Ma, durante el Eoceno. A lo largo de ese momento, se habrían Diversificado grandemente.

Los Tapires peruanos, particularmente, procederían de una genealogía asiática, que habría accedido a Norteamérica vía los territorios norteños del Asia, extendiéndose posteriormente hacia el Sur en tierras norteamericanas, para arribar, subsecuentemente, a Centroamérica, conformando un linaje ya diferenciado hace unos 20 Ma. *Tapirus haysii*, ya extinto, pobló territorios de Norteamérica, donde habitaba como herbívoro en ambientes cálidos e inundados, similares a los preferidos por los actuales Tapires de la Amazonía.

La línea genealógica de los Tapires suramericanos habría alcanzado el continente al producirse la consolidación del Istmo de Panamá. Las especies peruanas, con sus saltantes características, habrían quedado diferenciadas luego de su arribo a Suramérica a través de este puente terrestre.

## 13-10

## Los Diferentes linajes de los Delfines de río

(Basado en Hamilton *et al.*, 2001)

El caso de los Delfines de río, y la Evolución de sus linajes a lo largo del tiempo, es ilustrativo de cómo el contexto Geológico puede ser influyente en el devenir evolutivo de algunos organismos vivos.

La mayor diversidad de especies de Delfines pertenece a los medios Oceánicos. Los Delfines de río se observan solamente en tres grandes áreas Geográficas, adaptados a condiciones dulceacuícolas. Éstas son, en Asia, China, el ámbito del río YangTsé, donde se distribuye el Género *Lipotes*, y el ámbito Índico, incluyendo a los ríos Indo y Ganges entre India y Bangladesh, donde se extiende el Género *Platanista*.

Un tercer realme Geográfico corresponde a Suramérica, donde existen dos linajes de medios dulceacuícolas. Uno es el Género *Inia*, con una especie única, *Inia geoffroensis*, subdividida en tres Subespecies, *Inia geoffroensis humboldtiana*, restringida a las redes Hidrográficas del Orinoco, *Inia geoffroensis geoffroensis*, el Delfín rosado, emblemático de los ríos de la bajura del Departamento de Loreto y las llanuras de la Amazonía brasilera hasta su desembocadura en el Atlántico, e *Inia geoffroensis boliviensis*, emplazada en los afluentes del Amazonas

pertenecientes a la cuenca del río Madeira, situados en territorio boliviano. El segundo linaje, descendiente del mismo ancestro de *Inia*, es el Género *Pontoporia*, y su única especie, *Pontoporia blainvillei*, es endémica en el entorno litoral de la cuenca del Paraná.

El estudio basado en el registro Fósil y la Biología molecular de las especies de Delfines de río existentes, revela el despliegue de sus linajes en el tiempo. La hipótesis de una genealogía Monofilética en estos animales, es decir el entroncamiento de todos ellos en un ancestro común reciente, puede descartarse a la luz de las evidencias encontradas. Los tres linajes de Delfines de río, el de China, el Índico y el suramericano, se originaron en un mismo momento de la historia Geológica, a mediados del Mioceno, unos 16 Ma, pero a partir de ancestros diferentes, y en lugares Geográficamente apartados. Su formación fue impulsada por un evento global acaecido entonces, una elevación Eustática de las aguas Oceánicas, que determinó trasgresiones marinas hacia tierra firme en todo el mundo. Las tres áreas Geográficas mencionadas fueron particularmente afectadas.

El territorio de Suramérica, como resultado de esta coyuntura, experimentó la expansión máxima del Sistema Acuático Pebas, cuya historia se relata en el **Capítulo 4** de este libro. A raíz de este episodio, vastas áreas del continente quedaron cubiertas de mosaicos de Ecosistemas anegados, tanto salinos como dulceacuícolas. Los Delfines actualmente existentes en las redes fluviales serían descendientes de Cetáceos marinos atrapados en esos medios, los cuales escaparon a la extinción adaptándose a la condición dulceacuícola, que gradualmente adquirió prevalencia, extendiéndose con el paso del tiempo.

Los linajes de Delfines de río suramericanos habrían ingresado al continente desde su extremo Norte, expandiéndose hasta el ámbito del Paraná en el Sur, y al extremo Este de Brasil. La formación subsecuente de barreras entre estos espacios, habría separado a los Taxones que ahora reconocemos.

*Inia geoffrensis humboldtiana*, la subespecie restringida a la cuenca del Orinoco, habría quedado aislada de las poblaciones más sureñas al levantarse la cordillera de los Andes y el Arco de Vaupés en la Amazonía colombiana, entre 10-8 Ma, diferenciándose desde entonces. Lo mismo habría sucedido con las poblaciones emplazadas al Sur del Perú, a raíz de los cambios que se produjeron en el relieve de esos territorios, asociados al levantamiento de la Oroclina boliviana, y la formación de sectores interrumpidos por cascadas y rápidos, imposibles de franquear por las poblaciones de Delfines.

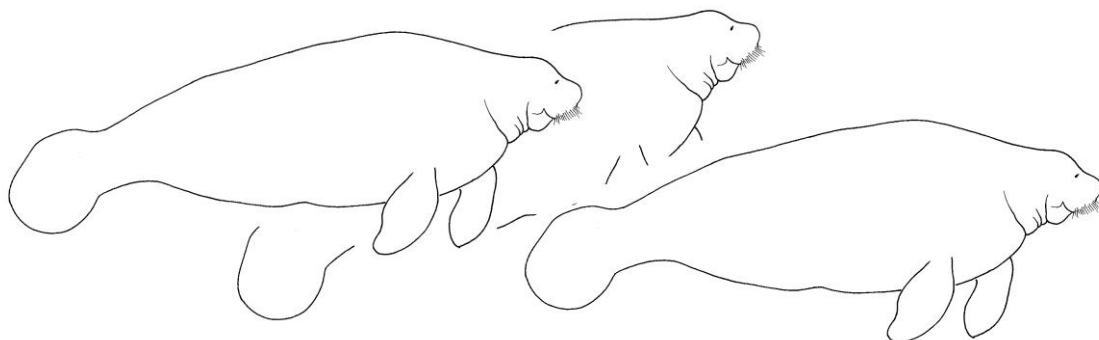


La cercanía Filogenética de *Inia* y *Pontoporia*, el linaje emplazado en el entorno de la cuenca del Paraná, es aun más sugerente. Sería indicio de una pasada conexión entre las Cuencas Hidrográficas del Amazonas y del Paraná, cuya integración habría formado, en algún momento, un largo carril marino que dividió longitudinalmente el continente en dos. La presencia de este *Mar Paranaense*, propuesta tiempo atrás (Von Ihering, 1927), y que habría coexistido con el Sistema Acuático Pebas hasta momentos del Mioceno, ha sido insinuada por estudios con enfoques diversos, como sedimentológicos, de distribución de foraminíferos, y de distribución de moluscos, entre otros (Räsänen *et al.*, 1995; Boltovski, 1991; Nuttall, 1990).

### 13-11

#### **Sedimentos acarreados desde los Andes aportan nutrientes a los ríos Amazónicos influyendo en su Biota: el caso del Manatí (*Trichechus inunguis*)**

(Basado en Domning, 1982, 1987, 2001a, 2001b; Domning y Hayek, 1984; Cantanhede *et al.*, 2005; Vianna *et al.*, 2006)



*Trichechus inunguis*

El **Orden Sirenia** conforma un linaje de Mamíferos que invadieron medios acuáticos hace unos 50 Ma. Los ancestros de este grupo se entroncan en genealogías ya extintas, emparentadas a los actuales Hipopótamos. Poseían capacidad de locomoción terrestre, cuadrúpeda, que habrían ido perdiendo a lo largo del tiempo, conforme se establecieron en las aguas. Solamente las patas

anteriores habrían perdurado, evolucionado hacia aletas laterales, acompañadas por el desarrollo de la robusta cola, también derivada en aleta.

Todo indica que Sirenia se habría formado en el ámbito del primigenio mar de Tethys (**Figura 9**, pg. 145), asociado a la gran Radiación Evolutiva de las Plantas con Flores, y la invasión de aguas continentales y pericontinentales por ellas, particularmente por las Gramíneas, que conformaron una creciente fuente alimenticia en el piso de las someras aguas de los estuarios. Este nuevo recurso fue aprovechado por linajes que se especializaron en ese alimento, modificando su sistema mandibular para moler las rígidas, casi pétreas, hojas de estas gramas.

Los Dugongos, Dugonginae, constituyen una de las dos Familias sobrevivientes del Orden Sirenia; se habrían originado unos 38-23 Ma, durante el Eoceno, mostrando una notable diversificación en esos momentos. Su única especie actual es *Dugong dugong*, habitante de las líneas costeras en India, China y muchos países de Asia Tropical. A esta familia perteneció la tristemente célebre Vaca Marina de Steller, *Hydrodamalis gigas*, curioso y confiado animal propio de los mares del Pacífico Norte, en el ámbito de Behring, que alcanzaba hasta 8 m de longitud, con carne comestible, cuyas poblaciones fueron aniquiladas prontamente con la llegada de los primeros exploradores europeos a la zona. El último individuo de esta especie fue muerto en 1768.

La otra Familia, Trichechidae, Manatíes, está actualmente representada por tres especies, una de ellas en la Amazonía peruana, conocida como Vaca marina. Este linaje se habría originado en Suramérica hace unos 20 Ma, habitando inicialmente ambientes pericontinentales; su presencia en el extremo Norte del continente habría dado origen a la especie *Trichechus manatus*, propia de la cadena de Islas del Caribe, desde Trinidad hasta la Península de Florida, y actualmente confinada en esa área.

El establecimiento y la proliferación del Manatí de la Amazonía peruana y brasileña, *Trichechus inunguis*, habría estado asociado a un episodio particular en la formación del relieve de los Andes. Fue hace unos 15-10 Ma, cuando la cordillera alcanzó el umbral de intercepción de la humedad procedente del Este, que las lluvias se volvieron torrenciales y continuas en la vertiente oriental, entre 2000-3500 m. El ingreso a las redes fluviales de enormes cantidades de sedimentos ricos en nutrientes, acarreados desde el Ande hacia la Amazonía, trajo consigo el cambio en las condiciones del fondo de los cursos de agua, incrementado significativamente su productividad primaria y su Flora.

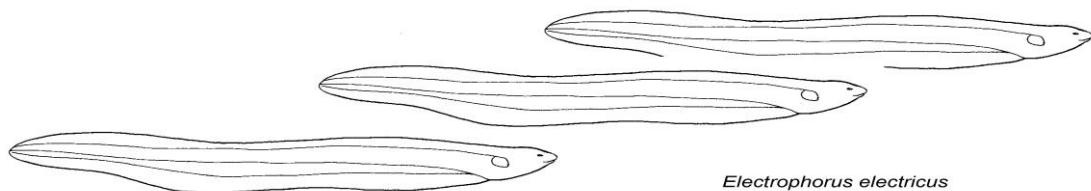
Amparados por esta nueva despensa alimenticia, los Manatíes habrían penetrado por los ríos, extendiéndose y especializándose sofisticadamente en este recurso.

La consolidación de los sistemas acuáticos Amazónicos hacia la condición dulceacuícola los habría convertido en seres exclusivos de aguas dulces. Pasivos, amigables, con carne y grasa comestibles por el ser humano, enfrentan actualmente, al igual que su extinto pariente *Hydrodamalis gigas*, un futuro incierto por la presión de caza en la región Amazónica.

13-12

### Las Anguilas Eléctricas y la metamorfosis de los ambientes acuáticos de la Amazonía

(Basado en Albert y Crampton, 2005)



Dentro del gran grupo de los peces Teleósteos se halla el Orden Gymnotiformes, al cual pertenecen las Anguilas Eléctricas, y sus parientes cercanos, los Bagres y peces-gato, Siluriformes. La más potente Anguila Eléctrica de la Amazonía, cuya distribución incluye los Bosques de llanura en el abanico del Pastaza y la Depresión de Ucamara en el Perú, *Electrophorus electricus*, alcanza hasta 2 m de longitud y emite descargas mortales de hasta 600 Voltios; es una de las casi 200 especies suramericanas de este linaje.

Actualmente, los Gymnotiformes son un componente importante en los Bosques inundados; adquieren supremacía en los ambientes acuáticos estancados, en los cuales los niveles de Oxígeno son bajos o nulos, pues se hallan adaptados a esas condiciones limitantes.

La genealogía de la cual proceden las actuales Anguilas eléctricas se habría originado antes de la separación de África y Suramérica, hace unos 100 Ma. Aun sin haber desarrollado un sistema óptico, las Anguilas son esencialmente predatoras de otros peces y animales pequeños; el 50% del volumen de su cerebro está conformado por centros electrosensores. Los desarrollos mencionados habrían maximizado la electrolocalización y orientación para el ataque a las presas. La Bioelectrogénesis y Biorecepción, o capacidades de producir campos y descargas eléctricas, así como detectarlas, ya habrían estado establecidas en el grupo hacia las postrimerías del Cretáceo, hace unos 80 Ma; son indicios de ellas presencia de órganos asociados a estas funciones, generadores y receptores de emisiones eléctricas.

La interpretación integrada de la Filogenia molecular, el registro Fósil y la Morfología de las especies actuales sugiere que tempranamente luego de los momentos mencionados, se habría producido una notoria Radiación de las Anguilas Eléctricas hacia un abanico bastante completo de variantes morfológicas, correspondientes a los Géneros existentes en la actualidad.

Entre 80-20 Ma, los sistemas eléctricos de estos peces habrían experimentado un salto evolutivo, involucrando, más allá de pulsos, oleadas de campos eléctricos, y la sofisticación en los sistemas de descarga y recepción.

Las funciones de electrocomunicación entre sexos y de reconocimiento de la pareja, habrían sido incluso más importantes en el contexto evolutivo de la Bioelectrogénesis, la cual se ha consolidado también como arma asociada a la competencia por la pareja entre los individuos masculinos. El escenario de estos avances Evolutivos habría sido el de los grandes ríos de la porción Norte de Suramérica, en las cuencas del Amazonas y Orinoco, que albergan cerca del 75% de las especies existentes.

A lo largo del Mioceno, se habrían producido los eventos de Diversificación y aislamiento de poblaciones críticos para el grupo. Hacia unos 12 Ma, la modernización de las Anguilas eléctricas habría estado ya consolidada; su separación en espacios del territorio habría sido regida mayormente por los cambios del relieve producidos en Suramérica a partir de dicha época. La cronología de estos acontecimientos coincide con la radiación y modernización en varios otros grupos de organismos Neotropicales.

La metamorfosis de los Sistemas Acuáticos del continente a lo largo del tiempo, incluyendo las Cuencas Hidrográficas principales, como las del Amazonas, Orinoco Paraná, y el Megahumedal Pebas, habrían sido determinantes en la distribución actual de las especies.

Se observan altos niveles de endemismo en las Anguilas eléctricas en los ámbitos Hidrográficos del Paraná-Paraguay, en el Sur- y NorEste de Brasil, y en la región NorOeste suramericana, es decir la de influencia Andina. El análisis Filogenético revela la existencia de numerosas Clades que incluyen pares de Taxones hermanos con posiciones terminales, distribuidos en ámbitos Cis- y TransAndinos en este territorio. Ello es interpretable como el resultado de la separación de poblaciones por los procesos de levantamiento de la cordillera de los Andes. No obstante, se percibe también que los ensamblajes de especies presentes en cada una de las áreas mencionadas no es necesariamente asignable a una Radiación Evolutiva local, sino más bien a la suma de genealogías de diferente procedencia, congregadas progresivamente a lo largo del tiempo. Esto último sería el resultado de la conectividad que ha dominado muchos ambientes acuáticos del continente suramericano desde los inicios del Mioceno.

### 13-13

#### **El río Amazonas como barrera para la distribución de Aves**

(Basado en Hayes y Sewlal, 2004)

La posibilidad de que los ríos y medios acuáticos hayan actuado como barreras a la dispersión de determinados grupos de organismos, y particularmente, el efecto del río Amazonas, dada su notable amplitud y aforo, ha sido percibida desde tiempo atrás por algunos naturalistas, dentro de ellos Albert R. Wallace, quien paralelamente a Darwin desarrolló las ideas seminales de la Teoría de la Evolución basada en la Selección Natural (Wallace, 1852, 1876, 1895).

Algunos autores sugieren que especies exclusivas de tierra firme, o adaptadas a los medios sombríos del interior del Bosque, podrían encontrar dificultad para traspasar el espacio abierto y expuesto, representado por el cauce de un gran espejo de agua. Las opiniones sobre este tema se hallan algo polarizadas, como se expresó en el **Capítulo 5** (pg. 263).

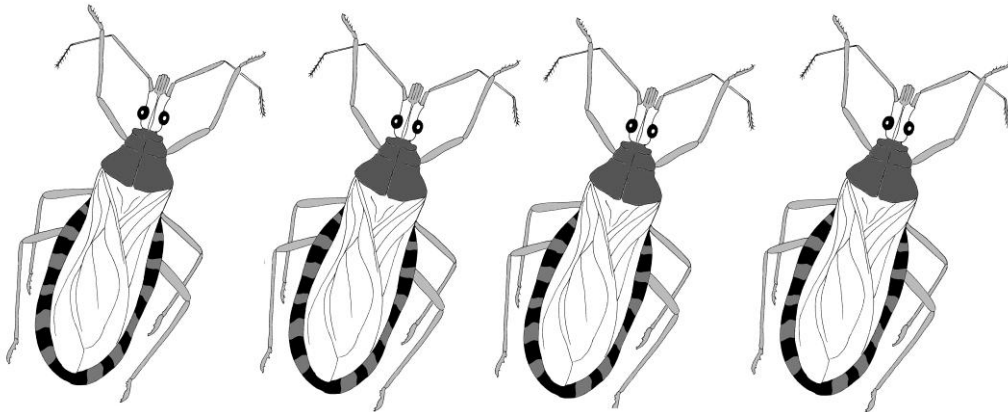
Si se considera el efecto de la presencia del río Amazonas sobre la distribución de varios grupos de Aves, dentro de ellas Hormigueros (*Thamnophilidae*), Trepatroncos (*Dendrocolaptidae*), Atrapamoscas (*Tyrannidae*), Cotingas (*Cotingidae*) y Tangaras (*Thraupinae*), hay claros indicios de influencia. El estudio que comentamos en este Recuadro incluyó un total de 310 especies de unas 25 familias. Para cada uno de los grupos mencionados, se analizó si éste se extiende en ambos lados del río o en uno solo. Adicionalmente, el espacio estudiado se dividió en dos tramos, uno desde la confluencia Napo-Amazonas hasta la ciudad de Manaus en Brasil, correspondiente al curso alto, con ancho del río relativamente menor, y otro desde allí hasta su desembocadura en el Océano Atlántico, correspondiente al curso bajo, de mayor amplitud. Se examinó también la influencia de la presencia del río en los gremios de Aves que habitan el dosel arbóreo versus las que habitan el **Sotobosque**, y en las especies exclusivas de tierra firme versus las que habitan zonas inundables.

Los resultados, en este caso, reafirman la posibilidad de que el gran río esté jugando un papel importante en el patrón de distribución de los grupos mencionados. Hay una separación de poblaciones de Aves propias del dosel, como los Hormigueros (*Thamnophilidae*), y también del Sotobosque, en mucho mayor medida que para las Aves características de campos abiertos. Del mismo modo, el curso bajo del río, más amplio, muestra una mayor influencia en la distribución de las especies que el curso alto. Lo antedicho es coincidente con la hipótesis de efectividad y clara influencia del río Amazonas como barrera para la dispersión y distribución de determinados grupos de organismos. Estos resultados sugieren que el despliegue de la Hidrografía a lo largo del tiempo podría haber influido en los patrones de Diversificación de determinados grupos de Aves, promoviendo, posiblemente, procesos como la Especiación Alopátrica.

13-14

**Enfermedades y sus vectores irrumpen en nuevos ambientes a lo largo del tiempo Geológico: el caso del Mal de Chagas y *Trypanosoma cruzi***

(Basado en Marcili *et al.*, 2009)



*Triatoma infestans*

El escenario Tectónico, el del relieve y la Hidrografía, pero también el del clima, han influido en las rutas y patrones de migración de muchos organismos vivientes a lo largo del tiempo. Un aspecto asociado a estos desplazamientos es la marcha concordada de enfermedades, patógenos y otros agentes Biológicos, incluyendo microorganismos de diversos tipos, como virus, bacterias, hongos, etc., y sus vectores. Su migración ha desencadenado, paralelamente, mortandad y cambios en la composición de las poblaciones de las plantas o animales afectados, a veces con consecuencias letales para éstos.

El Mal de Chagas, hoy extendido desde el Sur de los Estados Unidos hasta el de Suramérica, es producido por un microorganismo Protista endémico de las Américas, *Trypanosoma cruzi*, el cual se comporta como un parásito intercelular. Se estima que cada año, unos 17 millones de personas son infectadas por la enfermedad, que afecta sobre todo a las poblaciones rurales más pobres, donde 50,000 personas fallecen anualmente por este flagelo.

El ciclo de vida de *Trypanosoma* se desenvuelve entre insectos vectores del Género *Triatoma*, de los cuales el principal es *T. infestans*, la Chirimacha, que trasmite al microorganismo con su picadura, pero también se esconde en hospederos intermediarios propios de ambientes Forestales, como Armadillos, Roedores Caviomorfos, Zarigüeyas y varias especies de Monos (*Cebus apella*, *Saguinus bicolor*, *S. fuscicollis*, *S. midas* y otros). En medios próximos a las viviendas humanas, varios animales domésticos juegan también este rol, y *Trypanosoma* salta entre animales silvestres y domésticos ayudado por sus insectos vectores.

El estudio de *Trypanosoma cruzi* en el territorio de las Américas revela la presencia de al menos seis líneas genéticamente diferenciables de este patógeno. Hay una clara asociación de algunas de éstas con sus hospederos, vectores y también con los nichos Ecológicos que ellos ocupan. Aquellas distribuidas en Suramérica y Norteamérica presentan diferencias, pero comparten algunos vertebrados intermediarios.

Una primera línea, por ejemplo, tiene como hospederos temporales a Zarigüeyas de cola larga (*Didelphis marsupialis*), y se extiende al Norte del río Amazonas. Una segunda a Agoutis, Armadillos, Coatíes y Zarigüeyas de cola corta (*Monodelphis brevicaudata*); tiene amplia distribución desde Colombia, el Norte de Brasil hasta Argentina y Paraguay. Los nichos Ecológicos a los que corresponden estos hospederos son diferenciables, siendo en casos terrestres (Armadillos y Agoutis), y en otros casos arborícolas, al menos parcialmente (Monos, Coatíes y Zarigüeyas).

Todo indica que *Trypanosoma cruzi* del territorio norteamericano correspondería a un arribo posterior en el tiempo. Animales como Armadillos y Zarigüeyas habrían sido los responsables de su migración desde Suramérica, luego que se produjo la conexión por tierra firme entre ambos continentes.

La expansión de las poblaciones de *Triatoma* en tercio sureño de Suramérica habría contribuido a la proliferación de la enfermedad en ese ámbito. Asimismo, la intermediación se habría extendido luego a animales domésticos como perros, y a roedores que pululan en la cercanía de los asentamientos humanos.



## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Aber, J., Neilson, R., McNulty, S., Lenihan, J., Bachelet, D. y Draper, R. 2001. Forest processes and Global Environmental change: predicting the effects of individual and multiple stressors. *BioScience* 51: 735-751.
- Aguilar, M. y Reynel, C. 2009. Dinámica forestal y regeneración en un bosque montano nublado de la selva central del Perú (localización Puyu Sacha, valle de Chanchamayo, Dp. Junín, 2100 msnm). Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria-La Molina. 167 pp.
- Albert, J. y Crampton, W. 2005. Diversity and Phylogeny of Neotropical electric fishes (Gymnotiformes). Pp. 360-409 En T. Bullock, C. Hopkins, A. Popper y R. Fay (Eds.): *Electroreception*. Springer Handbook of Auditory Research, New York.
- Albert, J., Bart, H. y Reis, R. 2011. Species richness and Cladal diversity. Pp. 89-104 En Albert, J. y Reis, R. (Eds.): *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. University of California Press, Berkeley, California.
- Albert, J. y Reis, R. 2011. Introduction to Neotropical freshwaters. Pp. 3-19 En Albert, J. y Reis, R. (Eds.): *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. University of California Press, Berkeley, California.
- Aleixo, A. 2004. Historical diversification of a terra-firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution* 58(6): 1303-317.
- Almendiger, R., Jordan, R., Kay, T. e Isacks, B. 1997. The evolution of the Altiplano-Puna plateau of the central Andes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 25: 139-174.
- Alpers, C. y Brimhall, G. 1998. Middle Miocene climatic change in the Atacama desert, northern Chile: evidence from supergene mineralization at La Escondida. *Bulletin of the Geological Society of America* 100: 1640-1656.
- Alvarez, L., Alvarez, W., Asaro, F. y Michel, H. 1980. Extraterrestrial cause for Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208(4448): 1095-1108.
- Andreasen K., y Baldwin, B. 2001. Unequal Evolutionary Rates between Annual and Perennial Lineages of Checker Mallows (*Sidalcea*, Malvaceae): Evidence from 18S–26S rDNA Internal and External Transcribed Spacers. *Molecular Biology and Evolution* 18: 936–944.
- Antoine, P., Marivaux, L., Croft, D., Billet, G., Ganerod, M., Jaramillo, C., Martin, T., Orliac, M., Tejada, J., Altamirano, A., Duranthon, F., Fanjat, G., Rousse, S. y Salas-Gismondi, R. 2011. Middle Eocene rodents from peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of Caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. doi: 10.1098/rspb.2011.1732.
- Antoine, P., Salas-Gismondi, R., Baby, P., Benammi, M., Brusset, S., De Franceschi, D., Espurt, N., Golliot, C., Pujos, F., Tejada, J. y Urbina, M. 2007. The middle Miocene (Laventan) Fitzcarrald fauna, Amazonian Peru. En Díaz-Martínez, E. y Rábano, I. (Eds.): *4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America*. Cuadernos del Museo Geominero No 8. Instituto Geológico y Minero de España.
- Antonie, P., De Franceschi, D., Flynn, J., Nel, A., Baby, P., Benammi, M., Calderón, Y., Espurt, N., Goswami, A. y Salas-Gismondi, R. 2006. Amber from Western Amazonia reveal Neotropical diversity during the middle Miocene.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A. 103(37): 13595-13600.
- Anton, D. y Reynel, C. (Eds.) 2004. Relictos de Bosques de excepcional diversidad en los Andes centrales del Perú. Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional Agraria - La Molina / Asociación Peruana para la Promoción del Desarrollo Sostenible APRODES, Lima. 323 pp.
- Antonelli, A., Quijada, A., Crawford, A., Bates, J., Velazco, P. y Wüster, W. 2010. Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. Pp. 386-404 En Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Antonelli, A., Nylander, J., Persson, C. y Sanmartin, I. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A. 24(106): 9749-9754.
- Apolín, J., Gonzáles, G. y Martínez, J. 2004. Seláceos del Mioceno Superior de Quebrada Pajaritos (Piura, Perú). Pp. 401-404 En Resúmenes extendidos, XII Congreso Peruano de Geología, Sociedad Geológica del Perú.
- Aragón, S. y Woodcock, D. 2009. Plant community structure and conservation of a northern Peru Sclerophyllous forest. *Biotropica* 42(2): 262-270.
- Araújo, M., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J., Haywood, A., Valdes, P. y Rahbek, C. 2008. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography* 31: 8-15.
- Arbogast, B., Edwards, S., Wakeley, J., Beerli, P. y Slowinski, J. 2002. Estimating divergence times from molecular data on phylogenetic and population genetic timescales. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 707-740.
- Argollo, J. 2006. Aspectos Geológicos. Pp. 1-10 En Moraes, M., Øllgard, B., Kvist, L., Borchsenius, F. y Balslev (Eds.): Botánica Económica de los Andes Centrales. Univ. Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Arnedo, M. 1999. Cladismo: la reconstrucción Filogenética basada en parsimonia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*. 26: 57-84.
- Ashley, M., Norman, J. y Stross, L. 1996. Phylogenetic analysis of the Perissodactylan Family Tapiridae using Mitochondrial Cytochrome c Oxidase (COII) sequences. *Journal of Mammalian Evolution* 3(4): 315-326.
- Avise, J., Walker, D. y Johns, G. 1998. Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences 265: 1707-1712.
- Audin, L., David, C., Hall, S., Farber, D. y Hérail, G. 2006. Geomorphic evidences of recent tectonic activity in the forearc, southern Peru. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 61(4): 545-554.
- Axelrod, D., Arroyo, M. y Raven, P. 1991. Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 413-446.
- Ayers, T. 1999. Biogeography of *Lysipomia* (Campanulaceae), a high elevation endemic: an illustration of species richness at the Huancabamba depression, Peru. *Arnaldoa* 6: 13-28.
- Bannister, P. 2007. A touch of frost? Cold hardiness of plants in the Southern hemisphere. *New Zealand Journal of Botany* 45: 1-33.
- Barker, N., Weston, P., Rutschmann, F. y Sauquet, H. 2007. Molecular dating of the "Gondwanan" plant family Proteaceae is only partially congruent with the timing of the break-up of Gondwana. *Journal of Biogeography* 34: 2012-2027.
- Barnes, D., Hodgson, D., Convey, P., Allen, S. y Clarke, A. 2006. Incursion and excursion of Antarctic biota: past, present and future. *Global Ecology and Biogeography* 15: 121-142.
- Barnes, J., Ehlers, T., Insel, N., McQuarrie, N. y Poulsen, C. 2012. Linking Orography, climate, and exhumation across the central Andes. *Geology* 40(12): 1135-1138.

- Barraclough, T. y Vogel, A. 2000. Detecting the Geographical Pattern of Speciation from species-level phylogenies. *The American Naturalist* 155(4): 419-434.
- Barragán, R., Christophoul, F., White, H., Baby, P., Rivadeneira, M., Ramírez, F. y Rodas, J. Estratigrafía secuencial del Cretáceo de la Cuenca Oriente del Ecuador. Pp 45-68 En Baby, P., Rivadeneira, M. y Barragán, R. (Eds): *La Cuenca Oriente, Geología y Petróleo*. IFEA / IRD / PetroEcuador.
- Barret, P. 2003. Cooling of a continent. *Nature* 421: 221-223.
- Barth, F. 1985. *Insects and flowers, the biology of a partnership*. Princeton University Press, New Jersey. 297 pp.
- Bartish, I., Antonelli, A., Richardson, J. y Swenson, U. 2011. Vicariance or long-distance dispersal: historical biogeography of the pantropical subfamily Chrysophylloideae (Sapotaceae) *Journal of Biogeography* 38: 177-190.
- Bates, J., Haffer, J. y Grismer, E. 2004. Avian mitochondrial DNA sequence divergence across a headwater stream of the Rio Tapajos, a major Amazonian river. *Journal of Ornithology* 145: 199-205.
- Baum, D. y Donoghue, M. 1995. Choosing among alternative "Phylogenetic" species concepts. *Systematic Botany* 20: 560-573.
- Bennet, S. 1985. A Pteranodontid Pterosaur from the early Cretaceous of Peru, with comments on the relationships of Cretaceous Pterosaurs. *Journal of Paleontology* 63(5): 669-677.
- Bennett, K. 2004. Continuing the debate on the role of Quaternary environmental change for macroevolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 359: 295-303.
- Benton, M. y Emerson, B. 2007. How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics. *Palaeontology* 50(1): 23-40.
- Benton, M. y Twitchett, R. 2003. How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event. *Trends in Ecology and Evolution* 18(7): 358-365.
- Berenbaum, M. y Feeny, P. 1981. Toxicity of angular furanocoumarins to swallowtail butterflies: Escalation in a coevolutionary arms race? *Science* 212: 927-929.
- Berenbaum, M. y Zangerl, A. 1998. Chemical phenotype matching between a plant and its insect herbivore. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* 95: 13743-13748.
- Berg, C. 1972. *Olmediae-Brosimeae (Moraceae)*. *Flora Neotropica Monograph* 7. Haffner Publishing Co., New York. 229 pp.
- Berger, A., 1978. Long term variations of caloric insolation resulting from the Earth's orbital elements. *Quaternary Research* 9: 139-167.
- Berger, W. 1979. Stable Isotopes in Foraminifera. *Foraminiferal Ecology and Paleocology* 6: 156-198.
- Berner, R., Beerling, D., Dudley, Robinson, J. y Wildman, R. 2003. Phanerozoic atmospheric Oxygen. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31: 105-134.
- Berry, E. 1929a. Early Tertiary fruits and seeds from Belén, Peru. *Johns Hopkins University Studies in Geology* 10: 137-172.
- Berry, E. 1929b. An Eocene tropical forest in the peruvian desert. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* 14: 345-346.
- Berry, E. 1927. Petrified fruits and seeds from the Oligocene of Peru. *Pan-American Geology* 47: 121.132.
- Berry, E. 1924. An Oligocene Cashew nut from South America. *American Journal of Science* 8: 23-126.
- Berry, P. 2003. Diversidad y endemismo en los Bosques Neotropicales de bajura. Pp. 83-96 En Guariguata, M. y Kattan, G. (Compiladores) *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica.

