

**MEMORIAS  
DEL  
MUSEO DE HISTORIA NATURAL**

**No. 21**

**BIOGEOGRAFIA, ECOLOGIA Y  
CONSERVACION  
DEL BOSQUE MONTANO EN EL PERU**

**Editada por**

**KENNETH R. YOUNG y NIELS VALENCIA**

**LIMA  
UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS  
1992**

MEMORIAS  
DEL  
MUSEO DE HISTORIA NATURAL

No. 21

**BIOGEOGRAFIA, ECOLOGIA Y CONSERVACION  
DEL BOSQUE MONTANO EN EL PERU**

Editada por:

KENNETH R. YOUNG  
Department of Geography, University of Colorado,  
Boulder, CO 80309, U.S.A.

y

NIELS VALENCIA  
Museo de Historia Natural,  
Universidad Nacional Mayor de San Marcos,  
Apartado 14-0434, Lima - 14, Perú

LIMA  
UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS  
30 diciembre 1992

## PREFACIO

Los bosques montanos ocupan un lugar muy importante en la biogeografía del Perú. Mucho del carácter único de la flora y fauna peruana está concentrado en la región andina, tanto en las vertientes orientales como en las occidentales. Si bien las comunidades naturales de la selva baja de la cuenca amazónica son taxonómicamente las más ricas, muchas de sus especies de plantas y animales tienen distribuciones amplias que se extienden a los países vecinos. Por esta razón, se puede decir que las especies de la selva baja peruana son menos características del Perú y que por ocupar áreas grandes, están expuestas a menores amenazas.

Las barreras biogeográficas resultantes de la topografía compleja y de la acción erosiva de los ríos en varios lugares en la cordillera oriental, han favorecido la evolución de endemismos en numerosos grupos de plantas y animales. Muchas especies de los bosques montanos están limitadas a distribuciones angostas, frecuentemente circunscritas aún más, por la pendiente del terreno. Por ejemplo, varias especies de aves están restringidas a rangos altitudinales de apenas 500 metros. En áreas donde la pendiente es muy marcada, la amplitud altitudinal de una especie puede abarcar los territorios de sólo algunas parejas. En estas especies, su distribución se asemeja a una cinta angosta que ondulante recorre quebradas y colinas por cientos o miles de kilómetros a lo largo de la cordillera oriental. Estas distribuciones son esencialmente de una sola dimensión, y son extremadamente vulnerables a fragmentarse debido a las actividades humanas. La situación de la cordillera occidental es aún más precaria, ya que sus bosques son naturalmente fragmentados. La creciente advertencia de los científicos sobre la vulnerabilidad de las especies de la flora y fauna montaña del Perú, fue en parte lo que motivó la realización del simposio de setiembre de 1991 en el Museo de Historia Natural. El presente volumen se basa en los trabajos presentados en dicho simposio.

Los capítulos presentan una síntesis impresionante del conocimiento acumulado mayormente en los últimos treinta años. Mirando en retrospectiva hasta los años 1960, es notable el progreso alcanzado en una generación. Durante este período, el número de científicos investigando activamente la flora y fauna del Perú se ha multiplicado y mucho se ha publicado sobre los bosques montanos. Tanto peruanos como extranjeros han participado en igual medida a incrementar este creciente conocimiento. Una fuerte tendencia a la colaboración internacional es evidente en este volumen. ¿Qué mejor evidencia podría haber, para mostrar los beneficios mutuos de la colaboración científica?

Muchos capítulos proveen ilustraciones de como la ciencia avanza. Al nivel más fundamental está la expansión del conocimiento biogeográfico, incluyendo el registro básico de dónde existen las plantas y animales de la biota peruana. Algunos autores ofrecen una sinopsis de la información existente sobre varios grupos de organismos, incluyendo las aves, mamíferos, peces, arañas y plantas vasculares. De los capítulos se deduce que la disponibilidad de una información biogeográfica perfeccionada, permite un mejor entendimiento del rol de las barreras naturales en el proceso de especiación. Un beneficio auxiliar de la exploración biológica es la

acumulación gradual de colecciones generales, que permite realizar análisis más refinados de los grupos taxonómicamente difíciles, como lo demuestran algunos de los capítulos. Del volumen se vislumbra que una mayor información biogeográfica permitirá también la identificación de centros de endemismos, logrando así establecer prioridades más precisas para la conservación.

Uno de los mayores estímulos para investigar los bosques montanos, ha sido la necesidad de explorar, buscando llenar los vacíos en el mapa biológico del Perú. Las exploraciones recientes de la cordillera oriental y sus ramales, han producido un cúmulo de descubrimientos sorprendentes de especies de aves, antes desconocidas en lugares como la Cordillera del Cóndor, la Cordillera de Colán y los Cerros del Sira. Estos descubrimientos incluyen, en un período de 20 años, casi la mitad de las especies nuevas de aves descritas en todo el mundo, y significativamente, éstas, con pocas excepciones, son especies de los bosques montanos.

Irónicamente, las mismas décadas que han traído tanto avance científico, también han visto una pérdida acelerada de los bosques montanos en el Perú. Incluso fue el mismo factor, el mejor acceso vial, que permitió la exploración biológica de muchos sectores de la cordillera oriental, el que al mismo tiempo abrió paso a miles de colonos que vieron al bosque como una frontera agrícola abierta. Estamos ahora en una competencia entre el descubrimiento y la destrucción. Por eso, no es sorprendente que la conservación de los recursos naturales sea mencionada en casi cada capítulo. Este no hubiera sido el caso hace sólo treinta años atrás. El conocimiento de la situación actual es urgente, si queremos conseguir una valoración completa de la riqueza biológica de los bosques montanos del Perú.