- Bertin, R. 1989. Pollination Biology. Pp. 23-83 En Abrahamson, W. (Ed.): Plant-Animal interactions. McGraw-Hill, USA.
- Bickford, D., Lohman, D., Sodhi, N., Ng, P., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. y Das, I. 2006. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 148-155.
- Bjorholm, S., Svenning, J., Baker, W., Skov, F. y Balslev, H. 2006. Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World palm (Arecaceae) subfamilies. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 113-125.
- Blanc, J. 1984. Néotectonique et Sismotectonique des Andes du Perou central dans la région de Huancayo. These Docteur 3ème Cycle, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 161 pp.
- Blodgett, T., Isacks, B. y Lenters, J. 1997. Constraints on the origin of Paleolake Expansions in the Central Andes. *Earth Interactions* 1: 1-28.
- Bloom, D. y Lovejoy, N. 2011. The Biogeography of Marine incursions in South America. Pp. 137-144 En Albert, J. y Reis, R. (Eds.): Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. University of California Press, Berkeley, California.
- Boltovsky, E. 1991. Ihering's hypothesis in the light of foraminiferal data. *Lethaia* 24: 191-198.
- Bonaccorso, E., Koch, I. y Peterson, T. 2006. Pleistocene fragmentation of Amazon species ranges. *Diversity and Distributions* 12: 157-164.
- Born, C. 2007. Diversité génétique et dynamique des forêts d'Afrique centrale. Une étude multi-échelle de la structure de la diversité génétique d'un arbre pionnier, *Aucoumea klaineana*. PhD. Dissertation, Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- Boshier, D. y Lamb, A. 1997. *Cordia alliodora*, genética y mejoramiento de árboles. Oxford Forestry Institute, Forestry Research Programme. *Tropical Forestry Papers* 36. 100 pp.
- Bowring, S., Erwin, D., Jin, Y., Martin, M., Davidek, K. y Wang, W. 1998. U / Pb Zircon Geochronology and Tempo of the End-Permian Mass Extinction. *Science* 280 (5366): 1039-1045.
- Boyce, C. y Lee, J. 2010. An exceptional role for flowering plant physiology in the expansion of tropical rainforests and biodiversity. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 277: 3437-3443.
- Brack, A. 1986. Ecología de un país complejo. Pp. 177-319 En: Gran Geografía del Perú: Naturaleza y Hombre. Editorial Manfer-Mejía Baca, Barcelona y Lima. Vol. 2.
- Brack, A. y Mendiola, C. 2010. Ecología del Perú. Editorial Bruño, Lima. 496 pp.
- Brako, J. y L. Zarucchi. 1993. Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú. Missouri Botanical Garden Monographs in Systematic Botany 45. 1286 pp.
- Brea, M. y Zucol, A. 2011. The Paraná-Paraguay basin: Geology and Paleoenvironments. Pp.69-87 En Albert, J. y Reis, R. (Eds.): Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. University of California Press, Berkeley, California.
- Bridgewater, S., Pennington, T., Reynel, C., Daza, A. y Pennington, T. 2003. A preliminary floristic and phytogeographic analysis of the woody flora of seasonally dry forests in northern Peru. *Candollea* 58: 129-148.
- Bromham, L. 2009. Why do species vary in their rate of molecular evolution? *Biology Letters* 23: 401-404.
- Brower, A. 1994. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 91: 6491-6495.
- Brumfield, R. y Edwards, S. 2007. Evolution into and out of the Andes: a Bayesian analysis of historical diversification in *Thamnophilus* Antshrikes. *Evolution* 61(2): 346-367.

- Brusatte, L., Butler, R., Prieto-Márquez, A. y Norell, M. 2012. Dinosaur morphological diversity and the end of Cretaceous extinction. *Nature Communications* 3: 804.
- Bürgli, H. 1967. The Orogenesis in the Andean system of Colombia. *Tectonophysics* 4: 429-443.
- Burnham, R. y Johnson, K. 2004. South American palaeobotany and the origins of Neotropical rainforests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 359: 1595-1610.
- Burnham, R., y Carrasco, N. 2004. Miocene winged fruits of *Loxopterygium* (Anacardiaceae) from the Ecuadorian Andes. *American Journal of Botany* 91: 1767-1773.
- Burnham, R. y Graham, A. 1999. The history of Neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86(2): 546-589.
- Burnham, R. 1995. A new species of winged fruit from the Miocene of Ecuador: *Tipuana ecuatoriana*. *American Journal of Botany* 82: 1599-1607.
- Bush, M., y Oliveira, P. 2006. The rise and fall of the refugial hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica* 6(1).
- Bush, M., De Oliveira, P., Colinvaux, P., Miller, M. y Moreno, J. 2004. Amazonian paleoecological histories: one hill, three watersheds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 214: 359-393.
- Caldwell, M. y Bell, G. 1995. *Halisaurus* sp. (Mosasauridae) from the upper Cretaceous (?Santonian) of East-Central Peru, and the taxonomic utility of Mosasaur cervical vertebrae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(3): 532-544.
- Calzada, J. 1980. Bases para la apreciación estadística de la fertilidad de los suelos de la Costa y Sierra. Pp. 195-198 *En* Calzada, J.: 143 *Frutales Nativos*. Universidad Nacional Agraria-La Molina, Lima. 320 pp.
- Campbell, K., Frailey, J. y Romero, L. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali peneplain, Late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon river system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239: 166-219.
- Campbell, K. 2004. The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series* 40: 1-163.
- Campbell, K., Frailey, C. y Romero-Pittman, L. 2004. The Paleogene Santa Rosa local fauna of Amazonian Perú: geographic and geological setting. *Science Series, Natural History Museum of Los Angeles County* 40: 3-14.
- Campbell, I., Czamanske, G., Fedorenko, V., Hill, R. y Stepanov, V. 1992. Synchronism of the Siberian Traps and the Permian-Triassic Boundary. *Science* 258 (5089): 1760-1763.
- Canfield, D. 2005. The early history of atmospheric oxygen: homage to Robert M. Garrels. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 33: 1-36.
- Cano, A. y Valencia, N. 1992. Composición florística de los Bosques nublados secos de la vertiente oriental de los Andes peruanos. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* 21: 170-180.
- Cantanhede, A., Ferreira, V., Pires, I., Hrbek, T., Lazzarini, S. y Alves-Gomes, J. 2005. Phylogeography and population genetics of the endangered Amazonian Manatee, *Trichechus inunguis* Natterer, 1883 (Mammalia, Sirenia). *Molecular Ecology* 14: 401-413.
- Caputo, M. 1991. Solimões megashear: Intraplate tectonics in northwestern Brazil. *Geology* 19(3): 246-249.
- Cárdenas, M., Gosling, W., Sherlock, S., Poole, I., Pennington, R. y Mothes, P. 2011. The Response of Vegetation on the Andean Flank in Western Amazonia to Pleistocene Climate Change. *Science* 331: 1055-1058.
- Carstens, B. y Nobles, L. 2007. Shifting distributions and speciation: species divergence during rapid climate change. *Molecular Ecology* 16: 619-627.

- Carvalho, M., Herrera, F., Jaramillo, C., Wing, S. y Callejas, R. 2011. Paleocene Malvaceae from Northern South America and their biogeographical implications. *American Journal of Botany* 98(8): 1337-1355.
- Cawood, P. 2005. Terra Australis Orogen: Rodinia breakup and development of the Pacific and lapetus margins of Gondwana during the Neoproterozoic and Paleozoic. *Earth Science Reviews* 69(3-4): 249-279.
- Cediel, F., Shaw, R. y Cáceres, C. 2003. Tectonic assembly of the Northern Andean Block. Pp. 815-848 En Bartolini, C., Buffler, R. y Blickwede, J. (Eds.): *The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon habitats, basin formation, and plate tectonics*. American Association of Petroleum Geologists Memoir 79.
- CDC-WWF. s/f. Ecorregiones del Perú. Mapa Digital. Centro de Datos para la Conservación de la Universidad Nacional Agraria-La Molina, y World Wildlife Fund-Perú.
- Chakrabarty, P. y Albert, J. 2011. Not so fast – A new take on the Great American Biotic Interchange. Pp. 293-305 En Albert, J. y Reis, R. (Eds.): *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. University of California Press, Berkeley, California.
- Chanderbali, A., Van der Werff, H. y Renner, S. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 104-134.
- Chaves, J., Pollinger, J., Smith, T. y LeBuhn, G. 2007. The role of geography and ecology in shaping the phylogeography of the speckled hummingbird (*Adelomyia melanogenys*) in Ecuador. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43(3): 795-807.
- Cheviron, Z., Hackett, S. y Capparella, A. 2005. Complex evolutionary history of a Neotropical lowland forest bird (*Lepidothrix coronata*) and its implications for historical hypotheses of the origin of Neotropical avian diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 338–357.
- Clapperton, C. 1984. The glaciation of the Andes. *Quaternary Science Reviews* 2: 83-155.
- Clarke, J. 2006. Antiquity of aridity in the Chilean Atacama desert. *Geomorphology* 73: 101-114.
- Clinebell, R., Phillips, O., Gentry, A., Stark, N. y Zuuring, H. 1995. Prediction of Neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and conservation* 4: 56-90.
- Cody, S., Richardson, J., Rull, V., Ellis, C. y Pennington, R. 2010. The Great American Biotic Interchange revisited. *Ecography* 33: 326-332.
- Colinvaux, P., Irion, G., Rásánen, M., Bush, y Nunes de Mello, J. 2001. A paradigm to be discarded: geological and paleoecological data falsify the Haffer & Prance refuge hypothesis of Amazonian speciation. *Amazoniana* 16(3-4): 609-646.
- Colinvaux, P., De Olivera, P. y Bush, M. 2000. Amazonian and Neotropical plant communities on Glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypothesis. *Quaternary Science Reviews* 19: 141-169.
- Colinvaux, P., De Olivera, P., Moreno, J., Miller, M. y Bush, M. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in Glacial times. *Science* 274: 85-88.
- Colinvaux, P. 1972. Climate in the Galapagos Islands. *Nature* 240: 17-20.
- Condit, R., Hubbell, S., Lafrankie, J., Sukumar, R., Manokaran, R., Foster, R. y Ashton, P. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84: 549-562.
- Condon, M., Scheffer, S., Lewis, M. y Swensen, S. 2008. Hidden neotropical diversity: Greater than the sum of its parts. *Science* 320: 928-931.
- Coney, P. 1982. Plate tectonic constraints on the biogeography of Middle America and the Caribbean region. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 432-443.
- Conn, J. y Mirabello, L. 2007. The biogeography and population genetics of Neotropical vector species. *Heredity* 99: 245-256.

- Conservation International, Fundação SOS Mata Atlântica, Fundação Biodiversitas, Instituto de Pesquisas Ecológicas, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo e Instituto de Florestas-MG. 2000. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Floresta Atlântica e Campos Sulinos. MMA/SBF, Brasília, 41p.
- Cordani, U., Sato, K., Teixeira, W., Tassinari, C. y Basei, M. 2000. Crustal evolution of the South American platform. Pp. 19-24 En Cordani, U., Milani, E., Thomaz Filho, A. y Campos, D. (Eds.): Tectonic Evolution of South America. Proceedings of 31<sup>st</sup> International Geological Congress, Rio de Janeiro, Brazil.
- Coyne, J. y Orr, H. 2004. Speciation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Crame, J. y Rosen, B. 2002. Cenozoic palaeogeography and the rise of modern biodiversity patterns. Pp. 153-168 En Crame, J. y Owen, W. (Eds.): Palaeobiogeography and biodiversity change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic radiations. Geological Society, London, Special Publications 194.
- Crame, J. 2001. Taxonomic diversity gradients through geological time. *Diversity and Distributions* 7: 175-189.
- Crepet, 2008. The fossil record of Angiosperms: requiem or renaissance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95: 3-33.
- Crepet, W., Nixon, K. y Gandolfo, M. 2004. Fossil evidence and phylogeny: the age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from Cretaceous deposits. *American Journal of Botany* 91: 1666-1682.
- Crisci, J., Cigliano, M., Morrone, J. y Roig-Juñent, S. 1991. Historical Biogeography of South America. *Systematic Zoology* 40(2): 152-171.
- Crisp, M., Arroyo, M., Cook, L., Gandolfo, M., Jordan, G., McGlone, M., Weston, P., Westoby, M., Wilf, P. y Linder, P. 2009. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature* 458: 754-756.
- Croft, D. 2001. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (Cenograms). *Diversity and Distributions* 7: 271- 287.
- Cuatrecasas, J. 1986. Speciation and radiation of the *Espeletiinae* in the Andes. Pp. 267-303 En Vuilleumier, F. y Monasterio (Eds.): High altitude Tropical biogeography. Oxford University Press- American Museum of Natural History.
- Cunha Ribeiro, A. 2006. Tectonic history and biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of Eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology* 4(2): 225-246.
- Curtis, H., Barnes, N., Schnek, A. y Flores, G. 2006. *Invitación a la Biología*. 6a Ed. Buenos Aires: Médica Panamericana. 675 pp.
- D'Arcy, W. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. Pp. 75-137 En Hawkes, J., Lester, R., Nee, M. y Estrada, N. (Eds.): Solanaceae III. Taxonomy, Chemistry, Evolution. Royal Botanic Gardens, Kew, London.
- Daly, D. y Mitchell, J. 2000. Lowland vegetation of Tropical South America – an overview. Pp. 391-454 En Lentz, D. (Ed.): Imperfect balance: Landscape transformations in the pre-Colombian Americas. Columbia University Press, New York.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection of favored races in the struggle for life*. John Murray, London.
- Davies, C., Webb, C., Wurdack, K., Jaramillo, C. y Donoghue, M. 2005. Explosive radiation of Malpighiales supports a Mid-Cretaceous origin of modern Tropical rain forests. *The American Naturalist* 165(3): 36-65.
- Davies, C., Fritsch, P., Bell, C. y Mathews, S. 2004. High-latitude Tertiary migrations of an exclusively Tropical clade: evidence from Malpighiaceae. *International Journal of Plant Science* 165(4): 107-121.
- Davies, T., Barraclough, T., Chase, M., Soltis, P., Soltis, D. y Savolainen, V. 2004. Darwin's abominable mystery: Insights from a supertree of the angiosperms. *Proceedings of the National*

- Academy of Sciences of the U.S.A. 101(7): 1904-1909.
- Davies, C., Bell, C., Mathews, S. y Donoghue, M. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 99(10): 6833-6837.
- De Granville, J. 1982. Rain forest and xeric refuges in French Guiana. Pp. 137-158 En Prance, G. (Ed.): *Biological Diversification in the Tropics*. New York: Columbia University Press.
- Devries, G., Zúñiga, F., Hay-Roe, H. y Alvarez, E. 2011. A Reappraisal of the Mesozoic/ Cenozoic Tectonics and Sedimentary Basins of Peru. *Search and Discovery Article* 10332.
- Dewey, J. y Strachan, R. 2003. Changing Silurian–Devonian relative plate motion in the Caledonides: sinistral transpression to sinistral transtension. *Journal of the Geological Society* 160(2): 219-229
- Dick, C., Bermingham, E., Lemes, M., y Gribel, R. 2007. Extreme long-distance dispersal of the lowland Tropical rainforest tree *Ceiba pentandra* L. (Malvaceae) in Africa and the Neotropics. *Molecular Ecology* 16: 3039-3049.
- Dick, C., Condit, R., y Bermingham, E. 2005. Biogeographic history and the high  $\beta$ -diversity of rainforest trees in Panamá. Pp. 259-268 En: Harmon, R. (Ed.): *Rio Chagres: A Multi-disciplinary Profile of a Tropical Watershed*. New York: Springer Publishing Company.
- Dick, C. y Wright, S. 2005. Tropical mountain cradles of dry forest diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 102(31): 10757-10758.
- Dick, C., Abdul-Salim, K. y Bermingham, E. 2003. Molecular systematics reveals cryptic Tertiary diversification of a widespread Tropical rainforest tree. *The American Naturalist* 162: 691-703.
- Dilcher, D. 1995. Plat reproductive strategies: using the fossil record to unravel current issues in plant reproduction. Pp. 187-198 En Hoch, P. y Stephenson, A. (Org.): *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics*. Missouri Botanical Garden Monographs in Systematic Botany 53. St. Louis, Missouri, U.S.A.
- Dillon, M. 2005. The Solanaceae of the *Lomas* formations of Coastal Peru and Chile. *Missouri Botanical Garden Monographs in Systematic Botany* 104: 131-156.
- Dillon, M., Nakazawa, M. y Leyva, S. 2003. El Niño in Peru: Biology and Culture over 10,000 years. *Fieldiana Botany, New Series* 43: 1-9.
- Dinerstein, E., Olson, D., Graham, D., Webster, A., Primm, S., Bookbinder, M. y Ledec, G. 1995. Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe; A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. Washington: WWF; Banco Mundial. 195 pp. y mapa.
- Ditchfield, A. 2000. The comparative phylogeography of Neotropical mammals: patterns of intraspecific mitochondrial DNA variation among bats contrasted to nonvolant small mammals. *Molecular Ecology* 9: 1307-1318.
- Doan, T. 2003. A South-to-North biogeographic hypothesis for Andean speciation: evidence from the Lizard genus *Proctoporus* (Reptilia: Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography* 30: 361-374.
- Dobzhanski, T. 1970. *The Genetics of the Evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Dollfus, O. y Mégard, F. 1968. Les formations Quaternaires du basin de Huancayo et leur néotectonique (Andes centrales peruviennees). *Revue de Géographie Physique et de Géologie Dynamique* 10: 429-440.
- Domning, D. 2001a. Sirenians, Seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 166(1-2): 27-50.
- Domning, D. 2001b. The earliest known fully quadrupedal Sirenian. *Nature* 413: 625-627.
- Domning, D. 1987. Sea cow family reunion. *Natural History* 96(4): 64-71.



- Domning, D. y Hayek, L. 1984. Horizontal tooth replacement in the Amazonian Manatee (*Trichechus inunguis*). *Mammalia* 48(1): 105-127.
- Domning, D. 1982. Evolution of Manatees: a speculative history. *Journal of Paleontology* 56(3): 599-619.
- Donato, M. 2007. Historical biogeography of the family Tristiridae (Orthoptera: Acridomorpha) applying dispersal-vicariance analysis. *Journal of Arid Environments* 66: 421-434.
- Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquivel, D., Ortiz, E. y Cladera, G. 2003. Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 339-352.
- Donnelly, T., Horne, G., Finch, R. y López-Ramos, E. 1990. Northern Central America: The Maya and Chortis Blocks. Pp. 37-76 En Dengo, G. y Case, J. (Eds.): *The Geology of North America, Vol. H, The Caribbean Region*. Geological Society of America, Boulder, Colorado.
- Donoghue, M. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 105(Suppl. 1): 11549-11555.
- Donoghue, P. y Benton, M. 2007. Rocks and Clocks: calibrating the tree of life using fossils and molecules. *Trends in Ecology and Evolution* 22(8): 424-431.
- Donoghue, M. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88: 172-181.
- Dransfield, J., Uhl, N., Asmussen-Lange, C., Baker, W., Harley, M. y Lewis, C. 2008. *Genera Palmarum, Evolution and Classification of the Palms*. Royal Botanic Gardens, Kew, London. 610 pp.
- Duarte, J., Gonzáles, S. y Maldonado, J. 2009. The surprising evolutionary history of Southamerican Deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 17-22.
- Duellman, W. 1982. Compresión Climática Cuaternaria en los Andes, efectos sobre la especiación. Pp. 177-278 En P. Salinas (Ed.) *Zoología Neotropical, Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*. Mérida, Venezuela.
- Duellman, W. 1979. The Herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities. *University of Kansas Museum of Natural History Monographs* 7: 1-485.
- Duivenvoorden, J. y Duque, A. 2010. Composition and diversity of northwestern amazonian rainforests in a geological context. Pp. 360-372 En Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Dumont, J. 1996. Neotectonics of the SubAndes-Brazilian craton boundary using geomorphological data: the Marañon and Beni basins. *Tectonophysics* 257: 137-151.
- Dumont, J., Deza, E. y García, F. 1991. Morphostructural provinces and neotectonics in the Amazonian lowlands of Peru. *Journal of South American Earth Sciences* 4(4): 373-381.
- Dunai, T., López, G., y Juez-Larré, J. 2005. Oligocene- Miocene age of aridity in the Atacama desert revealed by exposure dating of erosion sensitive landforms. *Geology* 33: 321-324.
- Dunin-Borkowski, E., Jacay, J. y Sánchez-Izquierdo, J. 2007. Génesis del Carbón peruano en el marco de la Tectónica Global. *Revista del Instituto de Investigaciones de la Facultad de Ingeniería Geológica, Minera y Metalúrgica de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos* 10(19): 7-27.
- Dutech, C., Maggia, L., Tardy, C., Joly, H. y Jarne, P. 2003. Tracking a genetic signal of extinction-recolonization events in a Neotropical tree species: *Vouacapoua americana* Aublet in French Guiana. *Evolution* 57: 2753-2764.
- Eberle, J. 2005. A new "Tapir" from Ellesmere Island, Arctic Canada - implications for northern high latitude palaeobiogeography and Tapir

- palaeobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 227: 311-322.
- Ehlers, T. y Poulsen, C. 2009. Influence of Andean uplift on climate and paleoaltimetry estimates. *Earth and Planetary Science Letters* 281: 238-248.
- Ehrlich, P. y Raven, P. 1964. Butterflies and plants: A study in plant coevolution. *Evolution* (Lawrence, Kansas) 18: 586-608.
- Erkens, R., Chatrou, L., Maas, J., van der Niet, T. y Savolainen, V. 2007. A rapid diversification of rainforest trees (*Guatteria*; Annonaceae) following dispersal from Central into South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 399-411
- Erwin, T. 1985. The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among Carabid Beetles. Pp. 437-488 En Ball, G. (Ed.): *Taxonomy, phylogeny and biogeography of beetles and ants*. W. Junk Publisher, The Hague, Netherlands.
- Espurt, N., Baby, P., Brusset, S., Roddaz, M., Hermoza, W. y Barbarand, J. 2010. The Nazca Ridge and uplift of the Fitzcarrald Arch: implications for regional geology in northern South America. Pp. 89-100 En Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Espurt, N., Baby, P., Brusset, S., Roddaz, M., Hermoza, W., Regard, V., Antoine, P., Salas-Gismondi, R. y Bolaños, R. 2007. Influence of the Nazca ridge subduction on the modern Amazonian retro-foreland basin. *Geology* 35(6): 515-518.
- Eva, H., Belward, A., de Miranda, E., di Bella, C., Gond, V., Huber, O., Jones, S., Sgrenzaroli, M. y Fritz, S. 2004. A land cover map of South America. *Global Change Biology* 10: 731-744.
- Evenstar, L., Hartley, A., Rice, C., Fin, S., Mather, A. y Chong, G. 2005. Miocene-Pliocene climate change in the Peru-Chile Desert. 6th International Symposium on Andean Geodynamics, Extended Abstracts: 258-260. Barcelona, España.
- Faegri, K. y Van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3d Ed., Pergamon Press, New York. 244 pp.
- Faegri, K. e Iversen, J. 1989. *Textbook of pollen analysis*. John Wiley & Sons, New York. 328 pp.
- Fairbridge, R. 1972. *Climatology of a Glacial Cycle*. *Quaternary Research* 2: 283-302.
- Farrera, I., Harrison, S., Prentice, I., Ramstein, G., Guiot, J., Bartlein, P., Bonnefille, R., Bush, M., Cramer, W., Von Grafenstein, U., Holmgreen, K., Hooghiemstra, H., Hope, G., Jolly, D., Lauritzen, S., Ono, Y., Pinot, S., Stute, M. y Yu, G. 1999. Tropical climates at the Last Glacial Maximum: a new synthesis of terrestrial palaeoclimate data. *Climate Dynamics* 15: 823-856.
- Farris, D., Jaramillo, C., Bayona, G., Restrepo-Moreno, S., Montes, C., Cardona, A., Mora, A., Speakman, R., Glascock, M. y Valencia, V. 2011. Fracturing of the Panamanian Isthmus during initial collision with South America. *Geology* 39: 1007-1010.
- Feld, T., Brodribb, T., Iglesias, A., Chatelet, D., Baresch, A., Upchurch, G., Gomez, B., Mohr, B., Coiffard, C., Kvacek, J. y Jaramillo, C. 2011. Fossil evidence for Cretaceous escalation in Angiosperm leaf vein evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 108(20): 8363-8366.
- Fenster, C., Armbruster, W., Wilson, P., Dudash, M. y Thomson, J. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 375-403.
- Fiaschi, P. y Pirani, J. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brasil. *Journal of Systematics and Evolution* 47: 477-496.
- Fine, P., Daly, D., Villa, G., Mesones, I. y Cameron, K. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution* 59: 1464-1478.
- Fjeldsa, J. 1995. Geographical patterns of neoendemic and older endemic species of Andean Forest birds: the significance of ecologically stable areas. Pp. 89-102. En Churchill, S., Baslev, H., Forero, E. y Luteyn, J.

(Eds.): Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forests. New York Botanical Garden, Bronx.

Font Quer, P. 1982. Diccionario de Botánica. Editorial Labor, Barcelona. 1244 pp.

Friis, E., Pedersen, K. y Crane, P. 2010. Diversity in obscurity: fossil flowers and the early history of the Angiosperms. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences 365: 369-382.

Friis, E., Pedersen, K. y Crane, P. 2005. When Earth started blooming: insights from the fossil record. Current Opinion in Plant Biology 8: 5-12.

Fulton, M. y Hodges, S. 1999. Floral isolation between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens*. Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences 266: 2247-2252.

Funk, D. y Omland, K. 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: Frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 34: 397-423.

Futuyma, D. 1986. Evolutionary Ecology. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 599 pp.

Garzzone, C., Hoke, G., Libarkin, J., Withers, S., MacFadden, B. Eiler, J., Ghosh, P. y Mulch, A. 2008. Rise of the Andes. Science 320: 1304-1307.

Garzzone, C., Molnar, P., Libarkin, J. y MacFadden, B. 2006. Rapid late Miocene rise of the Bolivian Altiplano: evidence for removal of mantle lithosphere. Earth and Planetary Science Letters 241: 543-556.

Gascon, C., Malcom, J., Patton, J., Da Silva, M., Bogarti, J., Loughheed, S., Peres, C., Neckel, S. y Boag, P. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A. 97(25): 13672-13677.

Gentry, A. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. Pp. 103-126 En Churchill, S., Balslev, H., Forero, E. y Luteyn, J. (Eds.): Biodiversity

and conservation of Neotropical montane forests. Missouri Botanical Garden, St. Louis.

Gentry, A. y Ortiz, R. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonia peruana. Pp. 155-166 En Kalliola, R., Puhakka, M. y Danjoy, W. (Eds.): Amazonia peruana, vegetación húmeda Tropical en el llano subandino. PAUT y ONERN, Lima.

Gentry, A. 1992 Tropical forests biodiversity: Distributional patterns and their conservational significance. Oikos 63: 19-28

Gentry, A. 1989. Diversidad florística y fitogeográfica de la Amazonía. Pp. 65-70 En Memorias del Simposio Internacional sobre Investigación y Manejo de la Amazonia. Instituto Nacional de los Recursos Naturales y el Medio Ambiente, Ministerio de Agricultura, Colombia.

Gentry, A. 1988a. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden 75(1): 1-34.

Gentry, A. 1988b. Tree species richness of upper Amazonian forests. Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A. 85:156-159.

Gentry, A. H. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. Caldasia 15(71-75): 71-91.

Gentry, A. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations or an accident in the Andean orogeny? Annals of the Missouri Botanical Garden 69: 557-593.

Gentry, A. 1979. Extinction and conservation of plant species in Tropical America: a Phytogeographical perspective. Pp. 110-126 En Hedberg, I. (Ed.): Plant utilization and Biosphere conservation. Almquist and Wiksell Intl., Stockholm, Suecia.

Ghalambor, C., Huey, R., Martin, I., Tewksbury, J. y Wangy, G. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. Integrative and Comparative Biology 46(1): 5-17.

- Gingras, M., Räsänen, M., Pemberton, G. y Romero, L. 2002. Ichnology and sedimentology reveal depositional characteristics of bay-margin parasequences in the Miocene Amazonian foreland basin. *Journal of Sedimentary Research* 72(6): 871-883.
- Givnish, T. 2010. Ecology of Plant Speciation. *Taxon* 59: 1326-1366.
- Givnish, T. y Renner, S. 2004. Tropical inter-continental disjunctions: Gondwana breakup, immigration from the Boreotropics, and transoceanic dispersal. *International Journal of Plant Sciences* 165: S1-S6.
- Givnish, T., Evans, T., Zjhra, M., Patterson, T., Berry P. y Sytsma, K. 2000. Molecular evolution, adaptive radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from *ndhF* sequences and morphology. *Evolution* 54: 1915-1937.
- Gómez-Navarro, C., Jaramillo, C., Herrera, F., Wing, S. y Callejas, R. 2009. Palms (Arecaceae) from a Paleocene rainforest of northern Colombia. *American Journal of Botany* 96(7): 1300-1312.
- Gonzales, L., y Pffifner, O. 2012. Morphologic evolution of the Central Andes of Peru. *International Journal of Earth Sciences* 101: 307-321.
- Goy, J., Macharé, J., Ortliebt, L. y Zazo, C. 1992. Quaternary shorelines in southern Peru: a record of global sea-level fluctuations and tectonic uplift in Chala bay. *Quaternary International* 15/16: 99-112.
- Graham, A. 2011. *A natural history of the New World*. The University of Chicago Press. 387 pp.
- Graham, 2006c. Paleobotanical evidence and molecular data in reconstructing the historical phytogeography of Rhizophoraceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 325-334.
- Graham, J. 2006b. The Andes: a Geological overview from a Biological perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 371-385.
- Graham, J. 2006a. Latin American biogeography, causes and effects. Introduction. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93(2): 173-177.
- Graham, A., Gregory-Wodzicki, K. y Wright, K. 2001. Studies in Neotropical Paleobotany XV. A Mio-Pliocene palynoflora from the Eastern Cordillera, Bolivia: implications for the uplift history of the Central Andes. *American Journal of Botany* 88(9): 1545-1557.
- Grau, E., Pereira, S., Silveira, L., HöXingc, E. y Wajntala, A. 2005. Molecular phylogenetics and biogeography of Neotropical Piping Guans (Aves: Galliformes): *Pipile* Bonaparte, 1856 is synonym of *Aburria* Reichenbach, 1853. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 637-645.
- Gregory-Wodzicki, K. 2000. Uplift history of the Northern and Central Andes: a review. *Geographical Society of America Bulletin* 112(7): 1091-1105.
- Groot, M., Bogotá, R., Lourens, L., Hooghiemstra, H., Vriend, M., Berrio, J., Tuenter, E., Van der Plicht, J., Van Geel, B., Ziegler, M., Weber, S., Betancourt, A., Contreras, L., Gaviria, S., Giraldo, C., González, N., Jansen, J., Konert, M., Ortega, D., Rangel, O., Sarmiento, G., Vandenbergh, J., Van der Hammen, T., Van der Linden, M. y Westerhoff, W. 2011. Ultra-high resolution pollen record from the northern Andes reveals rapid shifts in montane climates within the last two glacial cycles. *Climate of the Past* 7: 299-316.
- Guedes-Bruni, R. y Lima, H. 1997. Mountain ranges of Rio de Janeiro, south-eastern Brazil. Pp. 376-380 En Davis, S., Heywood, V., Herrera-MacBryde, O., Villa-Lobos, J. y Hamilton, A. (Eds.): *Centres of Plant Diversity: A guide and Strategy for their conservation*, 3: The Americas. World Wildlife Fund / International Union for the Conservation of Nature, Cambridge.
- Haffer, J. y Prance, G. 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* 16(3/4): 579-607.
- Haffer, J. 1982. General aspects of the refuge theory. Pp. 6-24 En Prance, G. (Ed.): *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press.

- Haffer, J. 1981. Aspects of Neotropical bird speciation during the Cenozoic. Pp. 371-394 [En](#) Nelson, G. y Rosen, D. (Eds.): *Vicariance Biogeography: a Critique*. Columbia University Press.
- Haffer, J. 1979. Quaternary biogeography of Tropical lowland South America. Pp. 107-140 [En](#) Duellman, W. (Ed.): *The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Natural History Museum, University of Kansas, Monograph 7.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Hall, J. y Harvey, D. 2002. The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from Riodinid butterflies. *Evolution* 56(7): 1489-1497.
- Hall, M. y Wood, C. 1985. Volcano-Tectonic segmentation of the Northern Andes. *Geology* 13: 203-207.
- Hamilton, H., Caballero, S., Collins, A. y Brownwell Jr., R. 2001. Evolution of river Dolphins. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 268: 549-556.
- Hampel, A. 2002. The migration history of the Nazca Ridge along the Peruvian active margin: a re-evaluation. *Earth and Planetary Science Letters* 203: 665-679.
- Hancock, J. y Kauffman, E. 1979. The great transgressions of the late Cretaceous. *Journal of the Geological Society* 136(2): 175-186.
- Hansen, B. 1995. A review of late glacial pollen records from Ecuador and Perú with reference to the Younger Dryas event. *Quaternary Science Reviews* 14: 853-865.
- Hansen, B., Wright, Jr., H. y Bradbury, J. 1984. Pollen studies in the Junin area, Central peruvian Andes. *Geological Society of America Bulletin* 95: 1454-1465.
- Hartley, A., Chong, G., Houston, J. y Mather, A. 2005. 150 Million years of climatic stability: evidence from the Atacama dessert, northern Chile. *Journal of the Geological Society* 162: 421-424.
- Hartley, A. 2003. Andean uplift and climate change. *Journal of the Geological Society, London* 160: 7-10.
- Hartley, A. y Chong, G. 2002. Late Pliocene age for the Atacama Desert: Implications for the desertification of Western South America. *Geology* 30: 43-46.
- Hartmann, L. y Delgado, I. 2007. Cratons and orogenic belts of the Brazilian shield and their contained gold deposits. *Mineralium Deposita* 36(3-4): 207-217.
- Hastenrath, S. 1971. On the Pleistocene snowline depression in the arid regions of the Southamerican Andes. *Journal of Glaciology* 10: 225-267.
- Hastenrath, S. 1967. Observations on the snow line in the Peruvian Andes. *Journal of Glaciology* 6: 541-550.
- Haug, G., Ganopolski, A., Sigman, D., Rosell-Mele, A., Swann, G., Tiedemann, R., Jaccard, S., Bollmann, G., Maslin, M., Leng, M. y Eglinton, G. 2005. North Pacific seasonality and the Glaciation of North America 2.7 million years ago. *Nature* 43: 821-825.
- Hayes, F. y Sewlal, J. 2004. The Amazon river as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography* 31: 1809-1818.
- Head, J., Bloch, J., Hastings, A., Bourque, J., Cadena, E., Herrera, F., Polly, D. y Jaramillo, C. 2009. Giant Boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457(7230): 715-717.
- Hebert, P., Penton, E., Burns, J., Janzen, D. y Hallwachs, W. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 101: 14812-14817.
- Herendeen, P., Crepet, W. y Dilcher, D. 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications. Pp. 303-316 [En](#) Herendeen, P. y Dilcher, D. (Eds.): *Advances in Legume Systematics 4: the*

- fossil record. Royal Botanic Gardens Kew, London.
- Heritage, A. (Ed.) 1999. World Atlas, Millenium Edition. Dorling Kindersley, London. 492 pp.
- Herrera-MacBryde, O., Rangel, O., Aguilar, M., Sánchez, H., Lowy, P., Cuartas, D. y Garzón, A. 1997. Colombian Pacific coast region (Chocó) – Colombia. Pp. 501-507 En Davis, S., Heywood, V., Herrera-MacBryde, O., Villa-Lobos, J. y Hamilton, A. (Eds.): Centres of Plant Diversity: A guide and Strategy for their conservation, 3: The Americas. World Wildlife Fund e International Union for the Conservation of Nature, Cambridge.
- Hewitt, G. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biology Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.
- Hill, C. Y Crane, P. 1982. Evolutionary cladistics and the origin of angiosperms. Pp. 269-361 En K. Joysey y A. Friday (Eds): *Problems of Phylogenetic Reconstruction*.
- Hoffmann, F. y Baker, R. 2003. Comparative phylogeography of short-tailed bats (*Carollia: Phyllostomidae*). *Molecular Ecology* 12: 3403-3414.
- Hofreiter, A. y Rodríguez, E. 2006. The *Alstroemeriaceae* in Peru and neighbouring areas. *Revista Peruana de Biología* 13(1): 5-69.
- Holdridge, L. 1978. *Ecología basada en las zonas de vida*. Centro Científico Tropical, Costa Rica. 216 pp.
- Holland, D. 2002. Volcanic gases, black smokers, and the Great Oxidation Event. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 66: 3811-3826.
- Honorio, E., y Reynel, C. 2003. Vacíos en la colección de la flora de los bosques húmedos del Perú. Universidad Nacional Agraria-La Molina, Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales. Lima. 87 pp.
- Hooghiemstra H., y Van der Hammen, T. 2004. Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 359: 173–181.
- Hooghiemstra, H., Van der Hammen, T. y Cleef, A. 2002. Paleoeología de la flora boscosa. Pp. 43-58 En Guariguata, M. y Kattan, G. (Eds.): *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- Hoorn, C., Wesselingh, F., Hovikoski, J. y Guerrero, J. 2010. The development of the Amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). Pp. 123-142 En Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Hoorn, C. 1994. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle-late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 112(3-4): 187-238
- Hoorn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: Results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology* 105: 267-309.
- Hope, G. 1980. Historical influences on the New Guinea flora. Pp. 223-248 En Van Royen, P. (Ed.): *The Alpine flora of New Guinea*. J. Cramer Verlag.
- Huber, O., Duno de Stefano, R., Aymard, G. y Riina, R. 2006. Flora and vegetation of the Venezuelan Llanos: a review. En: Pennington, R., Ratter, J. y Lewis, G. *Neotropical savannas and seasonally dry tropical forests: plant diversity, biogeography and conservation*. CRC Press, Florida, USA.
- Hubbell, S. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell, S. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to Tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16 (Suppl.): S9-S21.

- Hubbell, S. & Foster, R. 1986. Biology, chance, history and the structure of tropical rain forests tree communities. Pp. 314-319 En: Diamond, J. y Case, T. (Eds.), *Community Ecology*. Harper and Row, New York.
- Huggett, R. 1995. *Geocology, an evolutionary approach*. Routledge Publishers, London. 320 pp.
- Hughes, C., y Eastwood, R. 2006. Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 103(27): 10334-10339.
- Humphreys, A. y Linder, P. 2009. Concept versus data in delimitation of plant genera. *Taxon* 58: 1054-1074.
- Husson, L., Conrad, C. y Facenna, C. 2008. Tethyan closure, Andean orogeny, and westward drift of the Pacific Basin. *Earth and Planetary Science Letters* 271: 303-310.
- Hut, P., Alvarez, W., Elder, W., Hansen, T., Kauffman, E., Keller, G., Shoemaker, E. y Weissman, P. 1987. Comet showers as a cause of mass extinctions. *Nature* 329: 118-126.
- Hutchinson, G. 1950. Survey of existing knowledge of biogeochemistry. 3. The biogeochemistry of vertebrate excretion. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 96: 1-554.
- Iganci, J., Heiden, G., Miotto, S. y Pennington, R. 2011. Campos de Cima da Serra: the Brazilian SubTropical Highland Grasslands show an unexpected level of plant endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* 167: 378-393.
- IGN. 1989. *Atlas del Perú*. Ministerio de Defensa e Instituto Geográfico Nacional, Proyecto Especial Atlas del Perú. 399 pp.
- INRENA. 2005. *Mapa de deforestación de la Amazonía peruana al 2000*. Memoria descriptiva preparada por H. Portuguez y P. Huerta. Instituto Nacional de Recursos Naturales y Consejo Nacional del Ambiente, Perú.
- INRENA. 1995. *Mapa Ecológico del Perú*. Guía explicativa y Mapa (Actualización y reimpresión del mismo elaborado por ONERN, 1976). Instituto Nacional de Recursos Naturales, Lima. 220 pp.
- INRENA. 1995. *Mapa Forestal del Perú, guía explicativa y Mapa*. Ministerio de Agricultura de la República del Perú e Instituto Nacional de Recursos Naturales. 131 pp.
- Ireland, H., Kite, G., Veitch, N., Chase, M., Schrire, B., Lavin, M., Linares, J. y Pennington, R. 2010. Biogeographical, ecological and morphological structure in a phylogenetic analysis of *Ateleia* (Swartzieae, Fabaceae) derived from combined molecular, morphological and chemical data. *Botanical Journal of the Linnean Society* 162: 39-53.
- Irion, G. y Kalliola, R. 2010. Long-term development processes in Amazonia. Pp. 185-196 En Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Irion, G., Müller, J., Nunes de Mello, J. y Junk, W. 1994. Quaternary Geology of the Central Amazonian lowland area. *Revista do Instituto Geológico, São Paulo* 15(1-2): 27-33.
- Irion, G. 1982. Mineralogical and Geochemical contribution to climatic history in Central Amazonia during Quaternary time. *Tropical Ecology* 23: 76-85.
- Iturraldi-Vinent, M. y MacPhee, R. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 236: 1-95.
- Jaillard, E., Bengtson, P. y Dhondt, A. 2005. Late Cretaceous marine transgressions in Ecuador and northern Peru: a refined stratigraphic framework. *Journal of South American Earth Sciences* 19(3): 307-323.
- Jaillard, E. y Arnaud-Vanneau, S. 1995. The Cenomanian-Turonian transition on the Peruvian margin. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, Vol. Jubilar A. Benavides: 135-157.
- Jaillard, E., Carlier, G., Sempere, T., Soler, P. y Marocco, P. 1995. The role of Tethys in the evolution of the northern Andes between late

- Permian and late Eocene times. Pp. 463-473 En Nairn, E. (Ed.): The Ocean basins and margins. Volume 8: The Tethys Ocean. Plenum Press, New York, 1995.
- Jaillard, E., Cappetta, H., Ellenberger, P., Feist, M., Grambast-Fessard, N., Lefranc, J. y Sigé, B. 1993. Sedimentology, palaeontology, biostratigraphy and correlation of the Late Cretaceous Vilquechico Group of southern Peru. *Cretaceous Research* 14: 623-661.
- Janzen, D. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist* 101: 233-249.
- Jaramillo, C. 2012. Historia Geológica del Bosque Húmedo Tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 36(138): 59-79.
- Jaramillo, C., Hoorn, C., Silva, S., Leite, F., Herrera, F., Quiroz, L., Dino, R. y Antonioli, L. 2010b. The origin of modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record. Pp. 317-334 En Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Jaramillo, C., Ochoa, D., Contreras, L., Pagani, M., Carvajal-Ortiz, H., Pratt, L., Krishnan, S., Cardona, A., Romero, M., Quiroz, L., Rodríguez, G., Rueda, M., De la Parra, F., Morón, S., Green, W., Bayona, G., Montes, C., Quintero, O., Ramírez, R., Mora, G., Schouten, S., Bermúdez, H., Navarrete, R., Parra, F., Alvarán, M., Osorno, J., Crowley, J., Valencia, V. y Vervoort, J. 2010a. Effects of rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary on Neotropical vegetation. *Science* 330: 957-961.
- Jaramillo, C. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* 311: 1893-1896.
- Jaramillo, C. 2000. Mangrove distribution during the Holocene in Tribugá Gulf, Colombia. *Biotropica* 32(1): 14-22.
- Jarvis A., Touval, J., Schmitz, M., Sotomayor, L. y Hyman, G. 2010. Assessment of threats to ecosystems in South America. *Journal for Nature Conservation* 18: 180-188.
- Johnson, T., Scholz, C., Talbot, M., Kelts, K., Ricketts, R., Ngobi, G., Beuning, K., Ssemmanda, I. y McGill, J. 1996. Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of Cichlid fishes. *Science* 273(5278): 1091-1093.
- Johnston, S. y Thorkelson, D. 1997. Cocos-Nazca slab window beneath Central America. *Earth and Planetary Science Letters* 146: 465-474.
- Joppa, L., Roberts, L., Myers, N. y Pimme, S. 2010. Biodiversity hotspots house most undiscovered plant species. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* 32 (108): 13171-13176.
- Josse, C., Navarro, G., Comer, P., Evans, R., Faber-Langendoen, D., Fellows, M., Kittel, S., Menard, S., Pyne, M., Reid, M., Schulz, K., Snow, K. y Teague, J. 2003. Ecological systems of Latin America and the Caribbean: A working classification of terrestrial systems. Nature Serve, Arlington, Virginia.
- Judd, W., Campbell, C., Kellogg, E. y Stevens, P. 1999. *Plant systematics, a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 464 pp.
- Kalliola, R., Puhakka, M. y Danjoy, W. (Eds.) 1989. *Amazonia peruana, vegetación húmeda Tropical en el llano subandino*. PAUT y ONERN, Lima.
- Kam-Biu, L. y Colinvaux, P. 1985. Forest Changes in the Amazon basin during the last Glacial Maximum. *Nature* 318: 516-557.
- Kaplan, D. 1984. The concept of homology and its central role in the elucidation of plant systematic relationships. Pp. 51-70 En F. Stuessy y T. Duncan (Eds.) *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York.
- Kay, K., Reeves, P., Olmstead, R. y Schemske, D. 2005. Rapid speciation and the evolution of hummingbird pollination in Neotropical *Costus* subgenus *Costus* (Costaceae): evidence from nrDNA ITS and ETS sequences. *American Journal of Botany* 92(11): 1899-1910.



- Keller, G., Abramovitch, S., Berner, Z. y Adatte, T. 2009. Biotic effects of the Chicxulub impact and the K-T catastrophe and sea level change in Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 271: 52-68.
- Keller, G. 2001. The end-Cretaceous mass extinction in the marine realm: year 2000 assessment. *Planetary and Space Science* 49: 817-830.
- Kennan, L. y Pindell, J. 2012. Sedimentary basins of NW Peru and SW Ecuador: the Caribbean connection, and why it matters. 2 pp. Accesible en [www.tectonicanalysis.com](http://www.tectonicanalysis.com).
- Kennan, L. 2000. Large-scale Geomorphology in the Central Andes: interrelationships of tectonics, magmatism and climate. Pp. 167-199 En Summerfield, M. (Ed.): *Geomorphology and global tectonics*. J. Wiley, England.
- Kerr, M. 2004. A phylogenetic and biogeographic analysis of *Sanguisorbeae* (Rosaceae), with emphasis on the Pleistocene radiation of the high Andean genus *Polylepis*. Ph.D. Thesis, University of Maryland, College Park.
- Knoll, A., Bambach, R., Canfield, D. y Grotzinger, J. 1996. Comparative earth history and late Permian mass extinction. *Science* 273 (5274): 452-457.
- Koepke, H. 1961. Synökologische studien an der Westseite der peruanischen Anden. *Bonner Geographische Abhandlungen* 29: 1-320.
- Koepke, M. 1958. Die vogel des waldes von Zárate. *Bonn. Zool. Beitr.* 2/4: 130-193.
- Kött, A., Gaupp, R. y Wörner, G. 1995. Miocene to recent history of the Western Altiplano in northern Chile revealed by lacustrine sediments of the Lauca basin. *Geologische Rundschau* 84(4): 770-780.
- Kummel, B. 1948. Geological reconnaissance of the Contamana region, Peru. Report of The Geological Society of America / Departamento de Petróleo del Cuerpo de Ingenieros de Minas del Perú.
- Kursar, T., Dexter, K., Lokvama, J., Pennington, T., Richardson, J., Weber, M., Murakamia, E., Draked, C., McGregor, R. y Coley, P. 2009. The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the Tropical tree genus *Inga*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 106(43): 18073-18078.
- Lamb, S. y Davis, P. 2003. Cenozoic climate change as a possible cause for the rise of the Andes. *Nature* 425: 792-797.
- Lannuzzi, R. y Rösler, O. 2000. Floristic migration in South America during the Carboniferous: phytogeographic and biostratigraphic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 161(1-2): 71-94.
- Latrubesse, E., Da Silva, S., Cozzuol, M. y Absy, M. 2007. Late Miocene continental sedimentation in Southwestern Amazonia and its regional significance: biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Sciences* 23: 61-80.
- Lavin, M. 2006. Floristic and geographical stability of discontinuous Seasonally Dry Tropical forests explains patterns of plant phylogeny and endemism. Pp. 433-448 En Pennington R., Lewis, G. y Ratter, J. (Eds.): *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation*. CRC Press, Florida, USA.
- Lavin, M. Schrire, B., Lewis, G., Pennington, T., Delgado-Salinas, A., Thulin, M., Hughes, C. y Wojciechowski, M. 2004. Metacommunity process rather than continental tectonic history better explains geographically structured phylogenies in Legumes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 359(1450): 1509-1522.
- Lavin, M. y Luckow, M. 1993. Origins and relationships of Tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany* 80: 1-14.
- Lavin, M., Herendeen, P. y Wojciechowski, M. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Systematic Biology* 54: 575-594.

- LAWG.1999. Manual of Leaf Architecture - morphological description and categorization of Dicotyledonous and net-veined Monocotyledonous Angiosperms. Leaf Architecture Working Group, LAWG, Smithsonian Institution, Department of Paleobiology. Washington DC. 65 pp.
- Lemon, R. y C. Churcher. 1961. Pleistocene geology and paleontology of the Talara region, northwest Peru. *American Journal of Science* 259: 410-429.
- León, L. 2000. Memoria explicativa del Mapa Geológico del Perú escala 1:1000000 (1999). Instituto Geológico, Minero y Metalúrgico INGEMMET, Lima.
- Lessios, H. 2006. Utilización de los Erizos panameños para poner a prueba el reloj molecular. Pp. 397-401 *En* Leight, E., Herre, E., Jackson, J. y Santos-Granero, F. (Eds.): *Ecología y Evolución en los Trópicos*. Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá.
- Le Roux, J., Tavares, C. y Alayza, F. 2000. Sedimentology of the Rímac-Chillón alluvial fan at Lima, Peru, as related to Plio-Pleistocene sea level changes, glacial cycles and tectonics. *Journal of South American Earth Sciences* 13(6): 499-510.
- Lewis, G., Schrire, B., Mackinder, B. y Lock, M. (Eds.) 2005. *Legumes of the world*. The Royal Botanic Gardens, Kew, London. 577 pp.
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. y Pennington, R. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism and biogeography of woody plants. Pp. 3-21. *En* Dirzo, R., Mooney, H., Ceballos, G. y Young, H. (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests: Biology and conservation*. Island Press, Washington.
- Linares-Palomino, R. y Ponce, S. 2005. Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in Cerros de Amotape Cordillera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management* 209: 261-272.
- Linares-Palomino, R. 2004b. Los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos: I. Fitogeografía y composición florística. *Arnaldoa* 11(1): 85-102.
- Linares-Palomino, R. 2004a. Los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos: I. El concepto de los Bosques secos en el Perú. *Arnaldoa* 11(1): 103-138.
- Liu, Z., Pagani, M., Zinniker, D., DeConto, R., Huber, B., Brinkhuis, H., Shah, S., Leckle, R. y Pearson, A. 2009. Global cooling during the Eocene-Oligocene climate transition. *Science* 323:1187-1190.
- Livingstone, D. y Van der Hammen, T. 1978. Paleogeography and paleoclimatology. *En* Tropical forest ecosystems: a state-of-knowledge report, UNESCO, Paris. UNESCO/UNEP/FAO.
- Lockley, M., Ritts, B. y Leonardi, G. 1999. Mammal track assemblages from the early Tertiary of China, Peru, Europe and North America. *Palaaios* 14(4): 398-404.
- Lohmann, H. 1970. Outline of tectonic history of Bolivian Andes. *Bulletin of the American Association of Petrology and Geology* 54: 735-757.
- Lonsdale, P. 2005. Creation of the Cocos and Nazca plates by fission of the Farallon plate. *Tectonophysics* 404: 237-264.
- Love, D., Clark, A. y Glover, K. 2004. The Lithologic, Stratigraphic, and Structural Setting of the Giant Antamina Copper-Zinc Skarn Deposit, Ancash, Peru. *Economic Geology* 99: 887-916.
- Lovejoy, N., Albert, J. y Crampton, W. 2006. Miocene marine incursions and marine / freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 5-13.
- Luhr, J. (Ed.) 2003. *Tierra*. Dorling-Kindersley, London. 520 pp.
- Lumbreras, L. 1977. *Los orígenes de la civilización en el Perú*. 3ª. Ed., Milla Batres, Lima. 221 pp.
- Lundberg, J., Marshall, L., Guerrero, J, Horton, B., Malabarba, M, y Wesselingh, F. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of Tropical South American rivers. Pp.

- 14-48 En Phylogeny and classification of Neotropical fishes. Edipucrs, Porto Alegre, Brasil.
- Lundberg, J. y Chernoff, B. 1992. A Miocene fossil of the Amazonian fish *Arapaima* (Teleostei, Arapaimidae) from the Magdalena river region of Colombia – Biogeographic and evolutionary implications. *Biotropica* 24(1): 2-14.
- Luteyn, J. 1999. Páramos: A Checklist of Plant Diversity, Geographical Distribution, and Botanical Literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden* Volume 84.
- MacArthur, R. y Wilson, E. 1967. The theory of island biogeography. *Monographs in Population Biology* 1. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 204 pp.
- Macedo-Sánchez, O., Surmont, J., Kissel, K., Mitouard, P. y Laj, C. 1992. Rotación Cenozoica de la Cordillera Occidental peruana y levantamiento de los Andes centrales. *Bulletin de l'Institut Française d'Études Andines* 21(1): 1-24.
- Macharé, J. y Ortlieb, L. 1992. Plio-Quaternary vertical motions and the Nazca Ridge, central coast of Peru. *Tectonophysics* 205: 97-108.
- Magallón, S. y Castillo, A. 2009. Angiosperm diversification through time. *American Journal of Botany* 96: 349-365.
- Magallón, S. y Sanderson, M. 2001. Absolute diversification rates in Angiosperm Clades. *Evolution* 55: 1762-1780.
- Magallón S., Crane, P. y Herendeen, P. 1999. Phylogenetic pattern, diversity and diversification of Eudicots. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 297-372.
- Malleux, J. 1975. Mapa Forestal del Perú y Memoria Explicativa. Departamento de Manejo Forestal, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima.
- Manchester, S., Herrera, F., Fourtanier, E., Barron, J., y Martínez, J. 2012. Oligocene age of the Classical Belén Fruit and Seed Assemblage of the North Coastal Peru based on Diatom Biostratigraphy. *Journal of Geology* 120: 467-476.
- Manchester, S., Wilde, V. y Collinson, M. 2007. Fossil Cashew nuts from the Eocene of Europe: Biogeographic links between Africa and Southamerica. *International Journal of Plant Science* 168: 1199-1206.
- Marcili, A., Lima, L., Valente, V., Valente, S., Batista, J., Junqueira, A., Souza, A., Da Rosa, J., Campaner, M., Lewis, M., Llewellyn, M., Miles, M. y Texeira, M. 2009. Comparative Phylogeography of *Tripanosoma cruzi* TClIc: new hosts, association with terrestrial ecotopes, and spatial clustering. *Infection, Genetics and Evolution* doi 10.1016/j.meegid.2009.07.003.
- Martinez, C. 1980. Structure et évolution de la chaîne Andine dans le Nord de la Cordillere des Andes de Bolivie. *Trav. Doc. ORSTOM* 119. 352 pp.
- Mayr, E. 1982. The growth of biological thought. Harvard University Press, Boston.
- McKenna, M. 1973. Sweepstakes, filters, Noah's Arks, and beached Viking funeral ships in Palaeogeography. Pp 21-46 En Tarling, D. y Runcorn, S. (Eds.): Implications of continental drift to the Earth Sciences. Academic Press, New York.
- Meade, R., Dunne, T., Richey, J., Santos, U. y Salati, E. 1985. Storage and remobilization of suspended sediment in the lower Amazon river of Brazil. *Science* 228: 488-490.
- Mégar, F., Caldas V., Paredes, J. y De la Cruz, N. 1996. Geología de los cuadrángulos de Tarma, La Oroya, y Yauyos. Instituto Geológico Minero y Metalúrgico del Perú, Serie A. Carta Geológica Nacional, Boletín 69. 279 pp.
- Mégar, F. 1984. The Andean orogenic period and its major structures in central and northern Peru. *Journal of the Geologic Society, London* 141: 893-900.
- Mégar, F. 1968. Geología del cuadrángulo de Huancayo. Boletín del Servicio de Geología y Minería No. 18, Lima, 123 pp.
- Milankovitch M. 1920. *Théorie Mathématique de phénomènes thermiques produits par la radiation solaire*. Gauthiers-Volars, Paris.

- Miller, M., Bermingham, E., Klicka, J., Escalante, P., Raposo do Amaral, F., Weir, J. y Winker, K. 2008. Out of Amazonia again and again: episodic crossing of the Andes promotes diversification in a lowland forest flycatcher. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B-Biology* 275: 1133-1142.
- MINAM. 2011. Perú país Megadiverso. Carpeta Divulgativa, Dirección General de Diversidad Biológica, Ministerio del Ambiente del Perú.
- MINAM. 2010b. Mapa del Patrimonio Forestal Nacional Escala 1/100,000. Ministerio del Ambiente del Perú, Viceministerio de Desarrollo estratégico de Recursos Naturales; Mapa elaborado para el MINAM por el Consorcio EDG-CANDES-LTA.
- MINAM. 2010a. Áreas Naturales Protegidas por el Estado Peruano, Plan Director (Estrategia Nacional). Ministerio del Ambiente del Perú, Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado Peruano. 308 pp.
- Miralles, A. y Carranza, S. 2010. Systematics and biogeography of the Neotropical genus *Mabuya*, with special emphasis on the Amazonian skink *Mabuya nigropunctata* (Reptilia, Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 857-869.
- Mittelbach, G., Schemske, D., Cornell, A., Allen, A., Brown, J., Bush, M., Harrison, S., Hurlbert, A., Knowlton, N., Lessios, H., McCain, C., McCuine, A., McDade, L., McPeck, M., Near, T., Price, T., Ricklefs, R., Roy, K., Sax, D., Schluter, D., Sobel, J. y Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10: 315-331.
- Mitouard, P., Kissel, C. y Laj, C. 1990. Post-Oligocene rotations in southern Ecuador and northern Peru and the formation of the Huancabamba Deflection in the Andean cordillera. *Earth and Planetary Science Letters* 98: 329-340.
- Molau, U. 1988. Scrophulariaceae, I: Calceolariae. *Flora Neotropica Monograph* 47. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Molbo, D., Machado, C., Sevenster, J., Keller, L. y Herre, E. 2003. Cryptic species of fig-pollinating wasps: Implications for the evolution of the fig-wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. 100: 5867-5872.
- Monasterio M., y Sarmiento, L. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 387-91.
- Monsch, K. 1998. Miocene fish faunas from northwestern Amazonia basin (Colombia, Peru, Brasil) with evidence of marine incursions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 143: 31-50.
- Montes, C., Bayona, G., Cardona, A., Buchs, D., Silva, C., Morón, S., Hoyos, N., Ramírez, D., Jaramillo, C. y Valencia, V. 2012b. Arc-continent collision and Orocline formation: closing of the Central American Seaway. *Journal of Geophysical Research*. DOI: 10.1029/2011JB008959.
- Montes, C., Cardona, A., McFadden, R., Morón, S., Silva, C., Restrepo-Moreno, S., Ramírez, D., Hoyos, N., Farris, D., Bayona, G., Jaramillo, C., Valencia, V., Bryan, J. y Flores, J. 2012a. Evidence for middle Eocene and younger emergence in Central Panama: implications for Isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin*. DOI:10.1130/B30528.1.
- Mora, A., Baby, P., Roddaz, M., Parra, M., Brusset, S., Hermoza, W. y Espurt, N. 2010. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. Pp. 38-60 *En* Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Morellato, L. y Haddad, C. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32: 786-792.
- Moritz, C., Patton, J., Schneider, C. y Smith, T. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 533-563.
- Morley, R. 2003. Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology* 6: 5-20.

- Morley, R. 2000. *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd.
- Morrone, J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-94.
- Moscol, M. 2010. Holocene upper forest line dynamics in Ecuadorian Andes: a multiproxy study. Doctoral Thesis, Universiteit Amsterdam. Aquaprint, Burges, France. 229 pp.
- Muellner, A., Savolainen, V., Samuel, R., y Chase, M. 2006. The Mahogany family "out-of-Africa": divergence time estimation, global biogeographic patterns inferred from plastid rbcL DNA. *Evolution* 40: 236-250.
- Murcia, C. 2003. Ecología de la Polinización. Pp. 493-530 *En* Guariguata, M. y Kattan, G. (Compiladores): *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G. y Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Myers, S. 1975. Vertical crustal movements of the Andes in Peru. *Nature (London)* 254: 672-674.
- Navarro, G. y Maldonado, M. 2004. Geografía Ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón E. Patiño, Departamento de Difusión. Santa Cruz, Bolivia. 719 pp.
- Negri, F., Bosquentin-Villanueva, J., Ferigolo, J. y Antoine, P. 2010. A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia. Pp. 244-258 *En* Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Nelson, B. 1990. Endemism centers, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345: 714-716.
- Nebel, G., Kvist, L., Vanclay, J. y Vidaurre, H. 2001. Forest dynamics in flood plain in the Peruvian Amazon: effects of disturbance and implications for management. *Forest Ecology and Management* 150: 79-92.
- Neill, D. 1997. Ecuadorian Pacific coast mesic forests - Ecuador. Pp. 508-512. *En* Davis, S., Heywood, V., Herrera-MacBryde, O., Villa-Lobos, J. y Hamilton, A. (Eds.): *Centres of Plant Diversity: A guide and Strategy for their conservation*, 3: The Americas. World Wildlife Fund e International Union for the Conservation of Nature, Cambridge.
- Nixon, K. y Wheeler, Q. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 211-223.
- Noble, D., McKee, E., Mourier, T. y Mégard, F. 1990. Cenozoic stratigraphy, magmatic activity, compressive deformation and uplift in northern Peru. *Geological Society of America Bulletin* 102: 1105-1113.
- Nores, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography* 26: 475-485.
- Nuttall, C. 1990. A review of the Tertiary non-marine molluscan faunas of the Pebasian and other inland basins of northwestern Southamerica. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology* 45: 165-371.
- Olson, D., Dinerstein, E., Wikramanayake, E., Burgess, N., Powell, G., Underwood, E., D'Amico, J., Itaya, I., Strand, H., Morrison, J., Loucks, C., Allnutt, T., Ricketts, T., Kura, Y., Lamoreux, J., Wettengel, W., Hedao, P. y Kassem, K. 2001. Terrestrial Ecoregions of the world: a new map of life on earth. *BioScience* 51: 933-938.
- ONERN 1976. Mapa Ecológico del Perú. Mapa y Guía explicativa. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales, Lima. 117 pp.
- Palacios, S. y Reynel, C. 2011. Una formación vegetal subxerófila en el valle de Chanchamayo, Dp. de Junín. Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria-La Molina. 72 pp.

- Parrish, J. 1993. Paleoclimatic history of the opening South Atlantic. Pp. 28-43. En George, W. y Lavocat, R. (Eds.): The Africa-South America Connection. Clarendon Press, Oxford.
- Parmenter, C. y Folger, D. 1974. Eolian Biogenic Detritus in Deep Sea Sediments: A Possible Index of Equatorial Ice Age Aridity. *Science* 23: 695-698.
- Patané, J., Weckstein, J., Aleixo, A y Bates, J. 2009. Evolutionary history of *Ramphastos* toucans: Molecular phylogenetics, temporal diversification, and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 923-934.
- Patterson, B., Pacheco, V. y Ashley, M. 1992. On the origins of the western slope region of endemism: systematics of fig-eating bats, genus *Artibeus*. Pp. 189-205 En Young, K. y Valencia, N. (Eds.): Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima No 21.
- Pennington, R. y Dick, C. 2010. Diversification of the Amazonian flora in relation to key ecological and environmental events: a molecular perspective. Pp. 373-385 En Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Pennington, T., Lavin, M., Särkinen, T., Lewis, G., Klitgaard, B. y Hughes, C. 2010. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 107(31): 13783-13787.
- Pennington, R., Lewis, G. y Ratter, J. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical savannas and seasonally dry forests. Pp. 1-29 En Pennington, R., Lewis, G. y Ratter, J. (Eds.): Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation. The Systematics Association Special Volume, Series 69. Boca Raton: CRC Press.
- Pennington, R., Richardson, J. y Lavin, M. 2006. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist* 172: 605-616.
- Pennington, R. y Dick, C. 2004. The role of immigrants in the assembly of the South American rain forest tree flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* doi: 10.1098/rstb.2004.1532.
- Pennington R., Lavin, M., Prado, D., Pendry, C., Pell, S. y Butterworth, C. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical Seasonally Dry Forest plants show patterns of both tertiary and quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 359: 515-537.
- Pennington, R., Hollingsworth, M., Ponge, A. y Zamora, N. 2003. Tropical mountains and plant evolution: the influence of the Andes on *Dussia*. Abstract 38 En Association for Tropical Biology and Conservation, Annual Meeting Abstracts for talks.
- Pennington, R., Prado, D. y Pendry, C. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- Pennington, T. y Muellner, A. 2010. A monograph of *Cedrela* (Meliaceae). DH Books, The Manse, Chapel Lane. Milborne Port, England. 112 pp.
- Pennington, T. 1997. The Genus *Inga* Botany. Royal Botanic Gardens Kew, London. 844 pp.
- Peralta-Medina, E. y Falcon-Lang, H. 2012. Cretaceous forest composition and productivity inferred from a global fossil wood database. *Geology* 40(3): 219-222.
- Perdices, A., Bermingham, E., Montilla, A. y Doadrio, I. 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 172-189.
- Petersen, G. 1972. Geografía y Geología general del litoral peruano. Pp. 6-214 En Rodríguez, P. (Ed.) Historia Marítima del Perú, Tomo 1, Vol. 1-2.