Las necesidades actuales de conservación no son solamente urgentes, sino muy extensas. Los bosques más amenazados son los que están aislados en la cordillera occidental, junto con los bosques de *Polylepis* y *Podocarpus* de las zonas altoandinas. Estos bosques relictos son notables centros de endemismo, con especies que no ocurren en otro sitio del mundo. Ninguno de estos bosques son grandes y colectivamente quedan en existencia unas pocas miles de hectáreas.

En casi igual urgencia de protección están los bosques ubicados al pie de la cordillera oriental, entre los 500 y 1500 metros de altitud, en donde la diversidad biológica es muy alta. La vulnerabilidad de las especies puede ser muy grande, desde que algunas son conocidas en un solo valle. Por ejemplo, el ave *Synallaxis cherrei* era común durante los años 1960, en los bosques del valle del Apurímac, pero en la actualidad su situación es incierta, debido a que esta área desde entonces ha sido completamente deforestada. Las carreteras de penetración han abierto no sólo el valle del Apurímac-Ene, sino también los de Chanchamayo, Perené, Pichis, Palcazú, Pachitea y del Huallaga. Actualmente el valle bajo del Urubamba, que todavía tiene áreas extensas de bosque intacto se encuentra amenazado por el futuro desarrollo de un campo de gas natural. En sólo unos pocos años estas regiones naturales biológicamente muy ricas, pueden transformarse en centros densamente poblados con intenso comercio y gran actividad agrícola. La deforestación ha sido mayor entre los 500 y 1500 metros de altitud, debido a que esta zona es la más adecuada para la agricultura y para la comodidad del ser humano. No obstante, el impacto de estos cambios sobre la distribución de la biota montana y en la posible asociación con extinciones, no han sido profundamente investigados.

Lo único que se puede saber con certeza, es que la alteración del hábitat natural permite que algunas especies amplíen sus distribuciones altitudinales y que otras las reduzcan. Una regla aparentemente sin excepción, es que la perturbación del bosque primario resulta en menos diversidad. Mientras que esta regla está ampliamente establecida, nuestra capacidad actual para predecir cuáles especies serán las más afectadas es rudimentaria.

Aunque este volumen revela claramente lo mucho que se ha podido lograr en los últimos veinte a treinta años, mucho queda por hacer. Se necesita con urgencia más exploraciones, especialmente de las plantas y de los grupos de animales pocos conocidos. Hace falta mayor información básica sobre las distribuciones, tanto altitudinales como latitudinales. Incluso para las aves, que es por lejos el grupo mejor estudiado, quedan muchos vacíos en el conocimiento actual. Para otros grupos, el conocimiento actual es tan fragmentario, que los vacíos son casi todo lo que tenemos.

Se necesita en especial, efectuar investigaciones referidas a la conservación, que incluyan la obtención de información más precisa sobre la ubicación de centros de endemismo y sobre la presencia de formaciones vegetales raras. ¿Cuántas comunidades vegetales desconocidas esperan ser descubiertas? Sin duda, muchos futuros descubrimientos estarán fuera de las áreas naturales protegidas. ¿Cuántas especies de valor económico potencial podrían descubrirse en el transcurso de futuras exploraciones? No lo sabremos, si no usamos todas las técnicas disponibles a nuestro alcance, incluyendo la tecnología de los sensores remotos.

Por eso es importante redoblar nuestros esfuerzos ahora, cuando aún hay tiempo, será demasiado tarde cuando se corte el último árbol. Nuestra meta debe ser un plan global científicamente fundamentado, para la conservación de los bosques montanos del Perú. Resultados como los que se presentan en este volumen proveen los cimientos para dicha planificación.

**JOHN TERBORGH**  
Duke University,  
Center for Tropical Conservation,  
P.O. Box 90381, Durham, NC 27708, U.S.A.

## CONTENIDO

Prefacio	iii
A la memoria de David N. Smith ISIDORO SANCHEZ VEGA	1
Introducción: Los bosques montanos del Perú KENNETH R. YOUNG & NIELS VALENCIA	5
Diversity and floristic composition of andean forests of Perú and adjacent countries: implications for their conservation ALWYN H. GENTRY	11
Observations on the diversity and distribution of the spiders of peruvian montane forests DIANA SILVA	31
Biogeografía de los peces de aguas continentales del Perú, con especial referencia a especies registradas a altitudes superiores a los 1000 m HERNAN ORTEGA	39
A general overview of the montane avifauna of Peru JOHN P. O'NEILL	47
Systematics and biogeographic analyses of four species of <i>Sturnira</i> (Chiroptera: Phyllostomidae),with emphasis on Peruvian forms VICTOR PACHECO & BRUCE D. PATTERSON	57
Evolution and systematics of the akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae) of Peru, with emphasis on the genus <i>Akodon</i> JAMES L. PATTON & MARGARET F. SMITH	83
Distribución altitudinal de roedores Sigmodontinos (Cricetidae) en el Parque Nacional Río Abiseo, San Martín, Perú MARIELLA LEO & MONICA ROMO	105
Biogeography of the montane forests zone of the eastern slopes of Peru KENNETH R. YOUNG	119

**Análisis de la composición florística del bosque montano oriental del Perú**

BLANCA LEON, KENNETH R. YOUNG &amp; LOIS BRAKO 141

**Los bosques nublados secos de la vertiente occidental de los Andes del Perú**

NIELS VALENCIA 155

**Composición florística de los bosques nublados secos de la vertiente occidental de los Andes peruanos**

ASUNCION CANO &amp; NIELS VALENCIA 171

**Biogeografía y ecología de las aves de los bosques montanos del Perú occidental**

IRMA FRANKE 181

**On the origins of the western slope region of endemism: systematics of fig-eating bats, genus *Artibeus***

BRUCE D. PATTERSON, VICTOR PACHECO, &amp; MARY V. ASHLEY 189

**Un análisis biogeográfico de la avifauna de los bosques de Queñoa (*Polylepis*) de los Andes y su relevancia para establecer prioridades de conservación**

JON FJELDSÅ 207

**Estrategias nuevas para la conservación del bosque montano**

ANTONIO BRACK 223

1992



DAVID N. SMITH

**Este volumen ha sido dedicado  
a la memoria de David N. Smith**

## A LA MEMORIA DE DAVID N. SMITH

por

**ISIDORO SANCHEZ VEGA**

*Herbario CPUN, Universidad Nacional de Cajamarca  
Apartado No. 16, Cajamarca, Perú.*

El Dr. David N. Smith falleció el 7 de febrero de 1991, pocos meses antes del simposio que dio lugar a esta publicación, en el que hubiera presentado un trabajo sobre la flora y vegetación de Parque Nacional del Huascarán.