- Petford, N. y Atherton, M. 1995. Crustal segmentation and the Isotopic significance of the Abancay Deflection. *Revista Geológica de Chile* 22: 235-243.
- Petit, R., Pineau, E., Demasure, B., Bacilieri, R., Ducouso, A. y Kremer, A. 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 94: 996-1001.
- Petit, R., Aguinagalde, I., De Beaulieu, J., Bittkau, C., Brewer, S. y Cheddadi, R. 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300: 1563-1565.
- Philip, J. y Jaillard, E. 2004. Revision of the Northern Cretaceous Rudists from Northwestern Peru. *Journal of South American Earth Sciences* 1(17): 39-48.
- Phillips, O., Hall, P., Gentry, A., Sawyer, S. y Vásquez, R. 1994. Dynamics and species richness of Tropical rainforests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 91: 2805-2809.
- Phillips, O. y Miller, J. 2002. Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. St. Louis, Missouri. U.S.A. 319 pp.
- Pimm, S. y Raven, P. 2000. Biodiversity: Extinction by numbers. *Nature* 403: 843-845.
- Piperno, D. 2006. Fitólitos y carbon microscópico en el transecto 155: historia de la vegetación y fuego en la región Amazónica en los últimos 75,000 años. Pp. 337-348 *En* Leight, E., Herre, E., Jackson, J. y Santos-Granero, F. (Eds.): *Ecología y Evolución en los Trópicos*. Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá.
- Pires, J. 1973. Tipos de vegetação da Amazonia. *Publ. Avulsas do Museu Paraense Emílio Goeldi* 20: 179-202.
- Pirie, M., Chatrou, L., Mols, J., Erkens, R., y Oosterhof, J. 2006. 'Andean-centred' genera in the short-branch clade of Annonaceae: testing biogeographical hypotheses using phylogeny reconstruction and molecular dating. *Journal of Biogeography* 33: 31-46.
- Pitman, N., Terborgh, J., Silman, M. y Núñez, P. 1999. Tree species distribution in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651-2661.
- Pitman, N., Terborgh, J., Silman, M., Núñez, P., Neill, D. y Cerón, C. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82: 2101-2117.
- Prado, D. 2000. Seasonally dry forests of Tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57: 437-461.
- Prance, G. 1994. A comparison of the efficacy of higher taxa and species numbers in the assessment of biodiversity in the Neotropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 345: 89-99.
- Primack, R. y Ros, J. 2002. *Introducción a la Biología de la Conservación*. Ed. Ariel Ciencia, Barcelona. 375 pp.
- Pujós, F., y Salas, R. 2004. A systematic reassessment and paleogeographic review of fossil *Xenarthra* from Peru. *Bulletin de l'Institut Française d'Études Andines* 3(2): 331-377.
- Pujós, F. 2002. Estudio Geológico, Estratigráfico y Sedimentológico de la cueva de mamíferos del Pleistoceno de Santa Rosa (Perú): interpretación paleo-ambiental. *Bulletin de l'Institut Française d'Études Andines* 31(1): 101-113.
- Punyasena, S., Dalling, J., Jaramillo, C. y Turner, B. 2011. Comment of "The response of vegetation on the Andean flank in Western amazonia to Pleistocene climatic change". *Science* 333: 1825.
- Quade, J. Garzzone, C. y Eiler, J. 2007. Paleoelevation reconstruction using pedogenic carbonates. *Reviews in Mineralogy & Geochemistry* 66: 53-87.
- Quental T. y Marshall, C. 2010. Diversity dynamics: molecular phylogenies need the fossil record. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 434-41.

- Radomski, M., Rait, G., Dolberg, D. y Hearn, M. 2010. Sedimentology of the lower Vivian formation: a widespread lowstand fluvial system? Marañón basin, Peru. *Search and Discovery Article* 90104.
- RAE. 1992. Diccionario de la lengua Española. Real Academia de la Lengua Española, Madrid. 2133 pp. (2 vols.)
- Ramos, V. 1999. Plate tectonic setting of the Andean Cordillera. *Episodes* 22(3): 183-190.
- Räsänen, M., Lina, A., Santos, J. y Negri, F. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269: 3868-3889.
- Rasänen, M., Salo, J. y Kalliola, R. 1987. Fluvial perturbation in Western Amazon basin: regulation by long-term Sub-Andean tectonics. *Science* 238: 1398-1401.
- Ratter, J., Bridgewater, S. y Ribeiro, J. 2006. Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrados. *En*: Pennington, R., Lewis, G. y Ratter, J., Eds. Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation. CRC Press, Florida, USA.
- Ratter, J., Ribeiro, J. y Bridgewater, S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223-230.
- Ratter, J., Bridgewater, S., Atkinson, R. y Ribeiro, J. 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 53(2): 153-180.
- Raven, P., Evert, R. y Eichhorn, S. 1992. *Biology of Plants*. 6th Ed., W. Freeman & Co. Publishers. 944 pp.
- Raven P. 1988. Tropical floristics tomorrow. *Taxon* 37: 549-560.
- Raven, P. 1984. Global futures: the Third World. Conferencia *En* Knockdown-Dragnet on the Global Future. American Association for the Advancement of Science, New York.
- Raven, P. y Polhill, R. 1981. Biogeography of the Leguminosae. Pp. 27-34 *En* Polhill, R. y Raven, P. (Eds.) *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens Kew, London.
- Raven, P., y Axelrod, D. 1975. History of the flora and fauna of Latin America. *American Scientist* 63: 420-429.
- Renner, S. 2005. Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends in Plant Science* 10 (11): 550-58.
- Renner, S. 2004. Plant dispersal across the Tropical Atlantic by wind and sea currents. *International Journal of Plant Sciences* 165: S23-S33.
- Renner, S. y Givnish, T. (Organizadores del Simposio) 2004. Tropical intercontinental disjunctions. *International Journal of Plant Sciences* 165: S1-S138.
- Renner, S., Clausen, G. y Meyer, K. 2001. Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration and long-distance migration. *American Journal of Botany* 88: 1290-1300.
- Reyes, L. 1980. Geología de los cuadrángulos de Cajamarca, San Marcos y Cajabamba. Boletín No. 31, Serie A, Carta Geológica Nacional, Instituto Nacional de Geología, Minería y Metalurgia (INGEMMET), Perú. 67 pp.
- Reynel, C. 2012. Clasificación por tipos de Bosque y evaluación de la Flora. Pp. 15-140 *En* Reynel, C. (Ed.): *Flora y Fauna del Bosque Puyu Sacha*. Asociación Peruana para la Promoción del Desarrollo Sostenible APRODES. 383 pp.
- Reynel, C., Pennington, R., Pennington, J. Marcelo y Daza, A. 2007. Árboles útiles del Ande peruano y sus usos. Un manual con apuntes de identificación, ecología y propagación de las especies de la Sierra y los Bosques Montanos en el Perú. Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria-La Molina, Royal Botanic Gardens Kew, Royal Botanic Gardens Edinburgh y APRODES. 463 pp.
- Reynel, C. y Honorio, E. 2004. Diversidad y composición de la flora arbórea en un área de ladera de Bosque Montano: Pichita, valle de Chanchamayo, 2000-2500 msnm. Pp. 45-99 *En*



- Antón, D. y Reynel, C. (Eds.): Relictos de Bosques de excepcional diversidad en los Andes Centrales del Perú. Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria La Molina. 323 pp.
- Reynel, C., Pennington, R., Pennington, T., Flores, C. y Daza, A. 2003. Árboles útiles de la amazonia peruana y sus usos, un manual con apuntes de identificación, ecología y propagación de las especies. Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria-La Molina, Royal Botanic Gardens Kew, Royal Botanic Gardens Edinburgh e ICRAF. 537 pp.
- Reynel, C. y Pennington, T. 1997. El género *Inga* (Leguminosae) en el Perú. Morfología, distribución y usos. Royal Botanic Gardens, Kew, Londres. 228 pp.
- Reynel, C. 1995. New Andean *Zanthoxylum* (Rutaceae) with distinctive vegetative characters. *Novon* 5: 362-367.
- Reynel, C. y Gentry, A. 1994. Summary of the floristics of Explorer's Inn Reserve. Pp. 54 En: The Tambopata-Candamo Reserve zone of southeastern Peru: a Biological assessment. Conservation International Rapid Assessment Team Working Papers 6.
- Rohde, R. y Muller, R. 2005. Cycles in fossil extinction. *Nature* 434: 208-210.
- Ribas, C., Miyaki, C. y Cracraft, J. 2009. Phylogenetic relationships, diversification and biogeography in Neotropical *Brotogeris* parakeets. *Journal of Biogeography* 36: 1712-1729.
- Ribeiro, M., Metzger, J., Martensen, A., Ponzoni, F. e Hirota, M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1144-1156.
- Richardson, J., Chatrou, L., Mols, J., Erkens, R. y Pirie, M. 2004. Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B Biological Sciences* 359: 1495-1508.
- Richardson, J., Pennington, R. Pennington, T. y Hollingsworth, T. 2001. Rapid Diversification of a Species-Rich Genus of Neotropical Rain Forest Trees. *Science* 293(5538): 2242-2245.
- Ricklefs, R. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology* 87: 3-13.
- Rieseberg L., y Willis, J. 2007. *Plant Speciation*. *Science* 317: 910-914
- Rivas-Martínez, S. y Tovar, O. 1982. Vegetatio Andinae I. Datos sobre las comunidades vegetales Altoandinas de los Andes centrales del Perú. *Lazaroa* 4: 167-187.
- Rivas-Martínez, S., Tovar, O. y Galán de Mera, A. 1988. Pisos Bioclimáticos y Cultivos del Perú. Universidad Complutense, Madrid, y Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima. 70 pp. y Mapa (inédito).
- Rizzini, C. 1979. Tratado de fitogeografía do Brasil. Vol. 2. Aspectos Sociológicos e Florísticos. São Paulo, Editora Universidade de São Paulo.
- Roddaz, M., Hermoza, W., Mora, A., Bay, P., Parra, M., Christophoul, F., Brusset, S. y Espurt, N. 2010. Cenozoic sedimentary evolution of the Amazon foreland basin system. Pp. 61-88 En Hooen, C. y Wesselingh, P. (Eds.): Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Rosas, S., Fontboté, L. y Tankard, A. 2007. Tectonic evolution and paleogeography of the Mesozoic Pucará Basin, Central Peru. *Journal of South American Earth Sciences* 24: 1-24.
- Rossetti, D., Mann de Toledo, P. y Góes, A. 2005. New geological framework for western Amazonia (Brazil) and implications biogeography and evolution. *Quaternary Research* 63(1): 78-89.
- Rossetti, D., Mann de Toledo, P., Moraes-Santos, H. y Araujo Santos, A. 2004. Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon, and isotope analyses. *Quaternary Research* 61: 289-300.

- Rousse, S., Gilder, S., Fornari, M. y Sempere, T. 2005. Spatial and temporal constraints on Neogene tectonics of the Peruvian Altiplano from new paleomagnetic and geochronologic data. Extended Abstracts: 627-629, 6th International Symposium on Andean Geodynamics, ISAG 2005, Barcelona.
- Rull, V. 2004. Biogeografía histórica de las tierras altas de Guayana y origen de la biota Neotropical. *Orsis* 19: 37-48.
- Rull, V. 2007. On the origin of present Neotropical biodiversity: a preliminary meta-analysis about speciation timing using molecular phylogenies. *Orsis* 22: 105-119.
- Rundel, P., Dillon, M., Palma, B., Mooney, H., Gulmon, S., y Ehleringer, J. 1991. The phytogeography and ecology of the coastal atacama and peruvian deserts. *Aliso* 13(1):1-49.
- Sahney, S. y Benton, M. 2008. Recovery from the most profound mass extinction of all time. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 275 (1636): 759-765.
- Salas-Gismondi, R., Baby, P., Antoine, P., Pujos, F., Benammi, M., Espurt, N., Brusset, S., Urbina, M. y De Franceschi, D. 2006. Fitzcarrald expedition 2005. Pp. 643-646 En XIII Congreso peruano de Geología, Sociedad Geológica del Perú.
- Salas-Gismondi, R., Stucchi, M. y DeVries, T. 2003. The presence of a Plio-Pleistocene *Paleolama* sp. (*Artiodactyla*: *Camelidae*) on the southern coast of Peru. *Bulletin de l'Institut Française d'Études Andines* 32(2): 347-359.
- Salo, J. 1987. Pleistocene forest refuges in the Amazon: evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphological data. *Annals of Zoology Fennici* 24: 203-211.
- Salo, J., Kalliola, R., Häkkinen, I., Häkkinen, Y., Niemelä, P., Puhakka, M., y Coley, P. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322(6076): 254-258.
- Sampaio, E. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. Pp. 35-63 En Bullock, S., Mooney, H. y Medina, E. (Eds.): *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press.
- Sancho, G. 2004. Phylogenetic relationships in the genus *Onoseris* (Asteraceae, Mutisieae) inferred from morphology. *Systematic Botany* 29(2): 432-447.
- Sanmartin I. y Ronquist, F. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53: 1-28.
- Särkinen, T., Pennington, R., Lavin, M., Simon, M. y Hughes, C. 2011. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry Tropical forests. *Journal of Biogeography* 39: 884-900.
- Särkinen T., Iganci, J., Linares-Palomino, R., Simon, M. y Prado, D. 2011. Forgotten forests - issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. *BMC Ecology* 11: 27.
- Särkinen, T., Marcelo, J., Daza, A., Simon, M., Pennington, R., y Hughes, C. 2011. Underestimated plant species diversity in the dry-interandean valley of the rio Marañón, northern Peru: an example from *Mimosa* (Leguminosae, Mimosoideae). *Taxon* 60(1): 139-150.
- Särkinen, T., Pennington, R., Newman, M., Maas, P., Maas, H., Poulsen, A., Harris, D., Clark, A. y Hollingsworth, M. 2007. Recent oceanic long-distance dispersal and divergence in the amphi-Atlantic rain forest genus *Renealmia* L.f. (*Zingiberaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44 : 968-980.
- Sarmiento, G. 1983. The Savannas of Tropical America. Pp. 245-288 En Bourlière, F. (Ed.): *Ecosystems of the World*. Vol. 13, Tropical Savannas. Amsterdam, Elsevier.
- Savolainen, V., Anstett, M., Lexer, C., Hutton, I., Clarkson, J., Norup, M., Powell, M., Springate, D., Salamin, N. y Baker, W. 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* 439: 210-213.
- Schaefer, S. 2011. The Andes - Riding the tectonic uplift. Pp. 259-278 En Albert, J. y Reis, R. (Eds.): *Historical biogeography of Neotropical*

freshwater fishes. University of California Press, Berkeley, California.

Scheffers, B., Joppa, L., Pimm, S. y Laurance, F. 2012. What we know and don't know about Earth's missing biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 501-510.

Schrire, B., Lavin, M. y Lewis, G. 2005. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. Pp. 375-422 En Friis, I. y Baslev, H. (Eds.): *Plant diversity and complexity patterns: local, regional and global dimensions*.

Schulman, L. 2003. Taxonomy, Chorology, speciation and conservation in a heterogeneous Amazonia: case-studies in the flowering plant family Melastomataceae. *Annales Universitatis Turkuensis, Biologica, Geographica, Geologica* 171: 1-35.

Scott, G. 1978. Grassland development in The Gran Pajonal of eastern Peru: a study of soil-vegetation nutrient systems. *Hawaii Monographs in Geography* No.1. University of Hawaii, Honolulu, U.S.A.

Sedano, R. y Burns, K. 2010. Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini) *Journal of Biogeography* 37: 325-343.

Seehausen, O., Terai, Y., Magalhaes, S., Carleton, K., Mrosso, H., Miyagi, R., Van der Sluijs, I., Schneider, M., Maan, M., Tachida, H., Imai, H. y Okada, N. 2008. Speciation through sensory drive in Cichlid fish. *Nature* 455: 620-626.

Seltzer, G., Rodbell, D. y Abbott, M. 1995. Andean Glacial lakes and climate variability since the Last Glacial Maximum. *Bulletin de l'Institut Française d'Études Andines* 24(3): 539-549.

Seltzer, G. 1990. Recent glacial history and paleoclimate of the Peruvian-bolivian Andes. *Quaternary Science Reviews* 9: 137-152.

Sempere, T., Folguera, A. y Gerbault, M. 2008. New insights into Andean evolution: an introduction to contributions from the 6th ISAG

symposium, Barcelona, 2005. *Tectonophysics* 459: 1-13.

Sempere, T. 2004. Las "Fases Tectónicas" en los Andes centrales: esplendor y decadencia de un paradigma Geológico. *Publicación Especial Sociedad Geológica Peruana* 5: 203-216.

Sempere, T. 2002. Late Permian-Middle Jurassic lithospheric thinning in Peru and Bolivia, and its bearing on Andean-age tectonics. *Tectonophysics* 345: 153-181.

Sempere, T., Hérail, G., Oller, J. y Bonhomme, M. 1990. Late Oligocene-early Miocene major tectonic crisis and related basins in Bolivia. *Geology* 18: 946-949.

Seymour, K. 2010. The late Pleistocene fossil vertebrates from the Talara tar seeps, Peru, and Corralito, Ecuador, with particular reference to the Carnivora. *Resúmenes del X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía-VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, Museo y Facultad de Ciencias Naturales.

Shepard, G. y Ramirez, H. 2011. "Made in Brazil": Human Dispersal of the Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) in Ancient Amazonia. *Economic Botany* 65(1): 44-65.

Shockey, B., Salas-Gismondi, R., Baby, P., Guyot, J., Baltazar, M., Huamán, L., Clarck, A., Stucchi, M., Pujos, F., Emerson, J. y Flynn, J. 2009. New Pleistocene Cave Faunas of the Andes of Central Perú: Radiocarbon Ages and the survival of low latitude, Pleistocene DNA. *Palaeontologia Electronica* 12(3;15A): 15 pp.

Simpson, B., Arroyo, M., Sipe, S. y Dias de Moraes, M. 2009. Phylogeny and evolution of *Perezia* (Asteraceae: Mutisieae: Nassauviinae). *Journal of Systematics and Evolution* 47(5): 431-443.

Simpson, B. 1986. Speciation and specialization of *Polylepis* in the Andes. Pp. 304-316 En Vuilleumier, F. y Monasterio, M. (Eds.): *High altitude Tropical biogeography*. Oxford University Press-American Museum of Natural History.

- Simpson, B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high Tropical Andes. *Paleobiology* 1: 273-294.
- Simpson, B. 1974. Glacial migrations of plants: Island biogeographical evidence. *Science* 185: 698-700.
- Simpson, B. 1971. Pleistocene changes in the flora and fauna of South America. *Science* 173: 771-780.
- Simpson, G. 1980. *Splendid isolation: the curious story of South American mammals*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Skrabal, J., Tillich, H., y Weigend, M. 2001. A revision of the *Passiflora lobbii* group (Passifloraceae), including some new species and subspecies. *Harvard Papers in Botany* 6(1): 309-338.
- Slade, R. y Moritz, C. 1998. Phylogeography of *Bufo marinus* from its natural and introduced ranges. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 265: 769-777.
- Smedmark, J. y Anderberg, A. 2007. Boreotropical migration explains hybridisation between geographically distinct lineages in the pantropical clade Sideroxyleae (Sapotaceae). *American Journal of Botany* 94:1491-1505.
- Smith, D. 1988. Flora and vegetation of the Huascarán National Park, Ancash, Peru, with preliminary taxonomic studies for a manual of flora. Ph.D. Dissertation, Iowa State University, Ames, Iowa. 281 pp.
- Smith F., May, R., Pellew, R., Johnson, T. y Walter, K. 1993. How much do we know about the current extinction rate? *Trends in Ecology and Evolution* 8: 375-378.
- Smith, M., Rodriguez, J., Whitfield, J., Deans, A., Janzen, D., Hallwachs, W. y Hebert, P. 2008. Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by iterative integration of natural history, DNA barcoding, morphology and collections. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 105: 12359-12364.
- Smith S. y Donoghue, M. 2008. Rates of Molecular Evolution Are Linked to Life History in Flowering Plants. *Science* 322: 86-89.
- Sobel, E., Hilley, G. y Strecker, M. 2003. Formation of internally drained contractional basins by aridity-limited bedrock incision. *Journal of Geophysical Research, Solid Earth* 108: 234
- Sobolev, S. y Babeyko, A. 2005. What drives orogeny in the Andes? *Geology* 33(8): 617-620.
- Sobral, M. y Stehmann, J. 2009. An analysis of new Angiosperm species discoveries in Brazil (1990-2006). *Taxon* 58(1): 227-232.
- Solbrig, O. 1973. The origin and floristic affinities of the South American Temperate desert and semidesert regions. Pp 7-60 *En* Goodall, D. (Ed.): *Evolution of Desert Biota*. University of Texas Press, Austin & London.
- Somoza, R. 1998. Updated Nazca (Farrallón) South America relative motions during the last 40 My: implications for mountain building in the Central Andean region. *Journal of South America Earth Sciences* 11: 211-215.
- Stanley, S. 1989. *Earth and life through time*. 2<sup>nd</sup>. Edition. W. Freeman & Co., New York. 689 pp.
- Stehmann, R., Forzza, R., Salino, A., Sobral, M., da Costa, D. y Kamino, L. 2009. *Plantas da Floresta Atlântica*. Instituto de Pesquisas, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Stewart, J. 1971. Neogene peralkaline igneous activity in Eastern Peru. *Geological Society of America Bulletin* 82: 2037-2312.
- Struwe, L., Haag, S., Heiberg, E. y Grant, J. 2009. Andean speciation and vicariance in Neotropical *Macrocarpaea* (Gentianaceae–Helieae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 450-469.
- Sun, G., Dilcher, D., Zheng, S. y Zhou, Z. 1998. In search of the first flower: a Jurassic Angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science* 282: 1692-1695.

- Swenson, J., Young, B., Beck, S., Comer, P., Cordova, J., Dyson, J., Embert, D., Encarnación, F., Ferreira, W., Franke, I., Grossman, D., Hernández, P., Herzog, S., Josse, C., Navarro, G., Pacheco, V., Stein, B., Timaná, M., Tovar, A., Tovar, C., Vargas, J. y Zambrana-Torrel, C. 2012. Plant and animal endemism in the Eastern Andean slope: challenges to conservation. *BMC Ecology* 12: 1-18.
- Taberlet, P. y Cheddadi, R. 2002. Quaternary refugia and persistence of biodiversity. *Science* 297: 2009-2010.
- Takhtajan, A. 1986. *Floristic Regions of the world*. University of California Press. 522 pp.
- Tavares, E., Baker, A., Pereira, S. y Miyaki, C. 2006. Phylogenetic relationships and historical biogeography of Neotropical Parrots (Psittaciformes: Psittacidae: Arini) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Systematic Biology* 55(3): 454-470.
- Ter Steege, H., ATDN y RAINFOR (colectivos de autores). 2010. Contribution of current and historical processes to patterns of tree diversity and composition of the Amazon. Pp. 349-359 *En* Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Ter Steege, H., Pitman, N., Phillips, O., *et al.* 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444-447
- Ter Steege, H., Pitman, N., Sabatier, D., Castellanos, H., Van der Hout, P., Daly, D., Silveira, M., Phillips, O., Vasquez, R., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., Adalardo, A., Ek, R., Lilwah, R., Thomas, R., Van Essen, J., Baider, C., Maas, J., Mori, S., Terborgh, J., Nuñez, P., Mogollon, H. y Morawetz, H. 2003. A spatial model of tree  $\alpha$ -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277
- Thomas, W. 1999. Conservation and monographic research on the flora of Tropical America. *Biodiversity and Conservation* 8: 1007-1015.
- Thouret, J., Wörner, G., Gunnell, Y., Singer, B., Zhang, X. y Souriot, T. 2007. Geochronologic and stratigraphic constraints on canyon incision and Miocene uplift of the central Andes in Peru. *Earth and Planetary Science Letters* 263: 151-166.
- Thouret, J., Juvigne, E., Mariño, J., Moscol, M., Legeley-Padovani, A., Loutsch, I., Davila, J., Llamadon, S. y Rivera, M. 2002. Late Pleistocene and Holocene tephro-stratigraphy and chronology in southern Peru. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 93: 45-61.
- Tobler, M., Honorio, E., Janovec, J. y Reynel, C. 2007. Implications of collection patterns of botanical specimens on their usefulness for conservation planning: an example from two Neotropical plant families (Moraceae and Myristicaceae) in Peru. *Biodiversity and Conservation* 16: 659-677.
- Tomlinson, P. 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press. 413 pp.
- Tovar, A., Arnillas, C., Eckhardt, K., Regal, F. y Véliz, C. 2009. Sierra de Divisor: una Sierra al Este del Ucayali. Universidad Nacional Agraria La Molina, Facultad de Ciencias Forestales - Centro de Datos para la Conservación. 154 pp. y Anexos.
- Tricart, J. 1963. Oscillations et modifications de caractère de la zone aride en Afrique et en Amérique Latine lors des périodes glaciaires des hautes latitudes. Pp. 415-419 *En* *Changes in climate with special reference to arid zones*. Proceedings of the Rome Symposium organized by UNESCO and the World Meteorology Organization, 1961. Arid Zones Research Series UNESCO 20.
- Trénel, P., Gustafsson, M., Baker, W., Asmussen-Lange, C., Dransfield, J., y Borchsenius, F. 2007. Mid-Tertiary dispersal, not Gondwanan vicariance, explains distribution patterns in the wax palm subfamily (Ceroxyloideae: Arecaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 272-288.
- Trontelj, P. y Fišer, C. 2009. Cryptic species diversity should not be trivialised. *Systematics and Biodiversity* 7: 1-3.

- Trotter, G. 1964. Contribution al'étude des Andes Nord-Péruviennes. Thèse 3ème Cycle, Univers. Grenoble, Francia.
- Tzedakis, P., Lawson, I., Frogley, M., Hewitt, G. y Preec, R. 2002. Buffered tree population changes in a Quaternary refugium: evolutionary implications. *Science* 297: 2044-2047.
- Udvardy, M. 1975. A Classification of the Biogeographical Provinces of the world, with Map. IUCN Occasional Paper 18. Morges, Switzerland. 48 pp.
- Valencia, R., Balslev, H. y Paz y Miño, G. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21-28.
- Valencia, N. 1990. Ecology of forests on the western slopes of the peruvian Andes. Unpublished Ph.D. Thesis, Dp. of Plant and Soil Science. University of Aberdeen, United Kingdom.
- Van der Hammen, T., y Hooghiemstra, H., 2001. Historia y paleoecología de los bosques montanos Andinos Neotropicales. Pp. 63-84 En Kapelle, M. y Brown, D. (Eds.): *Bosques nublados del Neotrópico*. Editorial INBIO, Costa Rica.
- Van der Hammen, T., 1989. History of the montane forests of the northern Andes. *Plant Systematics and Evolution* 162: 109-114.
- Van der Hammen, T. 1985. The Plio-Pleistocene climatic record of the Tropical Andes. *Journal of the Geological Society of London* 142: 483-489.
- Van der Hammen, T. 1982. The palaeoecology of Tropical South America. Pp. 60-66 En Prance, G. (Ed.): *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press.
- Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in South America. *Journal of Biogeography* 1: 3-26.
- Van der Hammen, T., Werner, J. y Van Dommelen, H. 1973. Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: a study of the Pliocene and lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its High-Andean biota. *Review of Palaeobotany and Palynology* 16: 1-122.
- Van der Werff, H. y Consiglio, T. 2004. Distribution and conservation significance of endemic species of flowering plants in Peru. *Biodiversity and conservation* 13: 1699-1713.
- Van Geel, B. y Van der Hammen, T. 1973. Upper Quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 14: 9-92.
- Van Heinigen, P., Carlotto, V., Zuloaga, A., Romero, L. y Andriessen, P. 2005. Oligocene to Pleistocene exhumation patterns across the Apurímac River drainage basin, southern Peru. 6th International Symposium on Andean Geodynamics, Barcelona, Extended Abstracts: 763-766.
- Vanzolini, P. 1973. Paleoclimates, relief, and the species multiplication in equatorial forests. Pp. 255-258 En Meggers, B., Ayensu, E. y Duckworth, D. (Eds.): *Tropical forest ecosystems of Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Vásquez-Domínguez, E., Castañeda-Rico, S., Garrido-Garduño, T. y Gutiérrez-García, T. 2009. Avances metodológicos para el estudio conjunto de la información genética, genealógica y geográfica en análisis evolutivos y de distribución. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 277-297.
- Velazco, P., y Patterson, B. 2008. Phylogenetics and biogeography of the broad-nosed bats, genus *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 749-759.
- Venegas, P. 2005. La Herpetofauna del Bosque Seco Ecuatorial de Perú: Taxonomía, Ecología y Biogeografía. *Zonas Áridas* 9: 9-19.
- Verheyen, E., Salzburger, W., Snoeks, J. y Meyer, A. 2003. Origin of the superflock of Cyprinid fishes from Lake Victoria, East Africa. *Science* 300(5617): 325-329.
- Vianna, J., Bonde, R., Caballero, S., Giraldo, J., Lima, R., Clark, A., Marmontel, M., Morales-Vela, B., De Souza, M., Parr, L., Rodríguez-López, M., Mignucci-Giannoni, A., Powell, J. y

- Santos, A. 2006. Phylogeography, phylogeny and hybridization in trichechid sirenians: implications for Manatee conservation. *Molecular Ecology* 15(2): 433-447.
- Victor, P., Oncken, O. y Glodny, J. 2004. Uplift of the Western Altiplano plateau: evidence from the precordillera between 20° and 21° (northern Chile). *Tectonics* 23: 1-24.
- Vieites, D., Wollenberg, K., Andreone, F., Köhler, J., Glaw, F. y Vences, M. 2009. Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 106: 8267-8272.
- Villachica, H. 1980. Bases para una evaluación general de la fertilidad de los suelos de la Selva Alta y Baja. Pp. 199-201 En Calzada, J.: 143 *Frutales Nativos*. Universidad Nacional Agraria-La Molina, Lima. 320 pp.
- Vitt, L. y Planka, E. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 102(22): 7877-7881.
- Von Humboldt, A. y Bonpland, A. 1805. *Essai sur la géographie des plantes*. Levrault, Schoell & Cie., Paris.
- Von Ihering, H. 1927. *Die geschichte des Atlantischen Ozeans*. Jena, Germany: Gustav Fisher.
- Vonhof, H. y Kaandrop, R. 2010. Climate variation in Amazonia during the Neogene and the Quaternary. Pp 201-210 En Hoorn, C. y Wesselingh, P. (Eds.): *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell Publishing, Reino Unido.
- Vuilleumier, F. 1977. *Barrières écogéographiques permettant la spéciation des oiseaux des hautes Andes*. Pp. 29-51 En Descimon, H. (Ed.): *Biogéographie et évolution en Amérique Tropicale*. Publication No. 9 du Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, Paris.
- Vuilleumier, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. *The American Naturalist* 104: 373-388.
- Walker, D. 1982. Speculations on the origin and evolution of Sunda-Sahul rain forests. Pp. 554-5757 En Prance, G. (Ed.): *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press.
- Walker, D. 1970. The changing vegetation of the montane tropics. *Search* 1: 217-221.
- Wallace, A. 1895. *Natural selection and tropical nature*. Macmillan, London.
- Wallace, A. 1876. *The geographical distribution of animals. With a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes in the earth's surface*. Harper and Brothers, New York.
- Wallace, A. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20: 107-110.
- Walsh, R. 1996. *Climate*. Pp. 159-205. En P. Richards: *The tropical rain forest (second edition)*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Webb, D. 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of The Missouri Botanical Garden* 93: 245-257.
- Webb, S. 1999. Isolation and interchange: a deep history of South American mammals. Pp. 13-19 En Eisenberg, J. y Redford, K. (Eds.): *Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. 3rd Ed. University of Chicago Press.
- Webb, S. y Rancy, A. 1996. Late Cenozoic evolution of Neotropical mammal fauna. Pp. 335-358 En Jackson, J., Budd, A. y Coates, A. (Eds.) *Evolution and Environment in Tropical America*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Webb, T. 1987. The appearance and disappearance of major vegetational assemblages: long-term vegetational dynamics in Eastern North America. *Vegetatio* 69: 177-187.
- Weberbauer, A. 1922. Vegetationskarte der peruanische Anden zwischen 5° und 7° S. *Br. Petermans Geogr. Mitt., Jahrb.* 1922, Tafel 13: 119-121. Gotha.

- Weberbauer, A. 1945. El mundo vegetal de los Andes Peruanos. Ed. Lumen, Lima. 776 pp.
- Weeks, A., Daly, D. y Simpson, B. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based upon nuclear and chloroplast sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 85-101.
- Wegener, A. 1915. Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Vieweg, Braunschweig (Brunswick). 231 pp.
- Weigend, M. 2002. Observations on the biogeography of the Amotape-Huancabamba zone in Northern Peru. Pp. 38-54 En: Young, K., Ulloa, C., Luteyn, J. y Knapp, S. *Plant Evolution and Endemism in Andean South America*. *Botanical Review* 68(1): 38-54.
- Weigend, M. 2000. Loasaceae. Pp. 1-92 En Andersson, L. y Harling, G. (Eds.) *Flora of Ecuador* 64. Botanical Institute, Goteborg University, Denmark.
- Wesseling, F. y Hoorn, C. 2011. Geological development of the Orinoco and Amazon basin. Pp. 59-67 En Albert, J. y Reis, R. (Eds.): *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. University of California Press, Berkeley, California.
- Wesselingh, F., Kaandorp, R., Vonhof, H., Rasanen, M., Renema, W. y Gingras, M. 2006. The nature of aquatic landscapes in the Miocene of western Amazonia: an integrated palaeontological and geochemical approach. *Scripta Geologica*, 133: 363-393.
- Wesselingh, 2006. Miocene long-lived lake Pebas as a stage of mollusk radiations, with implications for landscape evolution in Western Amazonia. *Scripta Geologica* 133: 1-17.
- Whittaker, R. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Whitfield, J. y Lockhart, P. 2007. Deciphering ancient rapid radiations. *Trends in Ecology and Evolution* 22(5): 259-265.
- Whittaker, R., Triantis, K. y Ladle, R. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* 35: 977-994.
- Wiens, J. y Donoghue, M. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19(12): 639-644.
- Wignall, P. y Twitchett, R. 1996. Oceanic Anoxia and the End Permian Mass Extinction. *Science* 272(5265): 1155-1158.
- Wiens J. y Graham, C. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 519-539.
- Wiens, J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58(1): 193-197.
- Wijmstra, T. y Van der Hammen, T. 1966. Palynological data on the history of Tropical savannas in Northern South America. *Leisde Geol. Meded.* 38: 71-63.
- Wilf, P., Cuneo, R., Johnson, K., Hicks, J., Wing, S. y Obradovich, J. 2003. High Plant Diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science* 300: 122-124.
- Wilf, P. 1997. When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis. *Paleobiology* 23(3): 373-390.
- Wilf, P., Wing, S., Greenwood, D. y Greenwood, C. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology* 26(3): 203-206.
- Willis, K. y Niklas, K. 2004. The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 359: 159-172.
- Winemiller, K., López-Fernández, H., Taphorn, D., Nico, L. y Duque, A. 2008. Fish assemblages of the Casiquiare river, a corridor and zoogeographical filter between the Orinoco and the Amazon basins. *Journal of Biogeography* 35: 1551-1563.



- Wilson, E. 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *The American Naturalist* 95: 169-193.
- Wilson, J. 1963. Cretaceous stratigraphy of the central Andes of Peru. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 47(1): 1-34.
- Wing, S., Herrera, F., Jaramillo, C., Gomez-Navarro, C., Wilfe, P. y Labandeira, C. 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 106(44): 18627-18632.
- Wise, J. y Noble, D. 2008. Late Pliocene inception of external drainage and erosion of intermontane basins in the highlands of Central Peru. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 21(1-2): 73-91.
- Wolfe, J. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *United States Geological Service Bulletin* 2040.
- Wolfe, J. 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the northern hemisphere. *American Scientist* 66: 694-703.
- Wood, T., Takebayashi, N., Baker, M., Mayrose, I., Greenspoon, P. y Rieseberg, L. 2009. The frequency of Polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.* 106(36): 13875-13879.
- Woodcock, D., Meyer, H., Dunbar, N., McIntosh, W., Pardo I. y Morales, G. 2009. Geologic and taphonomic context of El Bosque Petrificado Piedra Chamana (Cajamarca, Peru). *Geological Society of America Bulletin* 121: 1172-1178.
- Woodcock, D., Dos Santos, G. y Reynel, C. 2000. Wood characteristics of Amazon forest types. *IAWA Journal* 21(3): 277-292.
- Wüster, W., Ferguson, J. y Quijada-Mascareñas, A. 2005. Tracing an invasion: landbridges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology* 14: 1095-1108.
- Yamazaki, T. 1988. Floral anatomy of the genus *Zanthoxylum*. *Japanese Journal of Botany* 63: 7-16.
- Young, K., Ulloa, C., Luteyn, J. y Knapp, S. 2002. Plant evolution and endemism in Andean South America: an introduction. *Botanical Review* 68: 4-21.
- Young, K. y Reynel, C. 1997. Huancabamba Region, Peru and Ecuador. Pp 465-469 En Davis, S., Heywood, V., Herrera-Macbride, O., Villa-Lobos, J. y Hamilton, A. (Eds.): *Centers of Plant diversity: a guide and strategy for their conservation*, 3: North America, Middle America, South America, Caribbean Islands. IUCN, Cambridge, England.
- Zamudio, K. y Greene, H. 1997. Phylogeography of the Bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for Neotropical biogeography, systematics and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 421-442.
- Zerega, N., Clement, W., Datwyler, S. y Weiblen, G. 2005. Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 402-416.
- Zhong Shen, S. Cao, Ch., Henderson, C., Wang, X., Shi, G., Wang, Y. y Wang, W. 2006. End-Permian mass extinction pattern in the northern Peri-Gondwanan region. *Palaeoworld* 15: 3-30.

## GLOSARIO

**Acreción, Acrecimiento:** Aumento de material a una Placa Tectónica o porción de territorio.

**Acumen:** Extremo de una hoja o lámina foliar, con forma estrechada y a veces largamente proyectada

**ADN:** Ácido Desoxiribonucleico; molécula muy larga, directriz de la herencia, estructurada como una fibra; se halla en el núcleo celular; adicionalmente, en los Cloroplastos y los Mitocondrios. El ADN de cada célula puede medir unos 2 m de longitud, y almacena la información necesaria para controlar toda su química y dictar su funcionamiento. Salvo en los Gametos, en los que tiene una copia única, el ADN es una molécula conformada por una doble cadena o hélice.

**ADN del Cloroplasto (ADNcp):** Ver Genoma del Cloroplasto.

**ADN Mitocondrial (ADNmt):** Ver Genoma Mitocondrial.

**Aeróbico:** Tipo de Respiración que requiere Oxígeno.

**Alelo:** Cada uno de los diferentes estados de un mismo Gen, reconocibles por producir diferentes Fenotipos.

**Alelo Deletéreo:** Aquel que acarrea la incapacidad para sobrevivir en el individuo portador.

**Alelo Dominante:** Aquel que enmascara la expresión de otro.

**Alelo Recesivo:** Aquel cuya expresión no se produce, enmascarada por un Alelo Dominante.

**Alfa, Diversidad:** Ver **Diversidad Alfa**.

**Alisios:** Vientos muy constantes que soplan en dirección Este-Oeste en el ámbito Ecuatorial.

**Alofano:** Mineral Aluminosilicato hídrico, no cristalino, que conforma material poroso presente en los suelos de origen volcánico; su presencia es una de las causas de la elevada fertilidad de éstos.

**Alogamia:** Fecundación entre individuos no consanguíneos.

**Alopátrico:** Ver **Especiación Alopátrica**.

**Aluvial, suelo:** Aquel formado por el transporte de sedimentos, depositados en un lugar dado por cursos de agua.

**Aminoácido:** Cualquiera de las veinte moléculas orgánicas que conforman las Proteínas, sustancias necesarias para el funcionamiento y desarrollo de los seres vivos.

**Anaeróbica (espiración):** Aquella que no requiere Oxígeno; es usualmente mucho menos eficiente que la Respiración Aeróbica.

**Anagénesis:** Cambio progresivo dentro de una misma línea evolutiva, conducente a la formación de una nueva especie, paulatinamente en el tiempo.

**Andosol:** Suelo fértil y de color oscuro, formado a partir de la rápida meteorización de cenizas y otros materiales volcánicos; involucra minerales como el **Alofano**. Desarrolla altos contenidos de materia orgánica, alta capacidad de retención de agua, y forma masivamente complejos de humus-aluminio.

**Anfiatlántico:** Con distribución hacia el margen de los continentes que circundan al Océano Atlántico.

**Anfipacífico:** Con distribución hacia el margen de los continentes que circundan al Océano Pacífico.

**Angiospermas:** Grupo Taxonómico correspondiente a todas las Plantas con Flores.

**Árbol Filogenético:** Representación gráfica de una Filogenia mediante un conjunto de Clades o ramificaciones; se conoce también como **Cladograma (Figura 3, pg. 65)**.

**Arco (Geológico):** En sentido amplio, prominencia topográfica de baja altitud y resultante de alguna deformación en el subsuelo, que constituye una barrera real o potencial al desplazamiento de los cursos de agua, e influye en la configuración de las cuencas Hidrográficas.

**Asociación (Ecológica):** Reunión de poblaciones que viven en un hábitat determinado y son interdependientes.

**Astenósfera:** Estrato Geológico situado por debajo de la Litósfera; es de naturaleza plástica.

**Austral:** Ubicado hacia el extremo sureño del Hemisferio Sur.

**Austral-Antártico:** PaleoBioma emplazado entre los actuales territorios de Suramérica, Antártica y Australia en los momentos en que se hallaban coalescentes, caracterizado por una Flora y Fauna ya diferenciadas hacia mediados del Cretáceo, unos 100 Ma.

**Autocruzamiento, Autogamia:** En las plantas, fecundación de una flor con el polen de ella misma; autocruzamiento.

**Aviana, Cresta:** Ver Cresta Aviana, Cresta de Aves.

**Bajura:** Territorio de escasa elevación sobre el nivel del mar.

**Basalto:** Roca Ígnea de color oscuro, compuesta de cristales muy finos, usualmente con buen contenido de Magnesio y con génesis volcánica.

**Batolito:** Gran masa Geológica conformada por Roca Ígnea solidificada a gran profundidad.

**Bauxita:** Roca sedimentaria conformada por Alúmina, y también óxidos de Hierro y Sílice; se origina a partir de rocas ígneas.

**Bayesiano, Análisis (en el Análisis Filogenético):** Refinamiento en el Análisis Filogenético, que incorpora ponderaciones de la certeza existente sobre los datos utilizados, y las probabilidades de cada parámetro en cada paso del análisis.

**Behring, Puente:** Ver **Puente de Behring**.

**Beta, Diversidad:** Ver **Diversidad Beta**.

**Biocenosis:** Componente viviente de un Biotopo.

**Bioclima:** El clima en la perspectiva de sus parámetros determinantes para la presencia y proliferación de la vida.

**Bioma:** Formación Ecológica diferenciada, en una escala regional.

**Biota:** Conjunto de la Flora y Fauna propias de una Formación Ecológica.

**Biotemperatura:** Rango de Temperatura dentro del cual tiene lugar el crecimiento vegetal, 0°-30°C. Es una de las variables Bioclimáticas principales del Sistema de Clasificación Ecológica por **Zonas de Vida** de Holdridge.

**Biotopo:** Combinación de hábitats de tamaño mínimo, que aparecen regularmente en un ámbito.

**BoreoTropical:** PaleoBioma emplazado entre África y Eurasia, que se expandió hasta el extremo Norte de esta última, caracterizado por una Flora y Fauna ya diferenciadas hacia mediados del Cretáceo, unos 100 Ma (**Figura 24-2**, pg. 245).

**Bosque Tropical Estacionalmente Seco (BTES):** Bioma caracterizado por una precipitación pluvial promedio anual menor a 1600 mm, y un período de por lo menos 5-6 meses con menos de 100 mm, con vegetación arbórea mayormente decidua durante la estación seca. Los BTES se establecen en suelos fértiles; poseen una vegetación predominantemente leñosa, sin una cubierta continua de Gramíneas; las especies espinosas son frecuentes. Dentro de este tipo de formación en Suramérica, se incluyen Bosques Tropicales Deciduos, Selvas Bajas Caducifolias, y Caatingas.

**Carbón Mineral:** Material combustible mineralizado, formado a partir de restos vegetales muy antiguos por un proceso que puede tomar decenas de Ma. Su formación exige condiciones particulares; la vegetación original debe ser exuberante, propia de altas temperaturas, humedad y CO<sub>2</sub>; el material debe quedar sumergido en el agua y tapado por sedimentos, lo cual usualmente sucede en cuencas que se hundan por Subsidiencia. Así aislado, bacterias anaerobias deben consumir completamente el Oxígeno remanente, promoviendo la mineralización. Los depósitos peruanos de Carbón han tenido génesis en tres momentos de la historia Geológica, el Carbonífero, hace unos 330 Ma, al que corresponden aquellos observables en Paracas; otros en el Mesozoico-Cretáceo, 140-130 Ma, como los de Chicama; y algunos han también formados posteriormente, durante los últimos 30 Ma.

**Carbono 14:** ver **Isótopos**

**Caviomorfo (Roedor):** Grupo Taxonómico dentro de los roedores, que incluye linajes exclusivamente suramericanos, dentro de ellos el de los Cuyes (*Cavia*), Pacas (*Agouti*), Ronsocos (*Hydrochaeris*) y varios otros.

**Chocó:** Región Boscosa al Norte de Colombia, en su frontera con Panamá; registra una alta precipitación pluvial y tiene una vegetación húmeda exuberante.

**Cianobacteria:** Filo o Dominio de Bacterias **Procariotas**, capaces de realizar Fotosíntesis; también se les conoce como Algas Cianofitas, Algas azules o verde-azuladas. Su importancia en la generación de Oxígeno, y la formación de la atmósfera, ha sido crucial para el desarrollo de la vida sobre la tierra.

**Cíclido, Pez:** Pez Teleósteo de agua dulce, del Orden Perciformes; dentro de este grupo se encuentran muchos de los peces de acuario con importancia comercial, y también las Tilapias.

**Ciclos Climáticos de Milánkovitch:** Ciclos en el clima, influyentes en el establecimiento de Glaciaciones y lapsos Interglaciares, interpretables sobre todo a partir del Pleistoceno, unos 2 Ma en adelante, determinados por los cambios orbitales del planeta, que condicionan su cercanía o lejanía al sol. Fueron estudiados por el matemático Serbio M. Milánkovitch (1879-1958), a quien deben su nombre.

**Cis-Andino:** Propio del ámbito situado al NorOeste de la Cordillera Andina; término empleado para denominar los Bosques Húmedos Tropicales de tierras bajas situados en ese entorno, como los del Chocó y la porción inmediata adyacente de Panamá. Ver también **Trans-Andino**.

**Citoquinesis:** En la división celular, proceso de separación del citoplasma de la célula en dos células hijas. En las células animales se produce por estrangulamiento; en las vegetales, por tabicación con elementos generados desde el aparato de Golgi; en el caso de algunos organismos como los hongos, no se produce, y se forman células derivadas multinucleares.

**Clade, Clado:** Conjunto o ramal de especies que descienden de una ancestral.

**Cladística:** Estudio de las Clades.

**Cladogénesis:** Ramificación profusa de un linaje en cortos tiempos, produciendo un conjunto de Taxones derivados.

**Cladograma:** Ver **Árbol Filogenético**.

**Clástico:** Roca formada por fragmentos erosionados desde otras rocas, como los conglomerados y las areniscas.

**Cloroplasto:** Organelo presente al interior de las células vegetales, cuya función es la producción de Clorofila, pigmento esencial para la Fotosíntesis.

**CO<sub>2</sub>:** Anhidrido Carbónico, gas constituyente de la atmósfera. Forma una capa en ésta, que impide el paso de la radiación solar reflejada en la superficie terrestre, determinando el llamado **Efecto de invernadero**. De este modo, su cantidad guarda relación con la temperatura global. Se estima que si no hubiese CO<sub>2</sub> en la atmósfera actualmente, la temperatura del planeta

declinaría en unos 10°C. Es también imprescindible para el crecimiento de las plantas y queda atrapado en la Biomasa vegetal por medio de la reacción de la **Fotosíntesis**.

**Coelurosaurio (Celurosaurio):** Grupo de Dinosaurios Pterópodos que comprende las formas más relacionadas a las aves.

**Coevolución:** Profundización del vínculo entre dos especies, expresado por ajustes mutuos en la morfología o funcionamiento de ambas, ocurrido en la escala del Tiempo Evolutivo. Las especies involucradas resultan haciéndose mutuamente interdependientes para sobrevivir.

**Código Internacional de Nomenclatura Botánica** (International Code of Botanical Nomenclature, **ICBN**, en Inglés). Texto que norma la Nomenclatura, Tipificación, y su aplicación en la Taxonomía de las plantas.

**Colecciones élite:** En Botánica, se denomina de este modo a colecciones reiteradas, realizadas con el propósito de reflejar la variación morfológica existente en un individuo o en una población, incluyendo por ejemplo las hojas formadas en la estación húmeda y seca, a diferentes niveles de la copa de la planta, etc.

**Coloidal:** En Edafología, término aplicado a los suelos conformados por partículas de tamaño extremadamente pequeño, microscópico.

**Compresión Climática Cuaternaria (CCC):** Durante el Cuaternario, y sobre todo durante el Pleistoceno, se produjeron Glaciaciones alternadas con lapsos Interglaciares. Ellas acarrearón la expansión de hielos y temperaturas muy frías, aunadas a mayor sequedad ambiental. Estos lapsos, caracterizados por la combinación de frío y aridez, son denominados por algunos autores CCC, y habrían acarreado, en el Ande, el desplazamiento de los Bosques y su Biota desde sus límites altitudinales máximos, a zonas de elevaciones más bajas. Es uno de los temas de interés de la **Teoría de los Refugios del Pleistoceno**.

**Comunidad (Biológica, Ecológica):** Ensamblaje característico y definido de especies, propio de un entorno Ecológico. Conjunto de especies Simpátricas que compiten real o potencialmente por recursos similares, en un área dada.

**Conectividad:** En el contexto de la Ecología del Paisaje, se llama así a la conexión territorial entre formaciones Ecológicas, que permite la expansión de éstas y el intercambio genético entre las poblaciones de los organismos presentes.

**Convergencia Evolutiva:** Desarrollo de características similares en dos especies no relacionadas, como resultado de un entorno similar, o presiones Evolutivas similares.

**Cordillera de la Costa, Perú:** El ramal más antiguo de los Andes en territorio peruano, situado en su extremo Oeste, actualmente observable sobre la línea litoral o a corta distancia de ésta, en el mar. Su elevación se inició hace unos 60 Ma, y no ha alcanzado alturas considerables.

**Corología:** Estudio de la distribución de los seres vivos, y sus patrones.

**Cratón:** Estructura Geológica primigenia, muy estable y extremadamente antigua; en el caso de Suramérica, de origen Precámbrico. Los Cratones han permanecido como bloques rígidos

durante los desarrollos Orogénicos, con franjas en dinámica Geológica alrededor de ellos. Cuando los Cratones son erosionados y expuestos, se les llama Escudos.

**Cratón Amazónico:** Área Geológica primigenia de Suramérica, la cual fue parte del territorio Oeste de Pangea.

**Cratón Suramericano:** Sumatoria de varios Cratones mayores, como el Brasileño y el Guayanense, más otras porciones Geológicas menores, coalescentes en Pangea a lo largo del Paleozoico; constituyen el moderno basamento Geológico suramericano.

**Cresta Aviana, Cresta de Aves:** Cadena de arrecifes o islas que se habrían emplazado sobre el nivel del mar entre las Antillas Mayores y el NorEste de Suramérica, entre 35-33 Ma. De acuerdo a algunos autores, habrían conformado un precursor del Puente terrestre centroamericano actual entre Norte y Suramérica.

**Cresta de Carnegie:** Prominencia Geológica en la Placa Tectónica de Nazca, ubicada frente a las costas de Ecuador, al Norte de la línea ecuatorial, enfrentando a la cadena volcánica del Chimborazo, Cotopaxi y Antizana. Su límite Sur coincide aproximadamente con la Deflexión de Huancabamba. Se eleva alrededor de 2 Km por encima del fondo Oceánico; su amplitud se estima en unos 300 Km. Es determinante de un proceso de Subducción muy activo, y de permanente actividad sísmica y volcánica en su entorno (**Figura 16**, pg. 179).

**Cresta de Nazca:** Prominencia Geológica en la Placa Tectónica de Nazca, ubicada frente a las costas del Departamento de Ica. Su límite Norte coincide aproximadamente con el ámbito de la Deflexión de Abancay. Se eleva alrededor de 1.8 Km por encima del fondo Oceánico; su amplitud se estima en unos 200 Km. Enfrenta oblicuamente a la Placa Suramericana; es determinante de un proceso de Subducción muy activo, y de permanente actividad sísmica (**Figura 16**, pg. 179).

**Críptica (Especie):** Dícese de las especies que previamente habían sido clasificadas como una sola, sobre la base de sus similitudes morfológicas generales, y son reveladas como varias mediante estudios detallados, usualmente enfocados en el Genoma.

**Cromosoma:** Estructura situada al interior del núcleo de la célula; contiene el ADN, conformante del Genoma de cada organismo.

**Cuarcita:** Roca Metamórfica, originada por la cristalización de arenas y areniscas.

**Cúmulo, Cúmulo-Nimbo:** Nube con aspecto similar al de motas de algodón. Se forma por el ascenso de de aire húmedo hacia niveles de mayor altitud. Los Cúmulo-Nimbos, de color oscuro y aspecto macizo, son las nubes típicas de tormentas pluviales.

**Deciduo:** En las plantas, aquellas que pierden sus hojas en algún momento del año.

**Deflexión de Abancay:** Zona de contacto entre dos estructuras Geológicas principales en el territorio peruano, el Cratón Amazónico, originado en Protocontinente Gondwana, hacia el Norte, y el Macizo de Arequipa, originado en Laurentia, hacia el Sur; se sitúa a unos 13° Sur. Es perceptible por el contraste entre la orientación predominante del Cratón Amazónico, N30°-35°W, que es la misma en los Andes del Centro, y la del del Macizo de Arequipa, N60°W. La Deflexión de Abancay es aproximadamente coincidente con el límite Norte de la Zona Volcánica

Sur del Perú (= Zona Volcánica del Centro de los Andes), el límite Norte de la Cresta de Nazca, y el límite Norte del **SubDominio Geológico del Altiplano** (Figura 16, pg. 179).

**Deflexión de Huancabamba:** Falla Geológica transversal existente en el extremo Norte de los Andes peruanos. Se traduce en las menores elevaciones existentes en toda ésta, y constituyó en el pasado un Portal de acceso de incursiones marinas hacia el territorio de la Amazonía (Figuras 16, pg. 179 y 17, pg. 181).

**Dendrocronología:** Estudio de los cambios en la estructura anatómica de la madera, como los asociados al paso de las estaciones, a las características del medio ambiente y otros eventos temporales en el entorno en el cual crece un árbol.

**Depresión de Ucamara:** Ámbito notoriamente plano y regular, de muy baja altitud, ubicado al Oeste del Departamento de Loreto, entre la confluencia de los ríos Marañón, Ucayali y Amazonas; su basamento se encuentra a varios Km de la superficie actual del terreno, y ha sido rellenado por sedimentos a lo largo del tiempo Geológico (Figura 16, pg. 179).

**Deriva Continental:** Desplazamiento, a lo largo del tiempo, de las Placas Tectónicas que constituyen los continentes (Figura 9, pg. 145).

**Deriva genética:** Cambio en las frecuencias de los Alelos en una población, simplemente como resultado de las fecundaciones que ocurren al azar.

**Dinosaurios:** Linaje de Saurios ancestrales, pertenecientes al grupo de los Arcosaurios, que también entronca a los ancestros de los actuales reptiles y aves.

**Dioecia:** En las plantas, condición de distribución de los sexos en la que las flores son unisexuales, y algunos individuos portan las flores masculinas, mientras que otros portan las femeninas. Se dice en ese caso que la especie es **Dioica**.

**Diorita:** Roca ígnea, usualmente formada por el contacto de magma Granítico con un estrato de roca Caliza.

**Diploide:** En las plantas y animales superiores, condición en las Células Somáticas y del Cigote, que contienen un doble juego completo de Genes, Cromosomas y Genoma, ya que han sido formadas por Mitosis; se le expresa como **2n**. Conceptos relacionados: **Haploide, Meiosis, Mitosis**.

**Disyunto:** Relativo a las mismas poblaciones o linajes cuya distribución se halla separada entre sí por grandes distancias Geográficas. Las formaciones vegetales de carácter relictual, que en el pasado ocuparon extensas áreas continuas, se presentan a menudo en áreas disyuntas. Al retroceder las condiciones favorables para su desarrollo, sólo sobreviven en algunas localidades especialmente favorecidas. Ver también **Vicariante**.

**Diversidad Alfa:** Cantidad de especies en una unidad de área determinada.

**Diversidad Beta:** Cambio en la composición de especies a lo largo de un transecto que disecta un área dada. Recambio o diferencia de especies entre un hábitat y el siguiente.



**Diversidad Gamma:** Cantidad de formaciones Ecológicas reconocibles en una porción usualmente grande de territorio. Diversidad en escala regional.

**Diversificación (Biológica):** Generación, por medio de procesos evolutivos, de Taxones derivados desde un linaje común.

**Dolomita:** Roca Sedimentaria de origen marino, formada por sustitución de iones de Calcio del material Calcáreo original, por Magnesio procedente de la circulación de aguas enriquecidas con ese elemento.

**Dominio Geológico (Andes):** A lo largo de la trayectoria longitudinal de los Andes, se perciben grandes ámbitos con génesis y características comunes en cuanto a su orientación, dinámica Geológica, vulcanismo y ángulo de Subducción. Son llamados Dominios; uno a Norte de la Deflexión de Huancabamba, hasta el extremo Norte de Suramérica; otro desde la Deflexión hasta la latitud aproximada de la ciudad de Santiago, y el tercero desde ese punto hasta el extremo Sur del continente (**Figura 14**, pg. 165).

**Dorsal Oceánica:** Zona de fisura longitudinal entre Placas Tectónicas que se separan, constituida por una cresta sumergida, longitudinalmente emplazada en la profundidad de los Océanos principales. De las Dorsales Oceánicas emerge material magmático que va conformando nueva corteza terrestre en sus bordes.

**Dosel:** En un Bosque, el estrato conformado por las copas de los árboles.

**Dryas recientes:** (por *Dryas*, género de Rosáceas característico de las Tundras, que ha servido como indicador de este evento climático). Suceso del clima Holoceno, entre 12800 y 11500 años atrás, de unos 1000 años de duración, durante el cual una reversión climática luego del Último Máximo Glaciar, retrasó el ingreso a las condiciones Interglaciares que correspondían luego de éste.

**Ecosistema:** Suma de los organismos vivos de un área determinada y el medio físico que los rodea; el concepto incluye las relaciones entre ellos.

**Ecotono:** Área de transición entre dos Zonas de Vida o formaciones Ecológicas.

**Edad del Hielo:** En su acepción más usual, el lapso de la última Glaciación, que se inició hace unos 110,000 años, con una exacerbación máxima de frío, el Último Máximo Glaciar (UMG) hace unos 20,000 años, y se extendió hasta unos 8,000 años atrás.

**Efecto cuello de botella:** Situación que se produce cuando el número de individuos de una especie decrece marcadamente, acercándose al umbral en que, como resultado de la consanguinidad y pérdida de variabilidad genética, la viabilidad de la descendencia disminuye, quedando en riesgo la perpetuación de la especie.

**Efecto fundador:** Situación producida por el arribo de un número pequeño de individuos de una especie a un entorno en el cual ésta no existía, dando origen a una genealogía geográficamente diferenciada. Principio por el cual los iniciadores de una nueva colonia llevan consigo solamente una fracción de la variación Genética de la población originaria.

**Efecto de Invernadero:** ver CO<sub>2</sub>.

**Endorreico:** En los Sistemas Hidrográficos, aquel que varias fuentes drenan desde la periferie hacia un punto interior.

**El Niño, Fenómeno de:** Fenómeno con génesis en el debilitamiento de las corrientes Este-Oeste del Océano Pacífico ecuatorial; propicia que las aguas cálidas superficiales acumuladas en el Pacífico Oeste retornen en dirección Oeste-Este, determinando un calentamiento anormal del Pacífico Este. Las repercusiones de este proceso pueden afectar el clima de áreas lejanas. **La Niña**, el fenómeno opuesto, se genera cuando se acumulan aguas frías superficiales en el Pacífico Oeste.

**Enzima de restricción:** Enzima capaz de romper la doble cadena del ADN en lugares específicos, haciendo posible aislar una porción definida de éste.

**Epirogenia:** Proceso de levantamiento vertical lento de territorios como resultado de reajustes **Isostáticos**. Usualmente da lugar a la formación de mesetas o llanuras, y no es comandado por tensiones Geológicas laterales como la Subducción.

**Epistasis:** Efecto sinérgico ocasionado por dos o más Genes en el Fenotipo o la adaptabilidad de un organismo, de modo tal que el resultante difiere del obtenible de la suma de cada uno de los Genes tomado individualmente.

**Esclerófila (Hoja):** aquella muy rígida y con entrenudos cortos, siempreverde, propia de ambientes como las sabanas o tierras altas.

**Escudo, Escudo Cratónico:** Cratón erosionado y expuesto.

**Escudo Cratónico Brasileño:** Área Cratónica ubicada en el Centro-Este de Brasil (**Figura 8**, pg. 131).

**Escudo Cratónico Guayanense:** Área Cratónica ubicada en el territorio de las Guayanas, que se extiende hasta el Oeste de Venezuela y extremo Norte de Brasil (**Figura 8**, pg. 131).

**Especiación:** Proceso evolutivo por el cual una o más especies son formadas desde una ancestral, haciéndose reproductiva y genéticamente independientes.

**Especie:** Conjunto de individuos con características morfológicas comunes; también, poseedores de atributos que los diferencian de otras especies; son interfecundos, y su descendencia es fértil. Algunas de las diferentes acepciones de este término se muestran a continuación.

**Especie, Concepto Filogenético:** Concepto que comprende a una especie en el sentido de un conjunto de individuos con una genealogía común.

**Especie, Concepto Morfológico:** Entendimiento de una especie empleando como definitorios sus caracteres Morfológicos.

**Especie, Concepto Reproductivo:** Comprensión o entendimiento de lo que es una especie, empleando como criterio definitorio la interfecundidad y viabilidad de la descendencia de los individuos que la conforman.

**Especiación Alopátrica:** Aquella que ocurre a por la diferenciación de poblaciones emplazadas en lugares Geográficos alejados, de modo tal que no hay intercambio Genético entre ellas.

**Especiación Parapátrica:** Aquella que ocurre a partir de la diferenciación de poblaciones que ostentaban intercambio genético, emplazadas en un mismo ámbito Geográfico, a lo largo del cual se produce una gradiente Ecológica, que actúa como un motor de diferenciación.

**Especiación Simpátrica:** Aquella que ocurre por la diferenciación de poblaciones emplazadas en un mismo lugar Geográfico.

**Estromatolitos:** Estructuras presentes en rocas sedimentarias, caracterizadas por su conspicuo aspecto estratificado, con presencia de patrones complejos de crecimiento, como columnas y domos; se les asocia con la existencia de sustancias Biológicas (biofilms), y particularmente, con la presencia y actividad de bacterias productoras de Oxígeno, **Cianobacterias**.

**Eucariota (Célula):** Aquella que tiene material Genético o ADN dentro de un Núcleo. Ver también **Procariota**.

**Eudicotiledónea:** En la perspectiva Filogenética y molecular, se confirma la coherencia de las Plantas con Flores, Angiospermas, como un grupo Monofilético. No obstante, el concepto de Monocotiledóneas y Dicotiledóneas como los dos grandes grupos Monofiléticos conformantes de éstas, carece de sustento. Más bien, dentro de ellas se perciben varios grupos principales; las **Eudicotiledóneas**, incluyentes de la mayor parte de las Familias Dicotiledóneas; las Magnoliidae, comprendiendo los órdenes Magnoliales, Laurales e Illiciales (Winteraceae); también, las llamadas Paleohierbas, que abarcan Monocotiledóneas, Aristolochiales, Nymphaeales y Piperales.

**Eurasia:** Protocontinente desagregado desde Pangea, conformado por los territorios coalescentes de Europa y Asia.

**Eustático:** Referente a una elevación del nivel y volumen de las aguas Oceánicas en su conjunto.

**Evaporita:** Depósito de sedimentos Químicos con génesis en la evaporación de aguas salinas con diferentes contenidos.

**Evolución:** Desarrollo de los linajes de seres vivos a través del tiempo.

**Evolución Reticulada:** Unión de diferentes linajes dentro de una Clade, causada por Hibridización.

**Explosión Cámbrica:** Durante el período Cámbrico, hace unos 570 Ma, episodio de masiva proliferación y diversificación de organismos unicelulares, colonizadores de los Océanos, y gradualmente, de los medios terrestres, propiciado por el advenimiento de temperaturas cálidas en el planeta, alcanzadas luego de un ciclo gélido; ocasionó una significativa acumulación de Oxígeno, iniciando la formación de la atmósfera terrestre.

**Facies:** Atributos de un Ambiente Deposicional reflejados por el conjunto de características presentes en rocas y sedimentos.

**Fenología:** Estudio de la periodicidad en la formación de estructuras de las plantas, tales como Hojas, flores, frutos y semillas.

**Fenotípico:** Referente al aspecto y Morfología de los individuos.

**Filogenia:** Estudio de las relaciones evolutivas entre organismos, y de su inferencia.

**Filogenético:** Relativo a la **Filogenia**.

**Filogeografía:** Estudio de las Filogenias en la perspectiva de los ámbitos Geográficos que van ocupando a lo largo del tiempo.