David Smith nació en Portland, Oregon, Estados Unidos, el 10 de noviembre de 1945. En el año 1974 se graduó de Bachiller en Ciencias en la Universidad de Montana. Desde entonces, su formación académica en silvicultura lo predestinó desarrollar sus actividades en el campo.

La labor de David Smith en el Perú comienza en 1973, antes de su graduación como Bachiller. En su condición de miembro del Cuerpo de Paz, organización de su país natal, es autorizado por la División de Forestal y Fauna del Ministerio de Agricultura del Perú, para realizar actividades relacionadas con su formación académica en la Provincia de Huamachuco, departamento de La Libertad. Probablemente aquí se acrecienta su vocación por investigar la vida silvestre. Según sus expresiones, la diversidad de ambientes y la riqueza florística de nuestro territorio alentaron su interés por contribuir al conocimiento de la Flora Peruana; pero además, se relacionó e identificó con los esfuerzos de la comunidad botánica peruana en similares objetivos.

Un intervalo de ocho años (1975-1982), transcurrido en Guatemala y su país de origen, fue necesario para retomar su interés por el Perú. En 1982 vuelve a nuestro país como Investigador Asociado del Proyecto Flora del Perú, que desde 1975 habían revitalizado el Field Museum y el Missouri Botanical Garden. Esta vez fue para permanecer cuatro años, los primeros dos dedicados a explorar el territorio peruano con singular tesón. Durante largos viajes, herborizó muchos especímenes botánicos, principalmente en la Ceja de Selva de los departamentos de Amazonas, Junín, Pasco y San Martín (Tabla 1). Los dos años siguientes los dedicó a colectar muestras en el extenso, hermoso e inhóspito territorio del Parque Nacional del Huascarán. Las colecciones de este último sirvieron para hacer realidad su proyectada tesis y permitirle obtener el grado académico de Doctor en Filosofía (Ph.D.), que obtuvo en la Universidad de Iowa, en 1988, con una disertación sobre "Flora y Vegetación del Parque Nacional del Huascarán, Ancash, Perú, con Estudios Preliminares para un Manual de la Flora".

Muchos de los duplicados de sus importantes colecciones han sido depositados en herbarios nacionales por propia voluntad, constituyendo evidente testimonio de su obra en el Perú. Esta se evidencia también en varias publicaciones sobre la Flora Peruana (Tabla 2), y diversas conferencias en seminarios y congresos dentro del país. Sus recomendaciones para acelerar el estudio de la Flora Peruana, así como sus tesonera labor en el campo, constituyen un aporte que debe impulsarnos a continuar su obra.

Su prolongada permanencia en nuestro país le permitió cultivar muchas amistades entre botánicos y técnicos de los herbarios peruanos. Por esta razón, bien puede afirmarse que a él nos unía una amistad verdaderamente fraterna, cultivada en el ámbito de las actividades botánicas y familiares. Personalmente, siento mucha satisfacción por haber tenido el honor de conocerlo. Después de frecuentes reuniones con su distinguida persona, puedo asegurar que una de sus virtuosas cualidades fue ofrecer su amistad con sencillez e integridad. Al calor de ésta, impartía sin menoscabo los conocimientos adquiridos en largas exploraciones botánicas.

Aquella fina amistad también involucró a los miembros de mi familia, y su presencia entre nosotros era ya familiar. Como un miembro de casa, solía compartir nuestra mesa, a la cual le otorgaba una alegría singular. En una oportunidad, por la tarde, esperábamos en el comedor el agua para tomar el café; ante la demora, se acercó a la cocina, destapó el tacho de agua, miró y dijo: "Olla mirada nunca hiere". Esta frase desató la risa entre nosotros y lo recordamos con frecuencia por su singular sentido del humor.

En el trabajo de colección demostró su vocación por recoger de la naturaleza la mayor y más precisa información ecogeográfica sobre los ejemplares colectados. Buenas y abundantes muestras, así como una meditada información morfológica acerca del material colectado, regocijaban su espíritu. Metódico desde la planificación de la expedición, verificaba con toda minuciosidad el equipo y material necesarios para el trabajo de campo. Era muy entusiasta e impulsivo al enfrentar las dificultades de los caminos y los múltiples inconvenientes para recoger una muestra; de tal manera, sus propósitos exploratorios y de herborización siempre resultaban exitosos.

Para él no había horario durante la colección. Su renovador método de herborizar, aunque muy laborioso, tiene la ventaja de reducir riesgos de deterioro. Por esta razón, en el día se colectaban los especímenes y en las primeras horas de la noche se preparaban el material, embebiéndolo en alcohol al interior de una bolsa de polietileno.

A pesar que David Smith no ejerció en el Perú función académica escolarizada, se comportó como un verdadero maestro y amigo. Esta acción de gran significado y efectos desencadenantes en la formación de científicos dentro del país, se vio facilitada por su excepcional dominio del idioma castellano y por su innata vocación de transmisor de conocimientos. Con apropiada metodología, el Dr. Smith enseñaba durante las colecciones, en el herbario, en sus magistrales conferencias, y aún en la elocuente interlocución con sus amigos. Su comunicación epistolar — que guardo en el archivo del herbario CPUN — y aquella relacionada con sus métodos de enseñar, estuvieron llenas de atractivos e innovadores conocimientos, que reiteraban su afán para investigar la Flora Peruana.