**Floema:** En anatomía vegetal, el tejido vegetal de la corteza.

**Florística:** Estudio de los conjuntos de especies o Taxones que habitan diferentes territorios.

**Fotosíntesis:** Proceso en el cual las plantas utilizan la energía de la luz solar, agua y CO<sub>2</sub>, para producir Biomasa vegetal (Almidones). Como resultado de éste, se desprende Oxígeno. Puede resumirse en la fórmula  $6 \text{ CO}_2 + 12 \text{ H}_2\text{O} + \text{Energía Solar} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{ O}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O}$ .

**Frontera K / T:** Frontera Cretáceo-Terciario; momento, hace unos 65 Ma, en que ocurrió el gran evento de extinción que arrasó a los Dinosaurios y otros organismos característicos del Mesozoico.

**Gama, Diversidad:** Ver **Diversidad Gama**.

**Gameto:** Célula reproductora, sexual; es formada por la separación de Cromosomas Homólogos, por lo cual contiene un solo juego completo de Genes y Cromosomas, es decir un solo Genoma, en condición **Haploide**.

**Gen:** Unidad funcional de la herencia de los seres vivos. Región o Locus en la doble cadena de ADN o ARN, que especifica la formación y estructura de proteínas; éstas controlan la química celular y conforman la estructura de las células. Conjunto de Alelos posibles en un preciso Locus.

**Género:** En Taxonomía, jerarquía o unidad conformada por un conjunto de especies.

**Genoma:** Conjunto de todos los Genes de una especie de planta u otro ser viviente.

**Genoma del Cloroplasto (ADNcp):** Genoma existente exclusivamente en las plantas, adicionalmente al **Genoma Nuclear** y al **Genoma Mitocondrial**. Se halla contenido en los Cloroplastos; codifica las proteínas encargadas de la Fotosíntesis.

**Genoma Mitocondrial (ADNmt):** Genoma existente en plantas y animales, adicionalmente al **Genoma Nuclear**. Se encuentra en los organelos llamados **Mitocondrios**, y contiene los Genes que codifican la producción de proteínas asociadas a la generación de energía.

**Genoma Nuclear:** Genoma principal, contenido en plantas y animales; se halla en el Núcleo de la Célula.

**Genoma de los Organelos:** Término empleado para referirse al **Genoma Mitocondrial** o al **Genoma del Cloroplasto**, ambos contenidos en Organelos de la Célula.

**Genotípico:** Referente al componente Genético de los individuos.

**Genotipo:** Conjunto de Genes de un individuo.

**Geográficamente Estructurada (Distribución ó Filogenia):** Patrón de distribución Geográfica de organismos, en la cual los linajes guardan una coherencia jerárquica con genealogías progresivamente desplegadas a través de los territorios. Filogenia en la cual las Clades reflejan una coherencia desplegándose progresivamente en áreas Geográficas determinadas.

**Glaciación:** Evento de expansión del hielo de los Polos en dirección al Ecuador. A lo largo del Pleistoceno, que se inicia hace unos 2 Ma, se produjeron varios Ciclos de Glaciación, o Ciclos Glaciares.

**Gondwana:** Protocontinente formado a partir de la escisión del Supercontinente Precámbrico **Rodinia**, hace unos 830 Ma. Posteriormente, al igual que varios otros macizos Geológicos desprendidos de éste, se hizo coalescente en el Protocontinente **Pangea**, del cual conformó la porción sureña. Fue a su vez desagregado de Pangea en las postrimerías del Período Triásico (245-208 Ma). El Cratón Amazónico, situado en el margen Oeste de Gondwana, formaría una vasta porción del territorio suramericano. Ver también **Laurasia**, **Mar de Tethys**.

**Gran evento de Oxidación:** Episodio a inicios del Proterozoico, unos 2,300 Ma, en el cual se percibe un intenso incremento del Oxígeno de la atmósfera terrestre, atribuible a la proliferación de Cianobacterias durante ese período; marcaría el establecimiento de condiciones aeróbicas sobre el planeta.

**Granito:** Tipo de roca ígnea, es decir solidificada debajo de la superficie de la tierra. Está compuesto por partículas de Sílice, Cuarzo y Feldespato.

**Habitat:** Lugar físico en el cual vive un organismo. Dependiendo del tamaño del organismo, los requerimientos de espacio variarán en forma proporcional.

**Haploide:** En las plantas y animales superiores, condición en las Células Reproductivas, que contienen un solo juego completo de Genes, Cromosomas y Genoma, ya que han sido formadas por Meiosis; se le expresa como **n**. Ver también **Diploide**, **Meiosis**, **Mitosis**.

**Heterocigote:** Individuo Diploide, con dos Alelos diferentes para el mismo Gen.

**Heterostilia:** Condición por la cual existen tipos de flores sutilmente diferentes, llamados **Morfos florales**, dentro de la misma especie. La Heterostilia suele ser una estrategia de las Plantas con Flores para comprometer a dos o más especies de insectos para realizar la polinización.

**Hidromórfico:** En Edafología o Ecología, tipo de suelo o formación con fuerte tendencia a la inundación, o anegada, como los pantanos y estuarios.

**Holártico:** PaleoBioma emplazado en el extremo Septentrional del planeta, caracterizado por una Flora y Fauna ya diferenciadas hacia mediados del Cretáceo, unos 100 Ma.

**Homeostasis:** En un organismo, mantenimiento de un estado de equilibrio con el medio ambiente, por medio de una capacidad de autoregulación.

**Homocigote:** Individuo Diploide, con Alelos idénticos para el mismo Gen.

**Homología:** Comparabilidad entre símiles. Son caracteres morfológicos Homólogos, aquellos que por tener naturaleza similar por su origen y estructura, resultan verdaderamente comparables cuando se analizan en la perspectiva de su evolución.

**Homología Secundaria:** En la perspectiva Filogenética, una Homología que define a un grupo Taxonómico dado. También es llamada **Sinapomorfia**.

**ICBN** (International Code of Botanical Nomenclature): ver Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

**IIAP:** Siglas del Instituto de Investigaciones de la Amazonía peruana, Iquitos, Perú.

**Intemperización:** Proceso de cambio o deterioro de un material expuesto a la intemperie.

**Interglaciación:** Lapso entre dos Glaciaciones, usualmente referido al época del Pleistoceno, desde 2 Ma al presente.

**Isostasia.** Movimiento hacia arriba o abajo que experimenta una masa sólida sostenida en un medio líquido o plástico, cuando se despoja de peso en determinados sectores. En el caso de los Andes, la masa sólida está representada por la corteza terrestre o la **Litósfera**, suspendida sobre una capa más profunda de naturaleza plástica, la **Astenósfera**. En las cadenas montañosas, los procesos de erosión y sedimentación pueden acarrear reflejos Isostásicos de hundimiento o elevación de franjas de terreno.

**Isótopo:** Variante inestable de algunos elementos, la cual se descompone a lo largo del tiempo, emitiendo determinados tipos de radiación y transformándose en otro. Este proceso sucede a ritmos constantes. Conociendo su velocidad, es posible deducir y datar su inicio. Algunos ejemplos de elementos que poseen Isótopos son el Carbono, Plutonio, Potasio, Radio, Torio y Uranio. Los Isótopos radioactivos de Uranio, como resultado de su inestabilidad, se transforman en Plomo; los de Potasio, en Argón.

**Istmo de Panamá:** Lengua de tierra levantada en momentos relativamente recientes del Tiempo Geológico, en el extremo Sur de Panamá; une los territorios de Centroamérica y Suramérica.

**K / T:** Ver **Frontera K / T**.

**Lago Pebas:** ver Sistema Pebas.

**Laterización:** Intemperización Química profunda y extendida que extrae Sílice y bases del suelo, dando lugar, adicionalmente, a la formación de concreciones de hierro y aluminio.

**Laurasia:** Protocontinente desagregado de la porción norteña de Pangea a finales del Período Triásico (245-208 Ma). Ver también **Gondwana**, **Mar de Tethys**.

**Laurentia:** Protocontinente desagregado de Rodinia durante el Precámbrico, hace unos 830 Ma; contenía al Macizo de Arequipa.

**Leguminosas:** Grupo de Plantas con Flores, caracterizado por sus frutos legumbres y por la propiedad de formar nódulos especiales en sus raíces, en los cuales proliferan bacterias fertilizadoras del suelo. A él pertenecen plantas como los Frijoles, Habas, Arvejas, y también árboles como los Pacaes, los Huayruros y las Acacias. Son tratadas como una Familia Botánica única por algunos autores (Familia Fabáceas, con tres Subfamilias, Papilionoideas, Caesalpinoideas y Mimosoideas), o tres Familias muy relacionadas por otros (Familias Papilionáceas, Cesalpiniáceas y Mimosáceas).

**Licopodio:** Antiguo grupo de Plantas Vasculares, al cual pertenecen las actuales especies de *Selaginella*.

**Litósfera:** Capa exterior y rígida que cubre el planeta, situada encima de la Astenósfera. Está conformada, a su vez, por la Corteza y el Manto. La Litósfera se halla dividida en Placas, llamadas también Placas Tectónicas.

**Lixiviación:** Proceso por el cual el material soluble o coloidal de los horizontes superiores del suelo, se profundiza arrastrado por agua descendente.

**Locus:** Posición o lugar preciso ocupado por un Alelo en el Genoma.

**Macizo de Arequipa:** Macizo Geológico situado al SurOeste del Perú (**Figura 16**, pg. 179); tuvo con génesis en el territorio de Laurentia, desagregado del Supercontinente Precámbrico Rodinia hace unos 830 Ma. Se hizo coalescente con el Cratón Amazónico al formarse Pangea, en las postrimerías del Paleozoico (570-245 Ma). Posteriormente, al separarse Suramérica a partir de Pangea, este Macizo quedó situado en la Costa Oeste del Perú.

**Macroevolución:** Proceso Evolutivo en la escala de Géneros o jerarquías Taxonómicas mayores, en el contexto del **Tiempo Evolutivo** y los espacios Geográficos y Ecológicos de la Tierra.

**Mar de Pebas:** ver **Sistema Pebas**.

**Mar de Tethys:** Antiguo Mar, ubicado al Este del Protocontinente Pangea. La escisión de este último formó una brecha por la cual Tethys ingresó, separando Pangea en dos Protocontinentes, el norteño **Laurasia** y el sureño **Gondwana**, del cual se desprendería Suramérica (**Figura 9**, pg.145).

**Mata Atlántica:** Nombre que se asigna también al Bioma de los Bosques húmedos y siempreverdes actualmente existentes en la costa SurEste (Atlántica) de Brasil, con fragmentos en Argentina y Paraguay (**Figura 4**, pg. 95).

**Máximo Glacial:** Momento en que un episodio Glaciar alcanza su pico de bajas temperaturas.

**Megadomo (Geología, Suramérica):** Protuberancia Geológica de relativa amplitud; varias de ellas fueron formadas en el margen Este de Suramérica durante el proceso Tectónico de escisión Suramérica-África, y han determinado la tendencia circundante de ríos importantes como el Orinoco y el San Francisco.

**Meiosis:** Forma de división celular que produce las células sexuales o Gametos. Resultan de este proceso, en las Plantas con Flores, el Polen y los óvulos; en los animales vertebrados, el esperma y el óvulo. La célula original Diploide, con dos Genomas ( $2n$ ) se divide dando lugar a células con la mitad del número de Cromosomas de ésta, es decir Haploides, con un solo Genoma ( $n$ ).

**Meridional:** Ubicado al Sur del ámbito Tropical.

**Mesiniano, Evento:** Episodio ocurrido entre el Mioceno y Plioceno, unos 5 Ma. Estuvo marcado por una notoria regresión marina, relacionada a una expansión Glaciar, con consecuente captura de aguas Oceánicas por congelamiento, sobre todo en el casquete Antártico. Se le conoce con ese nombre por las huellas que ha dejado en Mesinia, península al Sur de Grecia.

**Mesiniano, crisis de Salinidad del:** Una de las resultantes del Evento Mesiniano fue el aislamiento del mar Mediterráneo, que quedó confinado, incrementando su condición salina al evaporarse sus aguas. Esto ocasionó una crisis de salinidad y extinción de la ictiofauna en ese ámbito.

**Metano:** Gas muy liviano, inflamable, producido por procesos orgánicos. Su presencia y cantidad tienen marcada influencia en el funcionamiento de la Atmósfera. Al igual que el  $CO_2$ , es determinante del Efecto de Invernadero, con influencia aun mayor que éste, conformando una barrera para el escape de la radiación solar recibida y reflejada por la superficie terrestre. En sectores de latitudes extremas en el planeta, como Siberia, extensos campos dominados por vegetación Gramínea, cuya extensión se calcula en casi 9 millones de  $Km^2$ , quedan cubiertos por el hielo durante los inviernos; bacterias consumidoras de la Biomasa allí atrapada producen enormes cantidades de Metano que son liberadas al ambiente durante los deshielos primaverales.

**Microevolución:** Proceso Evolutivo en la escala de los individuos, sus poblaciones, y la variación Genética ocurrida en ellos en pocas generaciones.

**Milánkovitch, Ciclos Climáticos de:** Ver **Ciclos Climáticos de Milánkovitch**

**Mitocondrio:** Organelo celular cuya función es la producción de la energía necesaria para la actividad celular. Utiliza para ello, como combustibles, sustancias como la Glucosa y los Ácidos grasos.

**Mitosis:** Forma de división celular que produce células que no son Gametos Haploides, sino otras Diploides como las somáticas, o del Cigote (óvulo o huevo fertilizado).

**Monoecia:** En las plantas, condición de distribución de los sexos en la que las flores son unisexuales, y todos los individuos portan ambos tipos de flores, masculinas y femeninas. Se dice en ese caso que la especie es **Monoica**.

**Morfos Florales:** Variantes morfológicas sutiles producidas entre flores de la misma especie. Su presencia promueve la fecundación entre individuos distantes, y por polinizadores diferentes, favoreciendo la Exogamia.



**Morfoespecie:** Uno de los conceptos de especie la define como un conjunto de individuos que se pueden reproducir entre sí. No obstante, dadas las dificultades para comprobar esta posibilidad reproductiva, los taxónomos suelen concentrarse en la posibilidad de diferenciar las especies sobre la base de su morfología. Se emplea el término Morfoespecie para referirse a una entidad morfológicamente diferenciada, pero para la cual aún no se tiene un nombre científico confirmado.

**MultiGen, Familia:** Grupo de Genes muy similares, con funciones Bioquímicas parecidas, formados como resultado de la duplicación, a través del tiempo evolutivo, de un Gen original único. Suelen estar relacionados a funciones imprescindibles para la vida de un organismo. Un ejemplo está constituido por la Familia Multigen ubicada en dos grupos (clusters) y en Cromosomas diferentes, vinculada a la producción de Hemoglobina en el ser humano.

**Mutación:** Cambio permanente y transmisible en la secuencia genómica del DNA, debido al impacto de factores específicos presentes en el ambiente, o de fallas en el proceso de replicación del material genético; error en la replicación de un Nucleótido.

**Mutagénico:** Que produce Mutación.

**Neotrópico:** Ámbito Tropical del Nuevo Mundo, es decir de las Américas.

**Neutralidad:** En la Ecología de poblaciones, y particularmente en **la Teoría Neutral Unificada de Biodiversidad y Biogeografía**, supuesto en el sentido que en un nivel o eslabón trófico de una cadena alimenticia dada, las especies están sujetas a un cánón común, presentando Tasas de nacimiento, mortalidad, dispersión y especiación similares.

**Nicho Ecológico:** Lugar específico que ocupa un organismo en relación a espacio territorial y lugar en la cadena alimenticia.

**NorAtlántico, Puente:** Ver **Puente de Thule**.

**Nucleótidos:** Combinaciones específicas de Azúcar, Fosfato y una de cuatro bases de Nitrógeno, Adenina, Citocina, Guanina y Timina, que conforman la molécula de ADN.

**Nuevo Mundo:** Territorio Americano.

**OCE:** Ver Óptimo Climático del Eoceno

**Ontogénesis, Ontogenia:** Estudio del desarrollo de un individuo o una estructura a partir de su origen como célula embrionaria o primordio.

**Óptimo Climático del Eoceno (OCE):** Lapso alrededor de los 58-55 Ma, caracterizado por la generalización de continuas temperaturas globales Tropicales.

**Orogenia:** Proceso de levantamiento de las cadenas montañosas.

**Oxidación, Gran evento de:** ver **Gran evento de Oxidación**.

**Ozono:** variante del elemento Oxígeno, producida por acción de la electricidad, y presente, en una fina y frágil capa de pocos milímetros, en las zonas exteriores de la atmósfera.

**PaleoAmazonas:** Sistema Hidrográfico anterior en el tiempo al actual Amazonas, que luego de sufrir una serie de cambios, le dio origen.

**Paleomagnetismo:** Estudio del magnetismo existente en la corteza terrestre, regido por los Polos magnéticos de ésta. Dado que los continentes se han desplazado a lo largo del tiempo, y que las rocas mantienen la dirección del campo magnético existente en el momento en que fraguaron, es posible, por este medio, deducir la posición de los diferentes territorios en el pasado.

**Paleotrópico:** Ámbito Tropical del Viejo Mundo, incluyendo Asia y África.

**Palinología:** Estudio del Polen.

**Pantalasa:** Océano primigenio, que rodeaba al Protocontinente Pangea.

**Paralelismo:** Evolución de caracteres similares en linajes distintos.

**Parapátrico:** Ver **Especiación Parapátrica**.

**Pares de Bases:** El ADN se halla formado por series de Nucleótidos, que son combinaciones de Azúcar, Fosfato y una de cuatro Bases de Nitrógeno, Adenina, Citocina, Guanina y Timina, éstas siempre dispuestas en pares, Adenina-Timina y Citosina-Guanina; éstos son los llamados Pares de Bases.

**Pebas, Sistema Acuático:** Ver **Sistema Acuático Pebas**.

**PCR, ó Reacción en Cadena de la Polimerasa** (en inglés *Polimerase Chain Reaction*): Técnica que permite la síntesis enzimática *in vitro* de millones de copias de un mismo segmento de ADN en presencia de la enzima ADN Polimerasa. Ello hace posible la amplificación de material de ADN y permite su comparación entre muchos individuos o Taxones.

**PeriCratónico:** Situado en la periferia de un Cratón.

**Piedemonte:** Ámbito situado al pie del flanco de una Cordillera

**Placa de Cocos:** Placa Tectónica ubicada al Norte de la Placa de Nazca; confronta a ésta y a la Placa del Caribe, entre otras (**Figura 13**, pg. 163).

**Placa de Nazca:** Placa Tectónica ubicada en el Pacífico Sur, que desplazándose con dirección Oeste-Este enfrenta a la Placa continental Suramericana. La confrontación entre ambas ha provocado el levantamiento de los Andes (**Figura 10**, pg. 147; **Figura 13**, pg. 163).

**Placa Suramericana:** Placa Tectónica que conforma el continente suramericano, y que desplazándose con dirección Este-Oeste enfrenta a la Placa de Nazca. La confrontación entre ambas ha provocado el levantamiento de los Andes (**Figura 10**, pg. 147; **Figura 13**, pg. 163).

**Placa Tectónica:** Cada uno de los grandes macizos Geológicos que conforman la Litósfera (**Figura 13**, pg. 163).

**Platirrino (Primate):** Grupo que comprende a los monos del Nuevo Mundo, caracterizados por su nariz achatada (del Griego, platys, plano; rhinos, nariz). Son agrupados en cinco Familias, Cebidae, Aotidae, Pitheciidae, Atelidae y Callitrichidae, la última incluida dentro de Cebidae en algunas clasificaciones.

**Pleiotrópico (Efecto):** Influencia de un mismo Gen en más de un atributo **Fenotípico**.

**Pleistoceno:** Época en la historia Geológica de la tierra, iniciada hace unos 2.5-2 Ma, y extendida hasta el Holoceno, 10,000 años atrás, marcada por la alternancia de Glaciaciones y momentos Interglaciares.

**Piroclástico:** Referente a los materiales que son expulsados por las erupciones volcánicas, tales como Cenizas, Lapilli, Pómez, etc.

**Pirófilo (Bosque):** Propenso al fuego, y adaptado a éste.

**Piroxeno:** Nombre colectivamente utilizado para denominar a un grupo de minerales Silicatos, con distintos tipos de cristales; dentro de ellos se hallan el Gabro y la Dolerita.

**Podzolización:** Lixiviación profunda del material coloidal del suelo.

**Polimorfismo en la longitud de Fragmentos de Restricción** (en Inglés, Restriction Fragment Length Polymorphism, RFLP): Variación o Polimorfismo molecular en fragmentos obtenidos por el corte de la doble cadena del ADN mediante una Enzima de Restricción, y técnica empleada con este fin. Para que tal polimorfismo pueda apreciarse, se necesita comparar secuencias de Nucleótidos del ADN de dos o más individuos genéticamente distintos. La técnica permite detectar diferencias en la secuencia de ADN de distintos individuos, pero no es equivalente a secuenciar el ADN.

**Poliploidía:** Incremento en el número de Cromosomas con respecto del típico complemento Diploide ( $2n$ ) de los individuos, es decir, conformación de más de dos sets de Genoma Haploide ( $n$ ). Conceptos relacionados: **Diploide, Haploide**.

**Procariota (Célula):** Que carece de Núcleo, y por tanto tiene el material Genético o ADN en el Citoplasma. Ver **Eucariota**.

**Productividad Primaria:** En Ecología, la capacidad de producción de Biomasa por unidad de área y de tiempo.

**Propágulo:** Cualquier estructura a través de la cual las plantas se multiplican o propagan, como semillas, esporas, rizomas, etc.

**Protocontinente:** Antigua estructura Geológica de gran tamaño, emergente sobre el nivel del mar, que al desagregarse daría origen a los actuales continentes.

**Puente de Behring, Estrecho de Behring:** Franja de territorio situada en el extremo NorOeste de Norteamérica, que conectó a este continente y Asia entre 50-30 Ma, constituyendo un corredor que hacía posible la migración de plantas y animales entre ambos continentes (**Figura 24-1**, pg. 245).

**Puente de Thule:** Franja de territorio situada en la actual Groenlandia, que por su emplazamiento sobre el nivel del mar entre 50-40 Ma, conectó el Norte de Europa y Norteamérica, constituyendo un corredor que hacía posible la migración de plantas y animales entre ambos continentes (**Figura 24-2**, pg. 245).

**Púlsar:** Estrella de Neutrones, que emite energía radiante muy intensa a intervalos regulares.

**Pulso de un Taxón, Ciclo de un Taxón:** Ciclo a lo largo de la existencia de un linaje dado de organismos, desde su génesis hasta su extinción, durante el cual se producen procesos de diversificación en los espacios Geográficos y Ecológicos. El concepto fue primariamente empleado para referirse a los procesos de Radiación Adaptativa de linajes desde tierra firme hacia las islas en un archipiélago.

**Quásar:** Cuerpo celeste, con apariencia de estrella, que se aleja del centro del universo a una velocidad notable.

**Radiación Evolutiva, Radiación Adaptativa:** Proceso por el cual, a partir de un ancestro común, se originan muchas especies en un lapso relativamente corto en la escala del Tiempo Geológico o Evolutivo, adaptándose, en muchos casos, a Nichos Ecológicos diferentes.

**Rayos Gamma:** Tipo de radiación electromagnética, constituida por fotones, con alta energía y con elevada capacidad mutagénica; puede ser producida por eventos astrofísicos violentos.

**Rayos X:** Tipo de radiación electromagnética; tiene capacidad de atravesar cuerpos opacos revelando sus diferentes densidades; tiene elevada capacidad mutagénica.

**Reacción en Cadena de la Polimerasa:** ver **PCR**.

**Recombinación:** Unión del material genético contenido en los Gametos que se aparean.

**Refugio, Refugio de Biota:** Ambiente en el cual se mantienen condiciones bioclimáticas apropiadas para la sobrevivencia de algunas especies, en un entorno en el cual las condiciones benignas se retraen; se entiende que plantas y animales persistirían en áreas con estas condiciones, ante el retroceso de sus ambientes propicios.

**Relicto:** Localidad o población sobreviviente de un conjunto que, a parte de éste, ya no existe.

**Respiración:** Proceso de absorción de Oxígeno por los seres vivos; es usado para descomponer las sustancias alimenticias, produciendo como resultado, energía y CO<sub>2</sub>.

**Revisión Monográfica:** En Taxonomía, se conoce con este nombre al trabajo que reevalúa y actualiza la delimitación de Taxones, su nomenclatura, y otros aspectos de un grupo dado de organismos.

**RFLP:** Ver **Polimorfismo en la Longitud de Fragmentos de Restricción**.

**Rodinia:** Supercontinente formado durante la Era Precámbrica, desde unos 1000 Ma, desagregado hace unos 830 Ma. Involucraba dos extensiones mayores, desde las cuales se formarían porciones de territorio peruano: **Gondwana**, que contenía al Cratón Amazónico, y **Laurentia**, que contenía al Macizo de Arequipa.

**Sabana:** Bioma caracterizado por una precipitación pluvial promedio anual menor a 1600 mm, y un período de por lo menos 5-6 meses con menos de 100 mm. Es notorio por su cubierta continua de Gramíneas, y de plantas leñosas espaciadas; se establece en suelos pobres. Las Sabanas tienen árboles espinosos, con hojas esclerófilas, es decir duras, con entrenudos cortos, y siempreverdes.

**Saurópodo:** perteneciente a un linaje de Dinosaurios terrestres enormes, que incluye a los mayores animales continentales registrados, Fitófagos, de cuello y cola largos, como los Brontosaurios.

**Selección Natural:** Proceso por el cual los individuos más adaptados a un ambiente determinado, con mayor chance de sobrevivir y reproducirse, dejan una mayor descendencia, acarreado que sus linajes perduren en el tiempo.

**Selección Sexual:** Aquella que atañe específicamente a la lucha de los organismos por la consecución de pareja. Deviene en el éxito o fracaso reproductivo, y por lo tanto, deja una huella en la marcha de la Genética de las poblaciones.

**Selva Alta:** Nombre que se da en el Perú a la Ecorregión de la Amazonía Andina, de Bosques húmedos en el flanco Este de los Andes, cuyo rango altitudinal se encuentra aproximadamente entre 600-3200 m.

**Selva Baja:** Nombre que se da en el Perú a la Ecorregión de la Llanura de la Amazonía, al Este de los Andes, cuyo rango altitudinal se eleva hasta los 600 m.

**Selva Central:** Nombre que se da en el Perú al ámbito de Bosques húmedos de la Amazonía ubicados en el tercio Central del país, entre altitudes 100-3200 m.

**Septentrional:** Ubicado al Norte del ámbito Tropical.

**Simpátrico:** Ver **Especiación Simpátrica**.

**Sinonimia (Taxonómica):** Proceso por el cual las normas de nomenclatura Biológica se aplican para asimilar cambios en la delimitación o posición Taxonómica de los organismos o sus linajes, motivados por el avance de la investigación. Conduce a la priorización de un Nombre Científico sobre otros.

**Sistema Acuático Pebas:** Longevo y vasto Sistema Acuático iniciado por incursiones marinas hacia las tierras bajas de Suramérica, metamorfoseado luego a un sistema fluvio-lacustre y fluvial; estuvo emplazado en el ámbito de la actual llanura de la Amazonía, incluyendo la región de Iquitos y varias otras, aproximadamente 53-10 Ma. Ha sido descrito, en algunas de sus fases, como un Megahumedal. Durante su fase final, drenó hacia el mar e involucionó (**Figura 22**, pg. 209).

**Sotobosque:** Componente arbustivo y de pequeño porte en la estructura de un Bosque.

**SubAndino:** Término referido al ámbito inmediatamente al Este de la cordillera de los Andes, influenciado por el proceso de Subsidiencia generado por su levantamiento (**Figura 16**, pg. 179).

**Subducción:** Forma de enfrentamiento de Placas Tectónicas en el cual una de ellas se desliza por debajo de la otra, oponiéndose a ella (**Figura 10-1**, pg. 147).

**Subespecie:** Categoría Taxonómica inmediatamente inferior a la especie. Se emplea frecuentemente para designar las entidades conformantes de una especie que tienen distribuciones Geográficas diferenciadas.

**Subsidencia:** En Geología, hundimiento paulatino de un relieve, ocasionado por la acumulación de cargas en un área relacionada (**Figura 10-1**, pg. 147).

**Taxón:** Cualquier unidad Taxonómica, por ejemplo una Especie, un Género, una Familia, un Orden, etc. En nuestro texto empleamos **Taxones** como forma plural de este término, siguiendo al **Código Internacional de Nomenclatura Botánica** (versión en Español). Algunos autores también emplean la forma plural derivada del griego, **Taxa**, como plural de Taxón.

**Taxonomía:** Ciencia que estudia la clasificación de los seres vivos, enfocándose, entre otros aspectos, en la delimitación de los Taxones y en sus relaciones de afinidad o parentesco.

**Taxonomía Alfa:** investigación Taxonómica que se desarrolla en base al **Concepto Morfológico de Especie**; es la aproximación que permite, primariamente, la identificación y cuantificación de la Diversidad Biológica desde el terreno, así como la priorización de áreas para la conservación.

**Tectónica:** Parte de la Geología enfocada en las estructuras de gran tamaño, y sus procesos de dinámica. Concerniente a dichas estructuras.

**Teleósteo:** Orden que comprende a los peces con esqueleto completamente osificado; incluye a la mayor parte de las especies actualmente existentes, y a linajes antiguos, como los Acantopterigios.

**Teoría de la Evolución basada en la Selección natural** (Darwin, 1859): Teoría que interpreta los procesos de Evolución de los linajes de seres vivos como resultado de la selección impuesta por factores presentes en sus entornos naturales. Esta selección actúa sobre los individuos y poblaciones de organismos vivos.

**Teoría de las Islas, Teoría Biogeográfica de las Islas** (McArthur y Wilson, 1967): Teoría que explica las relaciones existentes entre la diversidad de especies de plantas y animales en un archipiélago, y variables como el tamaño de las islas, su distancia a tierra firme, y las tasas de migración, especiación y extinción.

**Teoría de los Refugios del Pleistoceno** (Haffer, 1969, 1971, 1982): Hipótesis que relaciona el devenir y la diferenciación de linajes de seres vivos a los ciclos Glaciares ocurridos a lo largo del Pleistoceno, desde unos 2 Ma en adelante. Durante éstos, el intenso frío y sequedad habrían ocasionado la retracción de la vegetación húmeda hacia áreas interpretadas como Refugios de Biota, llamadas Refugios del Pleistoceno.

**Teoría Neutral Unificada de Biodiversidad y Biogeografía** (Hubbell (1997, 2001): Teoría que interpreta que en las Comunidades Ecológicas, en cada nivel trófico o gremio, las especies estarían regidas por los mismos cánones en cuanto a sus Tasas de Nacimiento, Mortalidad, Dispersión y Especiación, situación descrita como "Neutral". Para el Bosque húmedo de la

Amazonía, entonces, se podría asumir que especies de un gremio dado, como los árboles del dosel, serían todas competitivamente similares. Como resultado de la Neutralidad, la diversificación de especies ocurriría aleatoriamente, “bajo homogeneidad”, y no determinada por la heterogeneidad ambiental circundante. Se ha descrito a esas dos posibilidades como la “Escuela de la Homogeneidad”, correspondiente a la Teoría Neutral, vs. la “Escuela de la Heterogeneidad”.

**Tepui (Tepuy):** Tipo particular de meseta elevada, existente en el territorio Guayanense y sus zonas aledañas, caracterizada por su cima plana. Está formado sobre basamentos de cuarcita o arenisca, propios de los Escudos Geológicos que conforman esa región.

**Terópodo:** Linaje de Dinosaurios bípedos presente desde el Triásico, que incluye a los conocidos *Tyrannosaurus* y *Velociraptor*, también a las Aves.

**Tethys, Mar:** Ver **Mar de Tethys**.

**Thule, Puente:** Ver **Puente de Thule**.

**Tiempo Geológico:** Tiempo en la escala de la historia de la tierra.

**Tiempo Evolutivo:** Tiempo en la escala de los procesos de Evolución de los seres vivos.

**Tipo nomenclatural:** Especimen Biológico, como una muestra Botánica en un Herbario o Museo, que respalda la descripción de una especie descrita, catalogada y poseedora de un nombre válido asignado.

**Topología:** En el análisis Filogenético o Cladístico, configuración de un Cladograma, determinada por la disposición de sus Clades.

**Trans-Andino:** Propio del ámbito de la Cuenca Amazónica, situada al Este de la Cordillera Andina. Este término es empleado para aludir a los Bosques Húmedos Tropicales de tierras bajas situados en ese entorno. Ver también **Cis-Andino**.

**Último Máximo Glaciar:** Pico de bajas temperaturas ocurrido hace aproximadamente 20,000 años, correspondiente al último episodio Glaciar.

**Variación Natural:** En una especie o población de ésta, variabilidad Morfológica y Genética propia; su delimitación constituye un tema central en Taxonomía.

**Várzea:** Tipo de Bosque Pluvial en la Amazonía, emplazado en suelos inundables por cursos de aguas claras o blancas. En esta formación hay abundancia de palmeras y los árboles muestran frecuentemente raíces tablares y fúlcreas.

**Vicario, Vicariante:** En una primera acepción, una especie que sustituye a otra en sus atributos y funciones. En una segunda acepción, es sinónimo de **Disyunto**. Se emplea también para designar el proceso Alopátrico que experimenta una especie de amplia distribución, cuando sus poblaciones son desagregadas por el surgimiento de barreras.

**Xerófilo:** Propio de ambientes secos.

**Xilema:** En Anatomía Vegetal, el tejido de la madera o leño.

**Yunga:** Nombre empleado para designar a la formación Ecológica de los Bosques Montanos Nublados de la vertiente Este de los Andes en Ecuador, Perú y Bolivia.

**Zona de vida:** Unidad de clasificación Ecológica definida por sus rangos Bioclimáticos característicos, sobre todo su temperatura, transformada en Biotemperatura, la precipitación y latitud. El Sistema de clasificación Ecológica por Zonas de Vida fue desarrollado por Holdridge (1978).



## ANEXO 1

### SITIOS WEB DE INTERÉS SOBRE DIVERSIDAD DE LA FLORA PERUANA, Y OTROS MENCIONADOS EN EL TEXTO

**Paleobiología:** *La Base de Datos de Paleobiología, The Paleobiology Database*

<http://www.paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>

Muestra una compilación de registros de fósiles de todo el mundo. Ofrece una plataforma de información taxonómica basada en las colecciones existentes, para plantas, animales marinos y terrestres de todas las edades geológicas.

**Paleomapas:** *Proyecto de Paleomapas de Scotese, Scotese Paleomap Project*

[www.scotese.com](http://www.scotese.com)

Muestra Cartografía que integra las condiciones de clima, relieve y condiciones de vegetación en el pasado Geológico de la Tierra, y la manera como se han sucedido secuencialmente.

**Plantas – Filogenia de las Angiospermas:** *portal de Filogenia de Angiospermas, Angiosperm Phylogeny Website*

<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

Actualiza avances sobre Taxonomía de las Angiospermas, reflejando las relaciones entre sus diferentes grupos y la circunscripción de éstos; incluye los hallazgos recientes obtenidos mediante el estudio del Genoma

**Plantas – Genoma:** *La Base de Datos de secuencias del ADN del Cloroplasto para especies de plantas, Plant DNA C-value Database*

[data.kew.org/cvalues](http://data.kew.org/cvalues)

Ofrece información sobre los caracteres de secuencias del ADN del Cloroplasto, la Taxonomía de las especies, y cita los Herbarios en los cuales se han depositado los especímenes de los cuales se han extraído las muestras de ADN en cada caso.

### **Plantas - Información sobre especímenes:**

*Jardín Botánico de Missouri, Missouri Botanical Garden*

[www.motob.org](http://www.motob.org)

<http://www.missouribotanicalgarden.org/plant-science/plant-science/research.aspx>

*Jardín Botánico de Nueva York, New York Botanical Garden*

[www.nybg.org](http://www.nybg.org)

<http://sciweb.nybg.org/science2/VirtualHerbarium.asp.html>

Estos sitios permiten acceder a especímenes específicos, colectados en todo el mundo, y particularmente en territorio peruano. Contienen fotos de gran resolución de especímenes Tipos. El primero de ellos, adicionalmente, dispone de un software para el Mapeo de la distribución de las especies desde su Base de Datos de Especímenes.

*Museo de Historia Natural de Chicago, Field Museum of Natural History, Chicago*

<http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides/>

Este sitio despliega tanto colecciones de Herbario, como Catálogos de fotografías de las Plantas en su ambiente natural, para muchas localizaciones peruanas y de otros países.

**Plantas – Leguminosas:** *Base de Datos y Servicio Internacional de Información sobre Leguminosas, International Legume Database and Information Service*

[www.ildis.org](http://www.ildis.org)

Provee información sobre todas las especies de Leguminosas, incluyendo su Taxonomía, Nomenclatura y Distribución Geográfica

**Plantas - Nombres de taxones y su Nomenclatura:** *Índice Internacional de Nombres de Plantas, International Plant Names Index*

[www.ipni.org](http://www.ipni.org)

Es una recopilación de todos los nombres científicos de Taxones del Reino Vegetal publicados hasta el presente. Indica si un nombre es aceptado o es un sinónimo; los nombres de los autores de cada nombre científico, y el lugar de publicación de éstos.

Este índice ha tenido como punto de partida dos documentos compilativos clásicos para este tema, *Index Kewensis*, preparado por el Royal Botanic Gardens, Kew, y el *Gray Card Index*, preparado por el Gray Herbarium, Harvard University. Es actualizado desde la primera de estas instituciones.

Los autores son abreviados de acuerdo a las abreviaturas estándar, desarrolladas por Brummitt y Powell. Las publicaciones son abreviadas de acuerdo al *Botánico Periodicum Huntiatum*. Estas dos fuentes de abreviatura estandarizada se encuentran actualmente en línea

[www.huh.harvard.edu/databases/index.html](http://www.huh.harvard.edu/databases/index.html)

**Plantas - Madera:** *La Base de Datos de Anatomía de la Madera, The Inside Wood database*

<http://insidewood.lib.ncsu.edu/>

Incluye registros de Anatomía de la Madera de Plantas Vasculares, incluyendo la actual y también fósil. Proporciona una plataforma para el estudio comparativo y la identificación de maderas.

## ANEXO 2

### CRONOLOGÍA DE EPISODIOS INFLUYENTES EN LOS ACTUALES BIOMAS DEL TERRITORIO PERUANO, DESDE EL CRETÁCEO AL PRESENTE

**140 Ma**, origen de las plantas con flores, Angiospermas; subsecuentemente, entre 100-65 Ma, hay una notoria diversificación de éstas (Sun *et al.*, 2002; Friis *et al.*, 2005; Crepet, 2008; Jaramillo, 2012).

**100-93 Ma**, se consuma la separación de África y Suramérica (Cunha Ribeiro, 2006; Pennington y Dick, 2004, 2010)

**90-65 Ma**, reducción gradual de la temperatura global (Jaramillo, 2012)

**70-65 Ma**, notoria regresión de las aguas Oceánicas genera un vasto despliegue de tierra firme en Suramérica (Graham, 2011)

**65 Ma**, el impacto de un asteroide caído en la península de Yucatán, México, ocasiona un prolongado oscurecimiento de la atmósfera, desencadenando un Cambio Climático Global y una Megaextinción de organismos vivos, arrasando la fauna de Dinosaurios que poblaba la tierra hasta ese momento (Alvarez *et al.*, 1980)

**58-56 Ma**, Óptimo Climático del Eoceno, OCE (frontera Paleoceno / Eoceno), con un incremento de la temperatura global de casi 4°C (Jaramillo, 2012)

**58 Ma**, Bosques tropicales húmedos con características similares a las modernas, incluyendo la presencia de muchas familias dominantes en la actualidad (Anonáceas, Bombacáceas, Moráceas, etc.), se establecen en territorio Neotropical (Burnham y Johnson, 2004; Graham, 2006a; Jaramillo *et al.*, 2010a, 2010b, 2012).

**58-37 Ma**, inicio del proceso de modernización de la Biota, que se intensificará en momentos posteriores; se extinguen muchas especies de Megafauna: Mastodontes, Toxodontes, Armadillos Gigantes, etc.; las Plantas con Flores ingresan en un momento de gran Diversificación, evidenciando la presencia de muchos grupos modernos (Negri *et al.*, 2010; Jaramillo *et al.*, 2010a, 2010b, 2012).

**50-40 Ma**, últimas dispersiones de organismos procedentes del Norte de África y Europa hacia Norteamérica, vía el Puente Intercontinental de Thule, Groenlandia (Antonelli *et al.*, 2009)

**53 Ma**, elevación Eustática del nivel Oceánico en unos 50 m determina una incursión marina que invade la Amazonía peruana formando el Sistema Acuático Pebas (Roddaz *et al.*, 2010)

**50 Ma**, el Dominio de los Andes del Centro no muestra elevación significativa; el de los Andes del Norte está a nivel del mar (Antonelli *et al.*, 2009). El Subdominio Altiplano permanecería a nivel del mar hasta unos 25 Ma (Garziona, 2008)

**37-34 Ma**, se produce un ciclo de descenso de la temperatura global, posiblemente resultado de la separación de Suramérica y Antártica; el caliente Paleogeno (68-24 Ma) da paso a un Neogeno que es relativamente frío (Graham, 2011; Jaramillo, 2012)

**37-25 Ma** (aun sin consenso total; tradicionalmente referido entre 5-3 Ma), se establece un Puente terrestre entre Norteamérica y Suramérica (Farris *et al.*, 2011; Montes *et al.*, 2012a, 2012b)

**30-20 Ma**, período de reactivación del levantamiento de los Andes (Thouret *et al.*, 2007; Sempere *et al.*, 2008)

**30 Ma**, se separan las cuencas del Amazonas y Paraná (Lundberg *et al.*, 1998)

**24 Ma** (frontera Oligoceno-Mioceno), cierre del Puente Intercontinental de Behring, Alaska (Antonelli *et al.*, 2009)

**24-11 Ma**, el Sistema Acuático Pebas alcanza su máxima extensión en la Amazonía, formando un Megahumedal de hasta 1.5 millones de Km<sup>2</sup> (Hoorn *et al.*, 2010)

**15 Ma**, elevación Eustática de las aguas Oceánicas favorece el ingreso de organismos acuáticos a territorios continentales (Hamilton *et al.*, 2001)

**15-6 Ma**, notorio enfriamiento incrementa la sequedad global; inicio de un largo ciclo de aridificación en la Costa Central y Sur del Perú; expansión global de Sabanas y formaciones secas (Alpers y Brimhall, 1988; Gregory-Wodzicki, 2000; Hartley y Chong, 2002; Hartley, 2003; Hartley *et al.*, 2005)

**13-11 Ma**, cierre del Portal NorOeste Andino, que abarcó el sector de la actual Deflexión de Huancabamba y permitía el acceso de aguas del Océano Pacífico hacia la Amazonía (Antonelli *et al.*, 2009)

**11-8 Ma**, elevación del Arco de Vaupés cierra el paso del PaleoAmazonas-Orinoco hacia el Caribe; las aguas del Amazonas trasponen el Arco de Purús hacia el Este; se establece el moderno patrón de flujo de sus afluentes en dirección Oeste-Este, con descarga al Atlántico (Espurt *et al.*, 2010; Hoorn *et al.*, 2010; Mora *et al.*, 2010)

**10 Ma**, los Andes peruanos alcanzan altitudes casi actuales, formando una barrera que intercepta la humedad procedente de la Llanura Amazónica; se maximiza la erosión y arrastre de sedimentos hacia suelos de la Amazonía (Gregory-Wodzicki, 2000)

**4 Ma**, se levanta el Arco de Fitzcarrald separando las cuencas del Ucayali y Madre de Dios-Madeira (Espurt *et al.*, 2010; Roddaz *et al.*, 2010)

**2 Ma**, inicio de los Ciclos Glaciares del Pleistoceno, con duración promedio de unos 100,000 años cada uno

**21,000-13,000** años atrás, Último Máximo Glaciar (Rull, 2004; Vonhof y Kaandorp, 2010)

**20,000-15,000** años atrás, arribo del hombre a tierras suramericanas (Lumbreras, 1977)

## ÍNDICE ANALÍTICO

- Abancay, deflexión de, 135, 164, 167, 178
- Abanico hidrográfico del Pastaza, 200, 201
- Acacia*, 64, 94; *A. macracantha*, 101, 102, 106
- Acrecimiento, Acreción, 168
- Adaptativa, selección, 36, 37, 54
- Adenina, 67
- Adiabático, proceso, 191
- ADN (ácido desoxirribonucleico), 31, 37, 38, 62, 66-69; ADN del cloroplasto, ADN mitocondrial, ADN nuclear, 67, 318; bases del ADN, 67; pares de bases, 67
- Aeróbicos, organismos, 232
- Agouti*, 112, 271, 272, 303, 336
- Aguajal, 113, 114, 115, 304; Aguaje, 40, 114, 208, 305
- Aija, río, 149
- Alaska, 226
- Albedo, 230
- Albiense, elevación eustática del, 141
- Albufera, 301, Albuferina, formación, 210
- Alchornea*, 304
- Alelo, 37
- Algarrobo, 101, 102
- Alineamiento de múltiples secuencias, 68
- Alisios, vientos, 156, 191
- Aliso, 110, 244, 247
- Allpahuayo-Mishana, Reserva Nacional de, 112, 122
- Alnus*, *Alnus acuminata*, 110, 244, 247
- Alogamia, 39
- Alopátrica, diversificación: en bosques del flanco oeste, 287, en bosques montanos nublados, y zonas montanas, 296, 324, en la amazonía, 204, 264, 334, en Lomas, 162, en la serranía esteparia, 290; especiación, 42; y ciclos glaciares del pleistoceno, 180, 290
- Altoandina, vegetación, 88, 89, 183, 255, 291
- Alouatta palliata*, 103; *A. seniculus*, 112
- Alstromeriáceas, 176
- Aluvial, suelo, 222; asociado a aguas negras, 224; de origen cratónico, 223; de origen volcánico, 222
- Amazonas, cuenca hidrográfica y río, 130; cuenca hidrográfica en el tiempo, 213-216, 219; separación centro-norte y sur, 198, 216
- Amazonía peruana, conformación del relieve, 192-200
- Ámbar de Tamshiyacu, 211
- Amotapes, cordillera: ver Cordillera
- Anacardiáceas, 92, 94, 102, 107, 249; *Anacardium*, 246, 300; *A. occidentale*, 249
- Anaconda, 271, 300
- Anadenanthera colubrina*, 106
- Anagénesis, 49
- Ancón (Dp. Lima), 161
- Andes, cordillera, 162; conformación del relieve, 162, 282, 293; cronología del levantamiento, 171; dominios geológicos, 164: dominio de los Andes centrales, 167, de los Andes del norte, 168, 172, de los Andes del sur, 169; levantamiento de los Andes centrales y del ramal oeste, 170; de los Andes del norte, 172, 278; sectores con ángulo de subducción casi plano, 166, con ángulo de subducción marcado, 166; sectores con distintas génesis geológicas, 165; subdominio altiplano, 167, 172; efectos de su levantamiento en la génesis de los bosques amazónicos, 302; Andes tropicales como área de agregación de biomas, 243; como generatriz de taxones disyuntos, 294
- Anfipacífico, dominio originario de biota, 241
- Angiospermas, 133, 140, 142, 271; catálogo para el Perú, 27; período de diversificación, 272; número de especies en el Perú, 27; origen, 142, 234; proliferación y diversificación, 142
- Anguila eléctrica, 115, 331-333
- Anhidrita, 160
- Aniba duckeii*, 86

- Anona, Anonáceas, 88, 234, 246, 296, 299, 306, 307
- Añayo caspi, 54
- Apiáceas, 94
- Apocináceas, 87, 94, 106, 114
- Apterokarpos*, 92
- Apurímac, río, 106; Apurímac-Ene, valle, 178, 186, 188, 288, 289
- Aquilegia*, 53
- Araliáceas, 107, 108
- Aramides axillaris*, 103
- Araucaria*, 139, 234, 252; *A. angustifolia*, 90
- Arcos geológicos: de Fitzcarrald, 115, 154, 188, 198, 199, 203, 216, 273, 303, 309; de Iquitos, 193, 302; de Purús, 193, 204, 210, 215; de Vaupés, 192, 195, 217, 305, 328; pericratónico, 193; volcánico Mio-Plioceno, 167
- Ardea*, 115
- Arequipa, Macizo de, 135, 136, 149, 152, 178
- Arica, fosa de, 153
- Armadillo, 275, 336
- Armatocereus rauhii*, 106
- Artrópodo, 46, 212
- Asia (Dp. Lima), 161
- Aspidosperma*, 114; *A. quebracho-blanco*, 94; *A. polyneuron*, 106
- Astenósfera, 148
- Astrocaryum*, 114
- Atacama, ver Desiertos
- Ateles chamek*, 40, 112
- Atmósfera terrestre, formación en el tiempo, 231-233
- Atrapamoscas, 334
- Auxemma*, 92
- Austral-Antártico, dominio de biota, 241, 252
- Autocruzamiento, 39; Autofecundación, 39; Autogamia, 39
- Avicennia germinans*, 103
- Baccharis*, 89
- Bactris gasipaes*, 114
- Baja presión, sistema de, 156
- Bajura del norte peruano, 175
- Bahía (Brasil), 134, 157
- Bálsamo, árbol de, 103
- Balta (Dp. Ucayali), 112
- Barreras biológicas representadas por cursos de agua o sistemas acuáticos, 44, 176, 205, 213, 263-264, 301; por desiertos y formaciones áridas, 42, 44, 157, 178, 284, 308; por relieves montañosos, 42, 44, 295-296
- Basalto, 220, 221
- Batará del Divisor, 115
- Batolito de la cordillera Blanca, 183
- Bauxita, 73
- Bayesiano, análisis, 68, 79
- Bayóvar, depresión de, 150
- Behring, 243, 244, 245
- Belem (Brasil), 219
- Belén, yacimiento fósil: ver fósiles-fosilíferos, yacimientos
- Bertholletia excelsa*, 38, 86, 111, 116
- Bignoniáceas, 91, 94, 102, 104, 106, 107, 112, 234
- Biodiversidad, 21; en escala Geográfica, 21; en escala de los organismos vivientes, 22
- Biología reproductiva, 61
- Bioma: biomas suramericanos del presente, 83, 85-95; del Perú del presente, 96-117; conectividad de biomas suramericanos, 129-130
- Biotemperatura, 98
- Bipolar, patrón de precipitación, 158-159
- Blastocerus dichotomus*, 116
- Boa, *B. constrictor*, 114
- Bombacáceas, 91, 102, 103, 106, 107, 114, 190, 208, 299, 304
- Boragináceas, 92, 94, 106
- Boreotropical: ver Dominios originarios de biota
- Bothrops*, 112
- Bosque: atlántico de Brasil, 86; Chiquitano, 90; de manglar, 102, 150, formación e historia, conformación de la biota, 208, 279-281; de Zárate, 107, 287; húmedo de la llanura amazónica, 85-86; de la llanura del Dp. de Madre de Dios, 115; del Napo, 113; del noreste, con influencia guyanense, 113; de la sierra de Contamana, Contaya, Divisor, 196; inundable de la bajura del río Amazonas, 114; montano nublado, 89, 109, 191, 228, formación e historia, conformación de la biota, 293-296, premontano húmedo del flanco este, 110, conformación de la biota, 297-298; seco ecuatorial, 102; subtropical del Paraná, 90; del flanco oeste de los Andes (subxerófilo, relictual), 107, 285-286; tropical amazónico de la selva baja, 111, su formación 298-307; tropical del Pacífico, 103, 277, su formación, 277-279; tropical estacionalmente seco (BTES), 84, 90, 104, 285, 318,



- conformación de la biota, 287-288;  
influencia de los ciclos glaciares del  
pleistoceno, 309
- Bosque petrificado Piedra Chamana, ver  
Piedra Chamana
- Bosques: formación en el tiempo, 231-  
235; período de máxima expansión,  
226; neotropicales con características  
modernas, 143, 206, 234-235, 278,  
282, 300; primitivos y modernos,  
efecto en la atmósfera, 234; tropicales  
de tierra firme, consolidación de los,  
143
- Brasicáceas, 94
- Brea, cordillera de la, 155
- Breu, río, 272
- Bromeliáceas, 87, 89, 92, 94, 102, 109,  
110, 260
- Brownigia altissima*, 106
- Budlejáceas, *Buddleja incana*, 107
- Buenos aires (Argentina), 218
- Bujama (Dp. Lima), 161
- Burseráceas, 44, 102, 110, 246, 303, 307,  
308; *Bursera graveolens*, 102;  
*Protium*, especialización edáfica y  
diversificación, 308, 319-320
- Caatinga, 90, 91, 92, 104
- Caballo, 274, 326
- Cabo Blanco (Dp. Piura), 149, 156
- Cabo de Hornos, 252
- Cacao, 86
- Cachi, río, 186
- Cachiyacu, yacimiento fósil (Dp. Ucayali),  
272
- Cachiyacuy*, 272
- Cacicus*, 113
- Cactáceas, 91, 92, 101, 102, 106, 260
- Caesalpinia*, 107; *C. spinosa*, 101, 104,  
107
- Caimán, 273, 303
- Calceolaria*, 89, 176, 252
- Caliza de origen marino, 184
- Camaná, río, 150
- Cambio climático global, 46, 226
- Camélidos, 244, 275, extintos, 274
- Campaniense, elevación eustática del,  
141
- Campanuláceas, 176
- Campephilus haematogaster*, 110
- Campos de cima de sierra (Brasil), 90
- Camu-camu, 299
- Canastero (ave), 102
- Canchahuaya, sierra, 196
- Canis dirus*, 274
- Cantuta, *Cantua buxifolia*, 53
- Cañete (Dp. Lima), 143, 150
- Caoba, 108, 111, 306, 319
- Capa de ozono, formación, 233
- Caparidáceas, 91, 101; *Capparis  
angulata*, 101
- Caquetá-Japurá-Solimões, río, 217
- Caracteres filogenéticos, 32; homólogos,  
62
- Carahuasca, 250
- Caraipa*, 114
- Carapa*, 114
- Caraz (Dp. Ancash), 182
- Carbón Mineral, 46, 73, 139, 233
- Carbonífero, 138, 184, 233
- Carhuaz (Dp. Ancash), 182
- Caribe, placa del: ver Placas Tectónicas
- Carica candicans*, 101
- Carnegie, cresta: ver Cresta (geológica)
- Carpintero, Carpinterito (ave), 102, 116;  
Carpintero escarlata, 110
- Cascarilla, árbol, ver Quina, árbol
- Cashapona, 114
- Cashew, Nuez de, 246, 249, 300
- Casiquiare, río, 132, 217
- Casquetes polares, expansión, retracción,  
47, 140, 141, 204, 226, 227, 228, 229,  
230, 282, 298
- Castaña o nuez de Brasil, 38, 86, 110,  
111, 116
- Caucho, 86, 116
- Cavanillesia*, 190
- Cavia*, 271
- Cebus albifrons*, 104
- Cecropiáceas, *Cecropia*, 114
- Cedrela angustifolia*, 107; *C. odorata*, 28,  
111; *C. molinensis*, 108; *C.  
weberbaueri*, 107, 185; Cedro, 28,  
111, 306, 319; de altura, 107
- Ceibo, 102, 299; *Ceiba*, 111, 114; *Ceiba  
insignis*, 106; *C. pentandra*, 260; *C.  
trichistandra*, 102
- Ceja de selva, 109, 120
- Cercomacra manu*, 116
- Ceroxylon*, 110, 296
- Cerrado, formación del, 93, 308, 324;  
Cerradão, 93
- Cerro Azul (Dp. Lima), 161
- Chachacomo, 107, 252
- Chaco, 94
- Chala (Dp. Arequipa), 161
- Chagas, mal de, 335-336
- Chamana, Piedra Chamana, Bosque  
petrificado: ver Piedra Chamana
- Chamaya, río, 106, 175
- Chancay, río, 150

- Chanchamayo, valle del, 77, 117  
 Charapa, 273  
*Chelus*, *Ch. fimbriatus*, 114, 273  
 Chiapas (México), 248  
 Chilca (Dp. Lima), 160  
 Chimborazo, volcán, 153, 223  
 Chiquián (Dp. Ancash), 182  
 Chiroca del aguaje, 115  
 Chloranthaceae, 120  
 Chocó, 87  
 Choloque, 102  
*Chondodendron tomentosum*, 86  
 Chorotega, bloque geológico, 248  
 Chortis, bloque geológico, 248  
 Chotano, río, 106  
*Chrysocyon brachyurus*, 116  
 Cianobacteria, 232  
 Cicadácea, 234  
 Cíclidos, peces, 38, 41-42  
 Ciervo del pantano, 116  
*Cinchona*, 25, 44, 55, 109, 246, 294, 300, 311-312, *Cinchona officinalis*, 25, 294  
 Cis-Andino, 296, 333  
 Citocina, 67  
 Citogenética, 61, 62  
 Citoquinesis, 40  
 Cladística, 64; análisis, 64, 65; clades con coherencia geográfica o ecológica, 288, 314, de especies crípticas, 317  
 Cladogénesis, 49  
*Clarisia biflora*, 103  
 Clasificación e identificación de organismos vivos, 23  
 Clima del pasado, ver Paleoclima  
 Clorantáceas, 109, 120  
 Clusiáceas, 88, 114; *Clusia*, 114  
 CO<sub>2</sub> atmosférico, 46, 141, 226  
 Coatí, 336  
 Cocha, 114  
 Cocha cashu (Dp. Madre de Dios), 124  
 Cocodrilos, 270, 273; Cocodrilo de Tumbes, 103, 104  
 Cocos, placa de, ver Placas Tectónicas  
 Código Internacional de Nomenclatura Biológica, 26  
 Codo de los Andes: ver Oroclina boliviana  
 Coelurosaurio, 270  
 Coevolución, 52-55  
 Colca, valle, 152, 188; Colca-Majes, 188, 189  
 Col de monte, 190  
 Colecciones botánicas, vacíos en el Perú, 119-125; Colecciones élite, 60  
 Compresión Climática Cuaternaria, 254, 256-257, 295  
 Compuestas (=Asteráceas), 87, 89, 94, 107, 108, 109, 173, 176, 252, 262, 290  
 Comunidad Biológica, 22  
 Conaciense, elevación eustática del, 141  
 Conchucos, callejón, 183  
 Cóndor, 104  
 Conectividad de Biomas y formaciones ecológicas, 44, 129, 169, 176, 185, 187, 192, 194, 198, 204, 213, 215, 264, 284, 303, 309, 324, 333  
*Conepatus talarae*, 274  
 Coníferas, 90, 115, 139, 234  
*Conioptilon mcilhennyi*, 116  
 Cono, cerro El, 196  
*Conocarpus erecta*, 103  
 Conococha (Dp. Ancash), 182  
 Conservatismo de Nichos: ver Paradigmas explicativos de la diversidad biológica neotropical  
 Contamana, sierra, 196, 197, 302  
 Contaya, Ojo, 196  
 Contaya, sierra, 196, 197, 302  
 Copal, 44, 86, 110, 303  
*Cordia alliodora*, 54; *C. iguaguana*, 106  
 Cordillera: Blanca, 182, 183; de la Costa, 154-155, 278; de Mérida (Venezuela), 132, 216; de los Amotapes, 136, 161, 176, 278; Negra, 182; Oeste, 155; Real Oriental, 168  
 Corología, 61  
 Coropuna, volcán, 172  
 Corrientes, río, 113, 114  
 Corriente Antártica circumpolar, ver Corrientes (marinas)  
 Corrientes (marinas): Antártica circumpolar, 227; de Humboldt, 93, 156, 228, 281, 282, efecto en ella de los ciclos glaciares del pleistoceno, 283  
 Costa peruana, conformación de su relieve en el tiempo, 149, 160; hiperaridez, 283, sectores, 150-152  
 Cotahuasi, valle, 152, 188; Cotahuasi-Ocoña, valles, 188, su formación, 188  
 Cotinga, 116, 334  
*Coursetia*, 318  
*Coussapoa*, 114  
 Cratones: amazónico, 133, 135, 175, 178; brasileño, 132; guayanense, 132; la Plata, 134; São Francisco, 134;  
 Cresta (geológica): de Carnegie, 153, 164, 175, 223; de Nazca, 154, 160, 161, 178, 179, 198, 303  
*Crocodylus acutus*, 103, 104  
 Cromosoma, 37, 40, 62, 66

- Croton thurifer*, 106  
 Cuarcita, 221  
 Cuarcítico, material parental, ver Material parental  
 Cuello de botella, efecto, 37  
 Cumala, 40, 110  
 Cúmulo, Cúmulo-Nimbo, 156  
 Cunoniáceas, 108, 109, 120  
 Curare, 86  
 Cutervo, Parque Nacional de, 124  
 Cuy, 271  
 Cuzco (Dp. Cuzco), 299  
*Cyathostegia*, 318  
*Cycas*, 78  
*Cymbilaimus santaemariae*, 116  
 Cyprinodontiformes, 218  
 Deflexión de Huancabamba, ver Huancabamba  
 Delaminación (geológica), 172  
 Deleciones (en el ADN), 69  
 Delfín de río, 207, 301, 327-329  
*Delostoma*, 107  
 Delta Amacuro (Venezuela), 217  
*Dendrobates*, 115  
 Dendrocolaptidae, 334  
 Dendrocronología, 76  
*Dendroica petechia*, 103  
 Defensas químicas en las plantas, 315-316  
 Depresión de Ucamara: ver Ucamara  
 Deriva continental, 137, 142, 143, 145, 241; ver también: Placas tectónicas  
 Deriva genética, 37  
 Desiertos: Atacama, costero de Perú-Chile, del Pacífico, 94, 101, 157, flora, perspectivas recientes sobre su origen y desarrollo, 284, hiperaridez, 281, 283, su formación e historia, 281-284, su influencia en la conectividad de formaciones ecológicas, 284; de Namibia, 283; del Sahara, 283; expansión en el mundo, 228  
*Diabolotherium*, 274  
 Dialipetalantáceas (Dialypetalanthaceae), 86  
 Diatomea, 74  
*Dinomys branicki*, 111  
 Dinosaurios, 140, 142, 226, 234; en el Perú, 270-271, 299; era de los, 270  
 Diorita, 221  
 Diploide, 40, 66, 68  
 Diptercarpáceas, 90  
 Dispersión, 36  
 Distribución geográficamente estructurada, 253  
 Disyuntos, taxones, 294, 325  
 Diversidad (biológica), Alfa, 21; Beta, 22; escala Geográfica, 21, escala de los organismos vivos, 22, niveles de análisis, 21; de especies de anfibios, en el Perú, 27; de aves en el Perú, 27; del bosque montano nublado en el Perú, 294; de la flora neotropical en el tiempo, 234-235; de especies de mariposas en el Perú, 27; de especies de reptiles en el Perú, 27; Gamma, 22  
 Diversificación (de Taxones), 41; perspectiva geográfica, 42; perspectiva del desarrollo de linajes, 49  
 Divisor, sierra, 196, 197, 302  
*Dodonaea viscosa*, 173  
 Dolomita, 221  
 Dominio florístico, 241  
 Dominios originarios de biota: 241; anfitropico, 242, austral-antártico, 241, boreotropical, 241, 244, 246, 300, 304, 305, 312, holártico, 241, oeste de gondwana, 241  
 Drake, pasaje, 252  
*Drymophila devillei*, 116  
 Duckeodendráceas, 86  
 Dugongo, *Dugong dugong*, 330  
*Dussia*, 296  
 Ecorregión, 83  
 Edad del hielo, reciente edad del hielo, 282  
 Efecto cuello de botella, 37; Efecto fundador, 42  
*Electrophorus electricus*, 115, 331-333  
 Eleocarpáceas (Elaeocarpaceae), 90  
 Elevaciones oceánicas, ver Eustáticas, elevaciones  
 El Caucho (Dp. Tumbes), 103  
 Eoceno, óptimo climático del: ver Óptimo climático del eoceno  
 Epirogenesis, 148  
 Equidae, 326  
 Equisetos, 233  
 Eras geológicas, cronología, 144  
 Erethizontidae, 272  
 Ericáceas, 89, 109  
*Eriotheca ruizii*, 107  
*Erythrina edulis*, *E. falcata*, 107  
*Escallonia*, *E. resinosa*, 107, 251, 252  
 Esclerófilas, plantas, 88, 92  
 Escudo (geológico): 132, 133; Escudos cratónicos suramericanos, 132; brasileño, 132, 133, 134, 301; guayanense, 132, 134, 301