Otra característica de la personalidad de David Smith fue su natural generosidad. Particularmente, el herbario de la Universidad Nacional de Cajamarca, al que represento, expresa su reconocimiento por tan valiosas y trascendentales donaciones, que han permitido perfeccionar las técnicas de trabajo, incrementar la bibliografía y ampliar el área geográfica de los especímenes depositados en nuestra institución. Sus donaciones en favor del herbario CPUN — aproximadamente 2000 especímenes procedentes del Parque Nacional del Huascarán — son consultadas frecuentemente, para comparar los taxa de jalca con los del área vecina de puna. Considero que esta generosidad ha tenido similares magnitudes en otros herbarios del Perú, como el de la Universidad Nacional de Trujillo, donde con frecuencia he observado duplicados de sus colecciones, y el Herbario San Marcos.

En síntesis, la trayectoria de David Smith en el Perú ha sido muy importante. Por ello, este homenaje que valora su obra debe tener también la intención de comprometernos como sus seguidores, guiados por su digno ejemplo y nobles inquietudes.

Al término de su programa de investigación en el Perú, David Smith retorna a su tierra natal, donde ocupa cargos académicos y de investigación en la Universidad de Iowa, y en el Missouri Botanical Garden. Justamente cuando ocupaba el cargo de Curador Asistente en esta última institución, decide regresar a Sudamérica, pero esta vez con destino a Bolivia. Colaborando en dicho país como Investigador Principal del Proyecto Flora Arbórea de la Sierra de Pilón Lajas, departamento del Beni, una fatal enfermedad trunca sus más valiosos anhelos científicos, provocando su lamentable deceso.

David Smith era uno de los indispensables ponentes en este simposio. Por ello, considero muy justo ofrecerle este póstumo homenaje en nuestro país, porque en él ubicamos al amigo y colega en el pináculo de los hombres que vinieron desde tierras muy lejanas y amigas, para ofrecernos con entusiasmo su formación académica y profesional.

Dr. Smith, en nombre de la comunidad científica peruana, tengo la ineludible obligación de expresarle nuestro sincero reconocimiento por sus valiosos aportes científicos, en beneficio del conocimiento de la Flora Nacional, reiterándole el adiós con mucha nostalgia y dolor.

**Tabla 1.** Las colecciones botánicas de David N. Smith, realizadas en el Perú.

<i>Fecha</i>	<i>Departamentos</i>	<i>Numeros de colección</i>
<b>1982</b>		
abril	Ucayali, Huánuco	1158-1341
mayo	Junín, Lima, Pasco	1342-1628
junio	Junín, Pasco	1629-2132
julio	Huánuco, San Martín	2133-2211
agosto	La Libertad	2212-2356
setiembre	Junín, Lima, Pasco	2357-2448
octubre	Junín, Pasco	2449-2659
noviembre	Junín, Pasco	2660-2814
diciembre	Pasco	2815-2971
<b>1983</b>		
enero	Junín, Lima, Pasco	2972-3147
febrero	Ancash, Cajamarca, La Libertad, Pasco	3148-3633
abril	Pasco	3634-3929
mayo	Junín, Pasco	3930-4072
junio	Pasco	4073-4219
julio	Amazonas, Cajamarca, La Libertad	4220-4339
agosto	Amazonas, San Martín	4340-5050
setiembre	Cajamarca, Junín, Pasco	5052-5160
diciembre	Junín, Pasco	5161-5420
<b>1984</b>		
enero	Junín, Lima, Pasco	5480-5958
febrero	Amazonas, Cajamarca, San Martín	5959-6264
marzo	Junín, Lima, Pasco	6265-6623
abril	Junín, Pasco, Ucayali	6624-6942
mayo	Amazonas, Cajamarca, La Libertad, Lima, Pasco	6943-7235
junio	Cajamarca	7236-7566
julio	Ancash, Pasco	7567-8314
setiembre	Pasco	8315-8723
diciembre	Ancash	8724-8916
<b>1985</b>		
enero-marzo	Ancash	8917-10075
marzo	Tumbes	10076-10107
marzo-octubre	Ancash	10108-11715
<b>1986</b>		
marzo-diciembre	Ancash	11716-12751

**Tabla 2.** Publicaciones de David N. Smith.

- 
- SMITH, D. N. & R. VALENCIA. 1986. Auquispúquio — un rincón encantado del Parque Nacional Huascarán. *Muschoc Koyllua* 1(1): 8-9.
- D'ARCY, W. G. & D. N. SMITH. 1987. *Saracha spinosa* — a new combination in Peruvian Solanaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 674-675.
- SMITH, D. N. 1988. *Flora and Vegetation of the Huascarán National Park, Ancash, Peru, with Preliminary Taxonomic Studies for a Manual of the Flora*. Ph.D. dissertation. University of Iowa, Ames.
- MALDONADO DRAGO, D. & D. N. SMITH. 1991. Estudio preliminar de la distribución de la flora en la cuenca colectora media alta de Parón según altitud. *Biota (Lima)* 97: 46-54.
- SMITH, D. N. & R. E. GEREAU. 1991. *Bomarea albimontana* (Alstroemeriaceae), a new species from high Andean Peru. *Candollea* 46: 503-508.
-

## INTRODUCCION: LOS BOSQUES MONTANOS DEL PERU

por

KENNETH R. YOUNG

*Department of Geography, University of Colorado,  
Boulder, CO 80309, U.S.A.*

y

NIELS VALENCIA

*Museo de Historia Natural,  
Universidad Nacional Mayor de San Marcos,  
Apartado 14-0434, Lima-14, Perú*