- Especiación, 41-44, alopátrica, 42, parapátrica, 43-44, simpátrica, 43
- Especialización edáfica, 319; Paradigma de la: ver Paradigmas explicativos de la diversidad neotropical
- Especie, conceptos: biológico o reproductivo, 30, filogenético, 31 filogenético basado en caracteres, 32, morfológico, 30; especies crípticas, 118, 317-318; especies, nombre científico, 23, 25, común, 27, específico, 25, genérico, 25; especie nueva, descripción y catalogación, 26; variación en las características de las especies, 60
- Espécimen Tipo: ver Tipo nomenclatural
- Espeletia*, 50, 88, 89, 109, 262, 292
- Espintana, 299
- Espostoa lanata*, 106
- Estero, 150
- Estoma, 78
- Estratigrafía, 72, 73
- Estromatolitos, 232
- Estuarina, formación, 210; Estuario, 102, 301
- Eudicotiledóneas, 142
- Euforbiáceas, 87, 92, 106, 110, 116, 190, 304
- Eurasia, 145, 227, 241, 245, 300
- Eustáticas, elevaciones y regresiones, 141, 142, 160, 206, 226, 229, 282, 299
- Evaporita, 73
- Evento Mesiniano: ver Mesiniano, evento
- Evolución, 35; tasa de, 318; teoría de la, 35; tiempo evolutivo, 41
- Excentricidad Orbital, 235
- Exina, 75
- Exogamia, 39
- Explosión cámbrica, 233
- Extinción: 45-48; del Pérmico, 45-46, 139
- Fecundación, externa, 39; no aleatoria, 38
- Felinos, 112, 274, 279
- Fenología, 61
- Fenotípica, característica, 36, 41
- Ficus*, 111, 114, 120, 299
- Filo (o Phylum), 25
- Filogenético, 64; árbol, 65-66, 79; Filogenia, 31
- Fitocorio, 83
- Fitzcarrald, arco de, ver Arco geológico
- Flamenco (ave), 103
- Fondo oceánico adyacente al Perú, 153
- Foraminíferos, 74
- Forpus xanthops*, 106
- Fosa de Arica, 153; de Lima, 153
- Fosfato, 221; fósforo, 220, 222
- Fósiles, 72, 76, 77; de mamíferos y reptiles en el Perú, 270; yacimientos fosilíferos: Belén (Dp. Piura), 277, 278, 286; Cerrejón (Colombia), 271; Cachiyacu (Dp. Ucayali), 272; Inuya-Mapuya (Dp. Ucayali), 273; Itaituba (Brasil), 274; Piedra Chamana, bosque petrificado (Dp. Cajamarca), 76, 143, 173, 228, 277, 278, 285; Rancho La Brea (EE.UU.), 274; Roselló, Cueva (Dp. Junín), 274; Santa Rosa (Dp. Ucayali), 272, 303; Talara (Dp. Piura), 274, 277, 279, 286
- Fotosíntesis, 232
- Fraunhofer*, 92
- Frugívoros, 272
- Fundador, efecto: ver Efecto fundador
- Gallineta, 103
- Gallito de las rocas, 110, 111
- Garza, 103, 115
- Gas natural, 233
- Gastrotheca*, diversificación en los Andes, 321-322
- Gato de las pampas, 102
- Gavilán de dorso gris, 102
- Genes, Diversidad de, 23
- Genética, deriva, 37
- Gentianáceas, 89
- Genoma: ver ADN
- Genotípica, característica, 41
- Geográficamente estructurada, distribución: ver Distribución Geográficamente estructurada
- Geología, fuente de conocimiento sobre el pasado, 71
- Gibraltar, estrecho (África-España), 300
- Gimnospermas, 139
- Glaciaciones del Pleistoceno, 162, 229, 235, 254, 279, 312; influencia en la fragmentación de los bosques, 256, en el patrón de vientos en Suramérica, 256; en la precipitación y temperatura en Amazonía y Ande, 256-257; posibles causas, 230; ciclos de Milánkovitch, 235-236
- Gliptodontes, 273, 275
- Gondwana, 138, 241, 243, 270, desagregación de, 140
- Gorrión, 106
- Gramíneas, 87, 88, 89, 91, 92, 93, 94, 104, 330
- Gran evento de oxidación, 232
- Gran intercambio biótico, 246, 250, 306
- Gran Pajonal (Dp. Junín y Pasco), 117

- Gran Tablazo (Dp. Ica), 155  
 Granito, granítico, 221  
 Groenlandia, 145, 226, 244, 245  
 Grosulariáceas, 107, 251  
 Guaba, 307, 315  
 Guacamayo, 115, 116  
*Guadua*, 116  
 Guanaco, 104, 107  
 Guanina, 67  
 Guano de las islas, 283  
 Guaraná, 86  
*Guarea carinata*, 113, *G. kunthiana*, 249  
*Guatteria*, 250  
 Guayabo, 299  
 Guyanas, tierras altas de las, 89; guayanense, ámbito de influencia en la amazonía, 200  
 Guyaquil (Ecuador), 166, 167  
 Gymnotiformes, 331; bioelectrogénesis, biorecepción, diversificación, 331-333  
*Gynkgo biloba*, 78  
*Gynoxys*, 89  
*Hadrosaurichnus*, 271  
*Halisaurus*, 271, 299  
 Halita, 73  
 Haploide, 40, 67-68  
 Heath, pampas del, 116, 309  
*Hedyosmum*, 109  
 Helechos, 110, 138, 233, arbóreos, 110  
*Heliocarpus americanus*, 103  
 Hepáticas, 233  
 Herbivoría, defensas contra, 315  
 Heredabilidad, mecanismos de, 35  
 Heterostilia, 54  
*Hevea brasiliensis*, 86  
 Hidrocarburos, yacimientos, 194  
 Hierro, 220, 221  
 Hiperaridez, 149, 157; su influencia en el proceso de subducción, 146  
 Hipopótamo, 329  
 Holártico, ver Dominios originarios de biota  
 Homología, 61, 62, en contexto molecular, 68, primaria, 64  
 Homoplasia, 64  
 Hormiguero del Divisor, 115; hormiguero (ave), 334  
 Hornos, cabo de, 252  
 Huacrapona, 114  
 Hualaja, 103  
 Huallaga, río, 216  
 Hualtaco, 102  
 Huancabamba, valle, 106; deflexión, 175, 179, 205-206, 279, 305, 312; origen de la deflexión, 175-176; paso de Porculla, 175; rol de la deflexión como barrera biológica, 175, 301  
 Huangana, 112  
 Huanta (Dp. Ayacucho), 184  
 Huanzalá-Huallanca (Dp. Huánuco), 299  
 Huarango, 101, 102  
 Huaranhuay, 104  
 Huaraz (Dp. Ancash), 182  
 Huaripampa (Dp. Ancash), 183  
 Huascarán, flora del Parque Nacional de, 183  
 Huásimo, 103  
 Huaylas, callejón, 182  
 Huaynaputina, volcán, 172  
 Humboldt, corriente: ver Corrientes (marinas)  
*Hura crepitans*, 106  
*Hydrochaeris*, *H. hydrochaeris*, 114, 271  
*Hydrodamalis gigas*, 330  
 Ica, retroceso de la línea costera, 161  
*Icterus chryscephalus*, 115  
 Igapó, 223  
 Illescas, macizo de, 155, 176; península (Dp. Piura), 150, 277, 286  
*Incaespiza laeta*, 106, *I. watkinsi*, 106  
 Incienso, 44  
 Incursiones marinas hacia Suramérica, 204; su influencia como barreras biológicas, 264  
*Inga*, 28, 262, 298, 307; defensas contra la herbivoría, 315-316  
*Inia*, diversificación, 327-329, *I. geoffrensis*, 327, boliviensis, *humboldtiana*, 328  
 Inserciones (en el ADN), 69  
 International Plant Names Index (IPNI), 26  
 Intimpa, 139  
 Inuya-Mapuya, yacimiento fosilífero (Dp. Ucayali), 273  
 Iparía, bosque Nacional de, 124  
 Ipecacuana, 86  
 Iquitos, arco de, ver Arco geológico; Iquitos (Dp. Loreto), 122, 124, 277  
*Iriartea deltoidea*, 114  
 Islas, Teoría biogeográfica de las, ver Teoría de las Islas  
 Isostasia, 148  
 Isótopos, 73, 174  
 Istmo de Panamá, 246, 248, 250, 254, 306, 326  
 Itaituba, yacimiento fosilífero: ver fósil-yacimiento fosilífero  
 Izcuchaca (Dp. Huancavelica), 184  
 Jacaranda, 102, *Jacaranda mimosifolia*, 102

- Jaguar, 104, 112  
 Jauja (Dp. Junín), 184  
 Jelí, 103  
 Jenaro Herrera (Dp. Loreto), 124, 200  
 Jergón, 112  
*Juglans*, *Juglans neotropica*, 111, 244  
 Junín, lago de, 184  
 K / T, frontera, 46, 47, 234  
*Lachesis*, 296; diversificación en centro y Suramérica, 323-324, *L. muta*, 112  
 Lagarto, 112, 114, 271, lagarto negro, 113  
 Lago de Nicaragua, 248  
*Lagothrix*, 110, 112  
*Laguncularia racemosa*, 103  
*Lama guanicoe*, 104, 107  
 Las Piedras, río, 125  
 Lauráceas, 28, 40, 89, 90, 108, 109, 110, 111, 234, 246, 299, 306  
 Laurasia, 138, 241; desagregación de, 140  
 Laurel, 54  
 Laurentia, 136  
 Lecitidáceas, 110, 111  
 Leguminosas, 28, 64, 87, 88, 91, 92, 93, 106, 107, 110, 111, 212, 234, 262, 284, 289, 296, 298, 306, 307, 313, especies crípticas de, 317-318, origen e historia de las, 314  
*Leopardus pajeros*, 102, *L. pardalis*, 104, 112  
 Lepidópteros, 53, 55  
*Leptasthenura yanacensis*, 108, *L. xenothorax*, 108  
*Leucippus taczanowskii*, 106  
*Leucopternis occidentalis*, 102  
 Licopodios, 138, 233  
 Lima, fosa de, 153  
 Línea de nieve, 255, 256-257  
 Linneo, Carl von, 23, 26  
*Lipotes*, 327  
 Lisocarpáceas (Lissocarpaceae), 86  
 Litósfera, 148  
 Llanos de Moxos, 92; venezolanos, 93  
 Llaucano, río, 106  
 Loasáceas, 176  
 Lobitos (Dp. Piura), 161  
 Lobo de Crin, 116; lobo de la edad del hielo, 274  
 Lobos de adentro y Lobos de afuera, islas, 176  
 Lomas, 156, 157, 158; formación de, 94, 101, 281, 284; línea de neblina en el Pleistoceno, 162  
 Los Amigos, río, 125  
*Loxopterygium huasango*, 102  
*Lupinus*, 49, 89, 255, 262, 292, diversificación de, 313  
 Lupuna, 111, 260, 304, colorada, 190  
*Lutra longicaudis*, 103  
*Lycalopex sechurae*, 274  
 Ma (Millones de años atrás), 18  
*Machaerium*, 64  
 Machetero, 111  
 Machimango, 110  
 Macroevolución, 33-34  
 Madre de Dios, Madre de Dios--Madeira, río, 116, 188, 198, 216, 222, 303  
 Magdalena, Distrito (Lima), 160  
 Magdalena, río (Colombia), 214  
 Magnesio, 220, 221  
 Magnoliáceas, 90; *Magnolia*, 246  
 Majás, 112  
 Majes, valle, 152  
 Malesherbiáceas, 94  
 Malpigíáceas, 250, 306  
 Mamíferos, 270, 272; era de los, 271  
 Mamut, 274  
 Manatí, 113, 301, 329-330  
 Manaus (Brasil), 193, 216  
 Mandioca, 86  
*Manihot esculenta*, 86  
 Mangle, manglar, 103, 150, 208, 280, 301; bosque de, 102, 150; de San Pedro, 102, 150; de Tumbes, 150; formación en el tiempo, 279-280  
 Manseriche, Pongo, 182  
 Mantaro, río y valle, 106, valle, 178, 184; formación del valle en el tiempo: 184-186, del sector al norte de Huancayo, 184, del sector al sur de Huancayo, 185; sistema lacustrino en el Plioceno, 185  
 Mantarraya, 207, 301  
 Manu, Parque Nacional, 124  
 Mapa de ecorregiones del Perú, 97, 99, 100, 105; ecológico del Perú, 98, 99; de pisos bioclimáticos y cultivos del Perú, 97, 99; de la vegetación de los Andes peruanos, 97, 99; forestal del Perú, 98, 99; de regiones ecológicas del Perú, 99, 100; de sistemas ecológicos de la cuenca amazónica, 99, 100  
 Maquisapa, 40, 112  
 Maracaibo, Lago (Venezuela), 205, 217, 219  
 Maraón, ámbito hidrocarburífero, 194; río y cuenca hidrográfica, 106, 180, 181, 182, 200, 216, 288, 289

- Mar frío de la corriente peruana, ecorregión del, 117
- Mar tropical, ecorregión del, 117
- Mar de Pebas: ver Sistema acuático Pebas
- Mar de Tethys: ver Tethys, Mar
- Marsupiales, 272
- Mashonaste, 103
- Mastodonte, 275
- Mastuerzo, 53
- Mata atlántica, 86, 87
- Matapalo, 120
- Material parental (suelos), 220-221, de origen calcáreo, 221, cuarcítico, 221, silíceo, 221; volcánico, 220-221
- Mauritia*, *M. flexuosa*, 40, 113, 114, 208, 304, 305
- Maya, bloque geológico, 248
- Mazama americana*, 104, 112, *M. rufina*, 109
- Megadomos (geológicos), 216-217
- Megaextinción, 226
- Megafauna, 270, desaparición de, 274, 275
- Megahumedal, 208, 209, 304
- Megatherium*, 273, 274
- Meiosis, 37, 40
- Melanopareia maranonica*, 106
- Melanosuchus niger*, 113, 114
- Melastomatáceas, 87, 89, 93, 108, 246, 299, 306
- Meliáceas, 108, 114, 246, 249, 306
- Menispermáceas, 112, 234
- Meseta del altiplano Perú-Bolivia, 189; formación, 190
- Mesiniano, Evento, 228, 283
- Metano, 232
- Miconia, 89
- Microevolución, 33,34
- Micrurus lemniscatus*, 112
- Milánkovitch, M., 235; ciclos Climáticos de Milánkovitch, 235
- Mimosa*, 289, 317
- Miristicáceas, 40, 110, 111
- Mirtáceas, 87, 88, 90, 93, 107, 108, 299
- Misti, volcán, 172
- Mitosis, 40
- Mito (árbol), 101
- Moa, sierra, 196
- Modernización de la Biota, período de, 272, 303
- Moena, 28, 40, 299
- Molle, 102
- Monodelphis brevicaudata*, 336
- Monos, 336; araña, 112, choro, 110, 112, choro de cola amarilla, 110, coto, 103, 112, machín blanco, 104, pichico, 111, 112, platirrino, 271, 273
- Monofilético, 31-33, 65
- Monográfica, revisión, 62
- Montevideo (Uruguay), 218
- Moráceas, 88, 103, 110, 111, 113, 114, 120, 246, 279, 299, 306
- Morfo Floral, 54
- Morona, río, 114
- Morro Solar (Dp. Lima), 160
- Mosasáurido, 299
- Motagua, falla geológica, 248
- MultiGen, familia, 68
- Musgos, 233
- Mutación, 38, tasa de, 78
- Mutuy, 54, 104
- Myrcianthes*, 107, *M. quinqueloba*, 107
- Myrmecophaga tridactyla*, 113
- Myroxylon peruiferum*, 103
- Naca-naca, 112
- Nannoplankton, 74
- Napa freática, 216
- Napo, río y cuenca hidrográfica, 113, 124, 125, 223, 334
- Naucleopsis krukovii*, 113
- Nazca (Dp. Ica), 153, 166, 167, cresta de: ver Cresta (geológica); placa de: ver Placas Tectónicas
- Nectario, 53
- Negritos (Dp. Piura), 161
- Negro, río (Brasil), 130, 217, 222, 223
- Neoglaziovia*, 92
- Niño, fenómeno del, 101
- Noctuidae, 55
- Nodo, 65-66, 79
- Nolana*, Nolanáceas, 94, 284
- Nothorhacopterus*, 233
- Neutral, teoría, ver teoría neutral
- Nucleótido, 67
- Nuevas especies, descripción y catalogación de, 26
- Nuez de Brasil, ver castaña
- Nutria del noroeste, 103
- Nypa*, 280
- Oblicuidad orbital, 235
- Océano, elevación del nivel, ver Eustáticas, elevaciones
- Ochroma pyramidale*, 103
- Ocoña, valle, 152
- Odocoileus virginianus*, 104, 107
- Oenocarpus bataua*, 114
- Oeste de Gondwana, ver dominios originarios de biota

- Ojé, 111, 120, 306  
*Onnohippidium*, 274  
 Ontogénesis, 29, 61  
 Óptimo Climático del Eoceno, 143, 227, 235, 242, 245, 261, 278, 282, 289, 300, 306  
*Oreomanes fraseri*, 108  
*Oreonax (=Lagothrix) flavicauda*, 110  
*Oreopanax, O. oroyanus*, 107  
*Orestias*, 218, 291  
 Ornitosaurio, 299  
 Orinoco, río y cuenca hidrográfica, 93, 132, 214, en el tiempo, 216-217, 219  
 Orquídeas, 87, 89, 109, 110  
*Oroclina boliviana*, 167, 168, 191  
 Orogenia andina, cronosecuencia: ver Andes, cronología del levantamiento; paradigma de: ver Paradigmas explicativos de la diversidad neotropical  
 Oso de anteojos, 110, hormiguero, 113  
 Otorongo, 112, 274  
 Oxapampa (Dp. Pasco), 124  
 Oxígeno atmosférico, formación, 232-233  
 Paca (roedor), 272  
 Pacal (bambú nativo), 116  
 Pacae, 307, 315  
 Pacarana, 111  
 Pacaya-Samiria, Reserva Nacional, 200, 223  
 Pacífico sur, movimiento circulatorio de aguas, 156  
 Paita, macizo, 155  
 Pakaraimoideae, subfamilia, 90  
 PaleoAmazonas, 193, 214-218; Paleoamazonas-Orinoco, 214  
 Paleo-Chillón, 160  
 Paleobiology database, 72  
 Paleoclima, 225-231  
*Paleolama*, 274  
 Paleomagnetismo, 72  
 Paleo-Rímac, 160  
*Paleosuchus*, 273, *P. palpebrosus*, 112, *P. trigonatus*, 112  
 Palinología, 62, 75  
 Pallapacta-Pastaza (Ecuador), 257  
 Palmáceas, Palmeras, 88, 208, 243, 280, 296, 299  
 Palo balsa, 103  
 Palo rosa, 86  
 Palo santo, 102  
 Palto, 299, 306  
 Palustre, formación, 210  
 Pampas de Hospital (Dp. Tumbes), 103  
 Panamá, istmo, ver Istmo  
 Pangea, 133, 139, 241  
 Pantalasa, 139  
 Pantanal, región, 92  
 Pantepui, 89-90  
*Panthera onca*, 104, 112, 274  
 Papa, patata, 54, 173, 290  
 Paracas, península, 139  
 Paradigmas explicativos de la diversidad neotropical, 213, 237: de la especialización edáfica, 266; de la influencia de sistemas acuáticos continentales en la amazonía, 263-265; del intercambio transoceánico, 260; de los bosques tropicales como entornos estables, 240; del conservatismo de nichos, 261-262, 292; de la orogenia andina, 262; tectónico, 241-254, controversias, 253; teoría de los refugios del pleistoceno, 231, 254-259, 275, 295, sus controversias, 257-258  
 Páramo, 88, 109, 183, 291  
 Paraná, río y cuenca hidrográfica, 188, 214; cuenca hidrográfica en el tiempo, 217-219; mar paranaense, 329  
 Parapátrico, 43, 290, 295  
*Parkinsonia praecox*, 106  
 Parsimonia, criterio de, 65  
 Paruro (Dp. Cuzco), 270  
 Pastaza, río y abanico hidrográfico del río, 114, 200, 203, 223, 302  
 Paso de Porculla: ver deflexión de Huancabamba  
 Pastizal altoandino y de tierras altas, 88; subtropical de tierras altas, 90  
 Paucar, 113  
*Paullinia cupania*, 86  
 Pati (árbol), 107  
 Pato, cañón del, 183  
 PCR: ver Reacción en Cadena de la Polimerasa  
 Pebas, ver Sistema acuático Pebas  
*Pecari*, 301; *Pecari tajacu*, 104, 112  
*Pentacalia*, 89  
 Perezoso, 273, perezoso gigante, 275  
 Pericratónico, arco: ver Arcos geológicos  
 Peridascáceas, 86  
 Perisodáctilos, 326  
 Pérmico, extinción del: ver Extinción  
 Perro conchero, 103  
 Petróleo, 233  
*Phoenicopteris chilensis*, 103  
 Phyllum, 25  
*Phytelephas*, 86, 307  
 Picaflor, 50, 106, 233, 296



- Picumnus sclater*, 102, *P. subtilis*, 116  
 Piedra chamana, bosque petrificado, 76, 143, 173-174, 228, 277, 278, 285  
 Pijuayo, 114  
 Piperáceas, 234  
 Piroclástico, flujo, 186  
 Piroxeno, 221  
 Pisonay, 107  
 Placas Tectónicas, 137-140; del Caribe, 162-164, 168, 246; de Cocos, 162, 246; de Nazca, subducción de la, 146-147, desplazamiento al este, 146; suramericana, 162, 277, desplazam. hacia el oeste, 146; rotación en sentido antihorario, 146; placas tectónicas alcanzan posición cercana a la actual, 142  
 Plant DNA C-value database, 69  
 Plantas con Flores: ver Angiospermas  
 Plantas vasculares, 138  
 Psicrófera, 74  
 Podocarpáceas, 109; *Podocarpus*, 109, 115, 139, 252, 265; *P. glomeratus*, 251, *P. lambertii*, 90  
*Podocnemis unifilis*, 114  
*Poissonia*, 284, 318  
 Polen, 62, 75, 77  
 Poligonantáceas, Polygonanthaceae, 86  
 Polinización, 52, síndromes de, 52  
 Poliploide, Poliploidía, 40  
*Polylepsis*, 89, 251, 252, 255, 262, 292; *P. incana*, 108; *P. racemosa*, 108, 251; *P. weberbaueri*, 108  
*Pontoporia blainvillei*, 328  
 Porculla, paso: ver Huancabamba, deflexión  
 Portal norte, Lago Maracaibo, 205; Portal noroeste andino, ver Huancabamba, deflexión  
 Potasio, 221  
*Pourouma*, 114  
 Presección Orbital, 235  
*Primolius couloni*, 116  
 Proboscis (Lepidópteros), 55  
*Procyon cancrivorus*, 103  
 Productividad primaria, 141, 220  
 Promontorio de Aves, Promontorio Aviano, 248  
*Prosopis*, 101, *P. limensis*, 102  
*Protium*, 319  
*Pseudalopex culpaeus*, 104, 106, 107, *P. sechurae*, 102  
*Psophia crepitans*, 113  
*Psychotria (Cephaelis) ipecacuana*, 86  
*Pteroglossus beauharnaesii*, 116  
 Pucallpa (Dp. Ucayali), 196  
 Puercoespín, 272  
 Puentes intercontinentales, 242-252; de África a Suramérica vía el Atlántico, 243, de Australia a Suramérica, 252, de Behring, 243, 244, 245, 330, de Norteamérica a Suramérica, 246, 250; de Thule, 243-246, 312  
 Puma, 104, 106, 107, 274; *Puma concolor*, 104, 106, 107, 274  
 Puna, 88, 108, conformación de la biota, 291-292, influencia de ciclos glaciares del pleistoceno, 292  
 Purús, arco, ver Arco geológico  
*Purussaurus*, 273, 303  
 Putumayo, río y cuenca hidrográfica, 125, 193; Putumayo-Solimões, cuenca hidrográfica, 193  
*Quercus*, 28  
 Quiescencia geológica, 164, 170  
 Quina, árbol de la, 25, 44, 109, 246, 294, 300, 301, 311  
 Quinilla, 306  
 Quinual, 108, 252, 262, 292  
 Rabdodendráceas, 86  
*Rallus longirostris*, 103  
*Ramphastos*, 111  
 Rana, 257, 296, 321-322; Rana arbórea, 115  
 Rancho la Brea, yacimiento fosilífero (EE.UU.), 274  
 Ranunculáceas, 53  
 Raya (pez), 250  
 Reacción en Cadena de la Polimerasa, 68  
 Recombinación (Genética), 37  
 Refugio, refugio de biota, ver Teoría de los Refugios  
 Región biogeográfica, 83  
 Reinita del mangle, 103  
 Relieve del Perú, procesos influentes, 146  
 Reloj molecular, 78  
*Reuealmia*, 307  
 Revisión monográfica, 62  
 Rhabdodendraceae, 86  
*Rhizophora*, *R. mangle*, 102, 280  
 Ribereñas, formaciones costeras, 101  
 Rímac, valle del, 107; configuración moderna, 160  
 Rinocerontes, Rhinocerotidae, 326  
 Río Abiseo, Parque Nacional de, 124  
 Ríos y medios acuáticos como barreras biológicas, 263-264, 301, 333-334  
 Roble, 28  
 Roca madre, 220  
 Rodinia, 136, 176, 232

- Roedores, 272; caviomorfos, 271, 272  
 Romerillo, 109  
 Ronsoco, 114, 271, 275  
 Rosáceas, 262  
 Roselló, cuevas: ver Fósiles-yacimientos fosilíferos  
 Rubiáceas, 55, 88, 89, 90, 108, 109, 110, 311  
*Rupicola peruvianus*, 110, 111  
 Sachavaca, 325  
 Sabana, 91, 92, 104, 116; de la amazonía sur del Perú, formación, 308-310; de la Guayana venezolana, 92; de los llanos de Colombia y Venezuela, 308; de Roraima-Rupununi, 92; influencia de los ciclos glaciares del pleistoceno, 309; lapso de expansión de las sabanas, 309  
*Saguinus*, 112, *S. bicolor*, 336, *S. fuscicollis*, 111, 336, *S. midas*, 336  
 Sajino, 104, 112  
*Salix humboldtiana*, 102  
 San Bartolomé (Dp. Lima), 107, 287  
 San Lorenzo, isla de, 155  
 San Lucas, cerro, 196  
 San Pedro (Dp. Piura), 102  
 Santa (Dp. Ancash), 183  
 Santa Rosa, yacimiento fosilífero (Dp. Ucayali): ver Fósil-yacimiento fosilífero  
 Santa, valle, 178, 182-183  
 Santiense, elevación eustática del, 141  
 São Francisco, río (Brasil), 217  
*Sapindus saponaria*, 102  
 Sapotáceas, 111, 246, 260, 306  
 Sauce, 102  
 Saurópodos, 270  
*Schinus molle*, 102, 107  
*Schmardaea microphylla*, 108  
*Sciurus*, 110, *S. pyrrhinus*, 115  
 Secsi (Dp. Cajamarca), 173  
 Sedimentarias, rocas, 73;  
     Sedimentología, 73; Sedimentos, depósito hacia la amazonía, 202-203, 302, formación de, 220  
 Selección sexual, 52  
 Selva alta, 109, 120  
 Selva baja, 111  
*Senecio*, 89  
*Senna*, 54, *S. birostris*, 104  
 Serranía esteparia, 104, 285, conformación de la biota, 289-290  
 Shimbillo, 28, 315  
 Shiringa, 116  
 Sicuani (Dp. Puno), 299  
 Sílice, 221  
 Silla de Paita, 176  
 Simpátrica, especiación, 43  
 Simplicáceas, 107  
 Sinapomorfa, 64-65  
 Sinonimia (Taxonómica), 28-29  
 Sirenia, 329-330  
 Sistema Binomial de Nomenclatura, 23-25  
 Sistema acuático Pebas, 193, 196, 215, 280, 304, 328; formación y desarrollo, 204-210, fase de presencia marina, 207, fase fluvio-lacustre, 208, influencia como barrera biológica, 264-265  
 Sistemas acuáticos continentales, influencia en la amazonía, 263  
*Smilodon fatalis*, 274  
 Sociedad Linneana, 24  
*Socratea exorrhiza*, 114  
 Solanáceas, 86, 108, 173, 290; *Solanum*, 54, 55, *S. tuberosum*, 54  
 Solimões, río, 193  
 Sotobosque, 334  
 Species Plantarum, 24  
 Subandinos, arcos geológicos, cuencas, franja, 193, 302  
 Subdominio Altiplánico (Andes), 152, 165, 166, 167, 168, 170, 171, 218, 228, 293  
 Subducción, 146, de la placa de Nazca, 146  
 Subsistencia, 148, 193, 204, 206, 302  
 Suelos, formación de, 220-223  
 Suramérica, desplazamiento al norte, 143; separación de África, 142, 243; separación de Antártica, 227; Suramérica, placa: ver Placas tectónicas  
*Swietenia macrophylla*, 111  
*Symphonia*, *Symphonia globulifera*, 114, 260  
*Symplocos*, 107  
*Synallaxis tithys*, 102  
*Tabebuia chrysantha*, 106  
 Tablazo, 161  
 Tahuampa, 223  
 Tahuayo, cerro, 196  
 Talara (Dp. Piura), yacimiento fosilífero, ver: Fósil-yacimiento fosilífero  
 Tambo, río (Dp. Ucayali), 187  
 Tambopata, Dp. de Madre de Dios, 112, 122, 124  
*Tamnophilus divisorius*, 115  
 Tamshiyacu (Dp. Loreto), 211  
 Tangara, 334  
 Tanino, 223

- Tapir, 112, 244, 300, 325-326, tapir pinchaque, 109, 325, *Tapirus haysii*, 326, *T. pinchaque*, 109, *T. terrestris*, 112, 325-326  
 Tara, 101, 104, 107  
 Tarma (Dp. Junín), 184  
 Tarwi, 49, 255, 313  
 Taxón, 25  
 Taxonomía Alfa, 30  
*Tayassu pecari*, 112  
*Tecoma sambucifolia*, 104  
 Tectónicas, placas, ver Placas tectónicas  
 Teleósteos, peces, 271  
 Temperatura global, elevación de, 140-141; fluctuaciones en el pleistoceno, 265  
 Teoría biogeográfica de las Islas, 50-51, 240, 292; de la Evolución, 35; neutral de biodiversidad y biogeografía, 51; de los Refugios del Pleistoceno: ver Paradigmas explicativos de la diversidad neotropical  
 Tepui, 89, 90, 132  
 Tepuiantáceas, 90  
*Terminalia valverdae*, 103  
 Tethys, mar de, 140, 145, 314  
 Terrane, 135, 176  
*Tetrorchidium*, 190  
 Thamnophilidae, 334  
 Thraupinae, 334  
 Thule, ver Puente de Thule  
 Tigre diente de sable, 274, 275, 279; Tigrillo, 104, 112  
*Tigrisoma*, 115, *T. mexicanum*, 103  
*Tillandsia*, 102  
 Tiempo Geológico, 34  
 Timina, 67  
 Tipo nomenclatural, 25  
*Titanoboa cerrejonensis*, 271, 300  
 Titicaca, lago y meseta, 218; formación de la meseta, 189-190  
 Tola, 290  
 Toxodontes, 272, 273, 275, 303  
 Trans-Andino, 296  
 Transoceánica, dispersión, 253, 254, 300, 306  
*Tremarctos ornatus*, 110  
 Trepatroncos, 334  
*Triatoma infestans*, 336  
*Trichechus inunguis*, 113, 329-330, *T. manatus*, 330  
 Trigo Jirka (Dp. Huánuco), 274  
 Trompetero, 113  
*Tropaeolum*, 53  
*Trypanosoma cruzi*, 335-336  
 Tucán, 111, 115, 116  
*Turdus maranonicus*, 106  
 Turoniense, elevación eustática del, 141  
 Tyranidae, 334  
 Ubinas, volcán, 172  
 Ucamara, depresión de, 114, 148, 179, 200, 201, 203, 302  
 Ucayali, ámbito hidrocarburífero, 194; río y sistema hidrográfico, 130, 182, 194, 196, 197, 200, 216, 303  
 Ulcumano, 109, 139  
 Último Máximo Glaciar, 256, 275  
 Umayo, laguna, 271  
 Ungulado, 272, 273, 301, 303  
 Ungurahui, 114  
 Urubamba, valle y río, 117, 178, 187, 291  
*Usnea*, 102  
 Usquil (Dp. La Libertad), 270  
 Utcubamba, río (Dp. Amazonas), 106  
 Vaca marina de Seller, 330  
 Vacíos de conocimiento: flora de bosques húmedos del Perú, 119-125; diversidad biológica del Perú, 117; de plantas neotropicales, 118  
*Valeriana*, 89  
 Várzea, 208  
 Vaupés, arco de, ver Arco geológico  
 Venado, 104, 112, 275, gris, 107, colorado del páramo, 109  
*Vernonia*, Vernoniae, 290  
 Vicariante, especiación, 42  
 Victoria, lago (África), 41  
 Vicuña, 108, 274  
 Vilquechico (Dp. Puno), 271, 299  
*Vultur gryphus*, 104  
 Wallace, A., 333  
*Weinmannia*, 108, 109, 120, 252  
 Wood (the Inside Wood) database, 78  
 Xenarthra, 273  
 Xerófila, vegetación, 92  
*Xipholena punicea*, 113  
 Yanamono (Dp. Loreto), 112  
 Yarina, 307  
 Yasuni (Ecuador), 307  
 Yavarí, río, 125  
 Yeso, 160  
 Yuca, 86  
 Yucatán (México), 47, 226, 248  
 Yunga, ver Bosque Montano Nublado  
 Yuracmarca (Dp. Ancash), 183  
 Yurúa, río, 272  
*Zanthoxylum lepidopteriphilum*, 108, *Z. rhoifolium*, 103  
 Zapote, 101  
 Zárate, bosque de, 107, 287

Zarigueya, 336

*Zebrilus*, 115

Zingiberáceas, 307

Zonas de vida, 98, número en el Perú, 27

Zona vegetacional, 83

Zona volcánica central (Andes), 154

Zorro, 275, andino, 104, 106, 107, de

Sechura, 102

Zorzal del marañón, 106