En la actualidad, los estudios y la conservación de la biota de los bosques tropicales reciben importante atención en el debate científico, público y político. Así mismo, su alta diversidad de especies, y sus llamativos componentes faunísticos y florísticos, hacen que los mayores esfuerzos de investigación y financiación sean dedicados a esta zona. Sin embargo, hay una interpretación simplista del concepto de bosque tropical. Generalmente, éste se entiende como el conjunto de bosques húmedos de áreas bajas, que en el Perú están distribuidos en la denominada "selva baja", dejando de lado a un sinnúmero de otros tipos de vegetación arbórea, existentes en lugares de mayor altitud, que constituyen los bosques tropicales de altura. Estos bosques, que empiezan en las primeras estribaciones de los Andes y llegan a considerables altitudes, son áreas pobamente conocidas, y objeto de escasa atención. Recientemente, se ha encontrado que estas zonas en América del Sur son tan o más diversas que la Amazonía, con mayor número de especies endémicas, y que requieren urgentes medidas para su investigación y protección. Henderson *et al.* (1991) compararon la diversidad de plantas fanerógamas en los Andes del norte con la de la Amazonía, concluyendo que aquellos albergan más especies de plantas, a pesar que su superficie es sólo el 5% del área amazónica. Además, destacan que más del 90% de los Andes nortefinos ya han sido deforestados. Mares (1992) realizó un análisis parecido con los mamíferos sudamericanos, concluyendo que se debe poner mayor énfasis en el estudio y conservación de hábitats no representados en la Amazonía. Por ejemplo, la zona de bosque montano tropical y subtropical, que se extiende en la vertiente oriental de los Andes, desde Venezuela hasta Bolivia, cubre 3.2% de la superficie de América del Sur y contiene 10 órdenes, 31 familias, 128 géneros y 332 especies de mamíferos. Esta superficie equivale sólo al 10% de la extensión amazónica, pero tiene el 76% del número total de especies y el 63% del número de especies endémicas.

Definimos como "bosque montano", a la vegetación boscosa ubicada por encima de los 1000 m de altitud en el Perú. Este incluye a las formaciones que se encuentran en ambas vertientes, así como en las grandes alturas de los Andes, frecuentemente dominadas por especies de *Polylepis*. El límite inferior, aunque un tanto arbitrario, se puede aplicar en general para los bosques montanos del Perú. Se han adoptado consideraciones climáticas para establecer de

este límite en la vertiente Occidental (Valencia, 1992), mientras en la vertiente oriental su determinación es más difícil. Sin embargo, la mayoría de autores considera como límite inferior una altitud cercana a 1000 m (Gentry, 1992; Young, 1992).

Al norte del Trópico de Capricornio, la Cordillera de los Andes atraviesa seis países (Chile, Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela), abarcando áreas diferentes en cada uno. En el Perú se concentra una gran proporción (40%) de esta área andina tropical, lo que origina una enorme diversidad de formas y situaciones topográficas. Es por tal razón que el bosque montano en el Perú es particularmente extenso y topográficamente complejo. Sin embargo, a pesar de su gran área, y de la elevada proporción que estos ambientes representan en el país, los esfuerzos de investigación y el apoyo económico que han recibido son mínimos, siendo en la actualidad uno de los menos conocidos del Perú.

Los Andes peruanos presentan los más extraordinarios gradientes de humedad y precipitación del trópico, desde los desiertos hasta bosques perhúmedos, pasando por un conjunto de otras formaciones boscosas, tales como los bosques secos, los enanos y nublados. También es

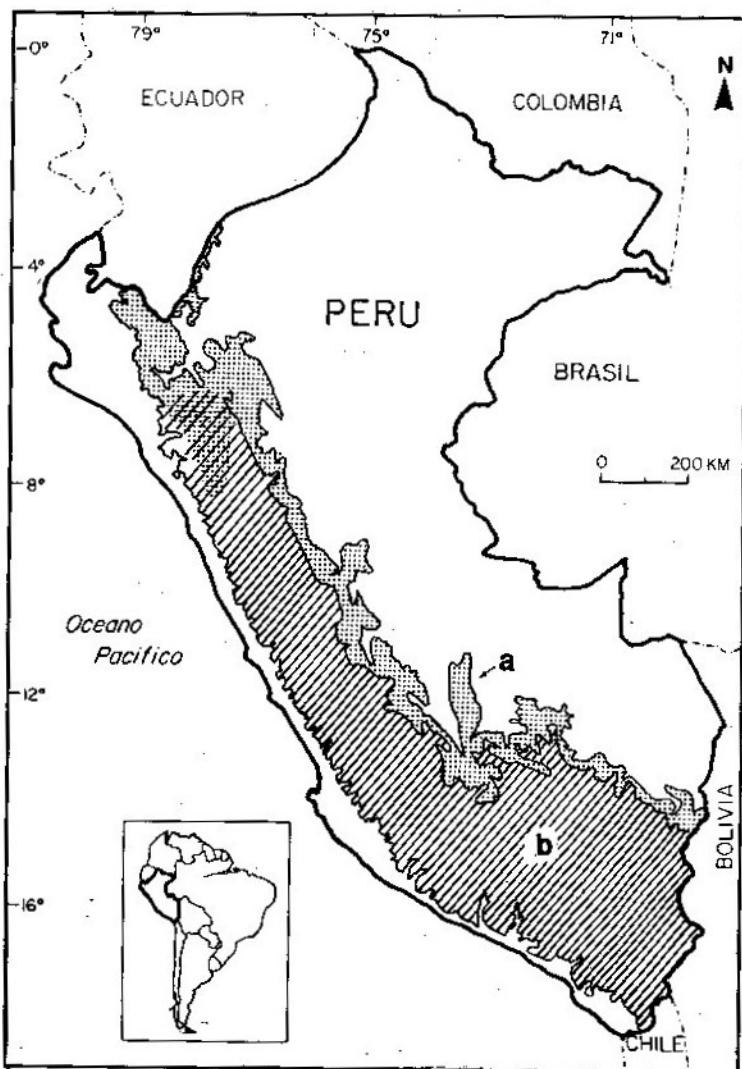


Fig. 1. Formas de distribución de los bosques montanos del Perú.  
a) bosques continuos.  
b) bosques fragmentados.

este límite en la vertiente Occidental (Valencia, 1992), mientras en la vertiente oriental su determinación es más difícil. Sin embargo, la mayoría de autores considera como límite inferior una altitud cercana a 1000 m (Gentry, 1992; Young, 1992).

Al norte del Trópico de Capricornio, la Cordillera de los Andes atraviesa seis países (Chile, Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela), abarcando áreas diferentes en cada uno. En el Perú se concentra una gran proporción (40%) de esta área andina tropical, lo que origina una enorme diversidad de formas y situaciones topográficas. Es por tal razón que el bosque montano en el Perú es particularmente extenso y topográficamente complejo. Sin embargo, a pesar de su gran área, y de la elevada proporción que estos ambientes representan en el país, los esfuerzos de investigación y el apoyo económico que han recibido son mínimos, siendo en la actualidad uno de los menos conocidos del Perú.

Los Andes peruanos presentan los más extraordinarios gradientes de humedad y precipitación del trópico, desde los desiertos hasta bosques perhúmedos, pasando por un conjunto de otras formaciones boscosas, tales como los bosques secos, los enanos y nublados. También es

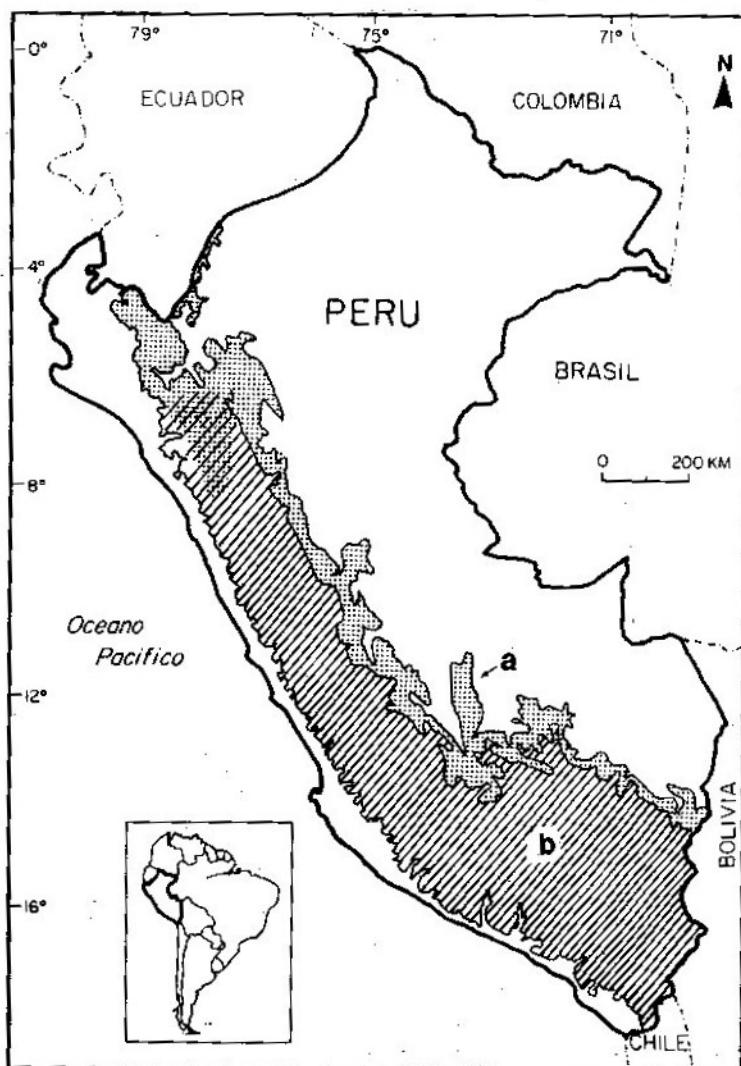


Fig. 1. Formas de distribución de los bosques montanos del Perú.  
a) bosques continuos.  
b) bosques fragmentados.

notable el gran rango altitudinal en que se presentan los bosques montanos. Su límite superior que alcanza los 5000 m (bosques de *Polylepis*), representa la ocurrencia más alta de árboles naturales junto con las coníferas del Himalaya. Además de estas características, la gran variedad topográfica produce un gran número de comunidades y alta diversidad de plantas y animales.

Los bosques montanos del Perú se presentan en dos formas de distribución (Fig. 1): a) los Bosques Continuos, que ocurren a lo largo de la vertiente oriental y la parte norte de la vertiente occidental; y b) los Bosques Fragmentados, que ocupan áreas por encima de la línea de árboles en la ladera oriental, así como en las partes altas y valles interandinos, además de en la vertiente occidental. La distribución de estos bosques está regulada por factores complejos y es característica para cada tipo. (Simpson, 1979; Fjeldså, 1992; Valencia, 1990, 1992).

Otro aspecto de gran importancia y trascendencia para los bosques montanos es el impacto ambiental. Los bosques montanos continuos están bajo una fuerte presión humana, mediante la colonización desordenada que lleva a la deforestación acelerada, así como otros tipos de impactos que ésta produce, tal como la erosión que es particularmente severa, debido a que el suelo es expuesto después de la tala en terrenos de marcada pendiente. Pero, a diferencia de Ecuador y Colombia, todavía en el Perú se encuentran grandes zonas de bosque. Por otro lado, a pesar que los bosques fragmentados, especialmente los altoandinos, han sido influenciados por el hombre desde hace muchos cientos de años, aún es posible encontrar áreas con alta diversidad (Gentry, 1977, 1979; Young, 1990; Valencia, 1990, 1992, Dodson & Gentry, 1991; Fjeldså, 1992).

Con el propósito de presentar el estado actual de los conocimientos sobre la distribución y diversidad de la biota en los bosques montanos del Perú, y discutir cómo esta información debería tomarse en cuenta para los planes y estrategias de conservación, se realizó en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, del 2 al 4 de setiembre de 1991, un simposio sobre Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú (Young & Valencia, 1992). Se intentó ofrecer un panorama de los diversos tipos de estudio que se están realizando, aun cuando no fue posible cubrir todos los aspectos deseados. Se desarrollaron veinticuatro conferencias, doce de ellas por investigadores peruanos, cuyos resúmenes fueron editados por Young & Valencia (1991).

En el presente volumen, presentamos los trabajos en extenso de la mayoría de las conferencias. La mayor parte de los trabajos trata sobre organismos terrestres; sin embargo, se incluye también un estudio sobre los peces que ocurren en los Andes.

Los temas tratados pueden enfocarse desde varias perspectivas:

1) Contrastes y similitudes entre las vertientes de los Andes y la zona interandina (ver los trabajos de O'Neill y Ortega; comparar Franke con Fjeldså, Cano & Valencia con León *et al.*, Valencia con Young).

2) Influencia de la altitud y la latitud en la composición y diversidad (ver los trabajos de Cano & Valencia, Franke, Leo & Romo, León *et al.*, Silva, Young).

3) Patrones y procesos de especiación en relación a distribuciones y barreras geográficas (ver los trabajos de Pacheco & Patterson, Patton & Smith, Patterson *et al.*).

La primera parte del presente volumen está dedicada a trabajos generales, que tratan de sintetizar información a nivel de todo el país, e incluso países aledaños. Gentry describe la composición de bosques montanos desde Colombia hasta Bolivia. Silva, Ortega y O'Neill discuten para el Perú la composición, distribución y diversidad de las arañas, los peces y las aves respectivamente. Pacheco y Patterson estudian la variación morfológica y genética de un grupo de murciélagos, en relación a los rasgos geográficos del Perú. Patton y Smith presentan el estado del conocimiento de un grupo de roedores que habita parte del bosque montano.

El volumen sigue con trabajos referidos a una de las vertientes andinas o a ciertas localidades del Perú. Hay tres sobre la vertiente oriental: Leo & Romo ofrecen un estudio altitudinal de los roedores en un parque nacional, Young revisa los patrones biogeográficos sobresalientes del bosque montano oriental, y León *et al.* analizan la flora del mismo bosque. Cuatro trabajos tratan sobre la vertiente occidental: el de Valencia presenta un resumen de los factores ambientales importantes en el bosque montano occidental, el de Cano y Valencia analiza la flora de este bosque, el de Franke discute las distribuciones y ecología de las aves, y el de Patterson *et al.* informa sobre las relaciones genéticas y evolutivas de un género de murciélagos. Además hay un trabajo sobre la zona de bosque a mayor altitud en el Perú, los bosques de *Polylepis*, en el cual Fjeldså usa distribuciones de aves de la zona para formular estrategias de conservación. Finalmente, Brack ofrece algunas ideas sobre la forma de proteger los bosques montanos.

Los trabajos arriba mencionados, proporcionan numerosos e interesantes resultados y conclusiones, entre los que podemos mencionar algunos de carácter general. Se muestra que numerosas especies montañosas del Perú, especialmente arañas, peces, reptiles y anfibios, además de algunos grupos de plantas, aves y mamíferos tienen rangos de distribución altitudinal o latitudinal restringidos, debido a razones ecológicas, históricas o evolutivas. El resultado es una heterogeneidad marcada entre las dos vertientes y la zona interandina, e incluso dentro de cada región o subregión. También resalta la necesidad de adquirir mayor información básica sobre la distribución y ecología de las especies de los bosques montanos, para señalar acertadamente los lugares y especies que deben ser conservados con particular interés. La alta diversidad de plantas y animales en áreas pequeñas, más la presencia de muchas especies únicas, sugieren que estos estudios deben ser priorizados. Es necesario entonces, desarrollar una estrategia nacional, que esté vinculada a las necesidades locales de protección de cuencas, y a la extracción limitada de recursos naturales. En lo posible, las reservas y los parques nacionales no deben quedar como fragmentos aislados dentro de áreas modificadas por el hombre.

La realización del simposio y la publicación de este volumen no hubieran sido posibles sin el apoyo económico de la John D. & Catherine T. MacArthur Foundation, a la que expresamos nuestro agradecimiento. Apreciamos los esfuerzos de los conferencistas y los participantes del simposio. Además, quedamos reconocidos por la ayuda recibida de Pedro Aguilar, Lucila Bocángel de León, Efraín León y de los integrantes del Museo de Historia Natural: Joaquina Albán, César Arana, Edgar Arribasplata, Gabriel Ballón, Eusebio Díaz, Nanci Huapaya, María Isabel la Torre, Jacoba Nahuís, Olga Riofrío, Luis Rodríguez, Letty Salinas, María del Carmen Samamé, Oscar Tovar, Anselmo Turpo. Por revisar los manuscritos, agradecemos a César Arana, Rosa Arana, Asunción Cano, Irma Franke, Gerardo Lamas, Blanca León, Víctor Pacheco, Rina Ramírez, Carlos Reynel y Diana Silva.

## LITERATURA CITADA

- DODSON, C. & A. H. GENTRY. 1991. Biological extinction in western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78: 273-295.
- FJELDSÅ, J. 1992. Un análisis biogeográfico de la avifauna de los bosques de queñoa (*Polylepis*) de los Andes y su relevancia para establecer prioridades de conservación. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (Lima) 21:207-221.

- GENTRY, A. H. 1977. *Endangered plant species and habitats of Ecuador and Amazonian Peru*, pp. 136-149. In: Prance, G. & T. Elias (Eds.), *Extinction is Forever*. New York Botanical Garden, New York.
- GENTRY, A. H. 1979. *Extinction and conservation of plant species in tropical America: a phytogeographical perspective*, pp. 110-125. In: Hedberg, I. (Ed.), *Systematic Botany, Plant Utilization and Biosphere Conservation*. Almqvist and Wiksell International, Stockholm.
- GENTRY, A. H. 1992. Diversity and floristic composition of Andean forests of Peru and adjacent countries: implications for their conservation. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (Lima) 21:11-29.
- HENDERSON, A., S. P. CHURCHILL & J. L. LUTEYN. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature* 351: 21-22.
- MARES, M. A. 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. *Science* 255: 976-979.
- SIMPSON, B. 1979. A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). *Smithsonian Contributions in Botany* 43: 1-62.
- VALENCIA, N. 1990. *Ecology of the forests on the western slopes of the Peruvian Andes*. Ph.D. Thesis, University of Aberdeen, Aberdeen.
- VALENCIA, N. 1992. Los bosques nublados secos de la vertiente occidental de los Andes del Perú. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (Lima) 21:155-170.
- YOUNG, K. R. 1990. *Biogeography and ecology of a timberline forest in north-central Peru*. Ph.D. dissertation, University of Colorado, Boulder.
- YOUNG, K. R. 1992. Biogeography of the montane forest zone of the eastern slopes of Peru. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (Lima) 21:119-140.
- YOUNG, K. R. & N. VALENCIA. 1991. Resúmenes del simposio: biogeografía, ecología y conservación del bosque montano en el Perú. *Boletín del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (N.S.) 3: 1-19.
- YOUNG, K. R. & N. VALENCIA. 1992. Peru's montane forests: a symposium. *Global Ecology & Biogeography Newsletter*, en prensa.

# DIVERSITY AND FLORISTIC COMPOSITION OF ANDEAN FORESTS OF PERU AND ADJACENT COUNTRIES: IMPLICATIONS FOR THEIR CONSERVATION

by

**ALWYN H. GENTRY**

*Missouri Botanical Garden*

*P. O. Box 299, St. Louis, MO 63166, U.S.A.*

## ABSTRACT

The Andean forests of Peru, as of other countries, are poorly explored biologically, are rapidly being destroyed, and are thus of utmost conservational importance.

Some clear indications of ecological trends relevant to conservation are beginning to emerge. For example, at the community level we know that there is a decrease in the diversity of woody plants from 1500 m to tree line, but no loss in diversity up to 1500 m. In general, plant species diversity in the tropical Andes is greater than at similar elevations in Central America or southern South America. Floristically, Lauraceae take over from Leguminosae as the most diverse plant family in middle elevation Andean forests, while near tree line Compositae, especially represented by climbers, become the most prevalent woody family.

While inadequate resources are available, both human and financial, to know exactly what plants occur in the Andes, much less where, in general terms we know that the Andean region is of exceptional importance as a repository for a disproportionate part of the world's biodiversity. Many groups, like orchids and Ericaceae, are strongly concentrated in the Andes. At a global level, it seems likely that the disproportionate species richness of tropical America as compared to tropical Africa or Australasia is probably due largely to the geographic accident of the Andes. This accentuated diversity may be due to "explosive speciation" resulting in much greater local endemism in Andean forests than in other parts of the world. The conservational implications are significant. If a single forest ridge can have up to 100 locally endemic species as has been documented in adjacent Ecuador, every unexplored outlier ridge in Peru that is deforested may result in loss of dozens of unknown plant species, a rate of extinction scarcely equalled elsewhere in the world, and one which current knowledge and conservation strategies are utterly incapable of documenting, much less reversing.

## RESUMEN

Los bosques andinos del Perú, al igual que otros bosques similares en otros países, han sido pobremente explorados biológicamente; pero están siendo rápidamente destruidos. Por tales razones estos bosques tienen la máxima prioridad para la conservación.

En la actualidad hay algunos datos relevantes para los conservacionistas. Así por ejemplo, a nivel de la comunidad hay un decrecimiento de la diversidad de plantas leñosas desde 1500 m hasta el límite superior del bosque, pero no hay un decrecimiento similar en diversidad desde selva baja hasta 1500 m. En general, la diversidad florística en los Andes tropicales es mayor a la presente en América Central o en el sur de América del Sur, en altitudes similares. Lauraceae reemplaza a Leguminosae como la familia botánica más diversa en los bosques andinos de altitudes medianas, mientras que en la zona alta Compositae, notoriamente representada por trepadoras, es la familia leñosa más prevalente.

Aunque falta información precisa y recursos humanos y económicos, se sabe que la región andina es muy importante por contener una gran parte de la biodiversidad mundial. Muchos grupos de plantas, como las orquídeas y Ericaceae, están concentrados en los Andes. A nivel global parece que la alta diversidad de América tropical, comparada con la de África tropical o Australasia, se debe a la presencia de los Andes. Esta diversidad podría deberse a una "especiación explosiva" resultando en más endemismo local en los bosques nublados de los Andes que en otras partes del mundo. Las implicaciones para conservación son importantes. Si un sólo bosque puede tener hasta 100 especies endémicas, como ha sido documentado en el Ecuador, quiere decir entonces que cada bosque talado en el Perú, podría representar la pérdida de docenas de especies de plantas desconocidas. Esto implicaría una tasa de extinción sin igual en el mundo. Los conocimientos y estrategias actuales son incapaces de documentar, mucho menos revertir esta pérdida.

## INTRODUCTION

Andean forests are among the most poorly known and most threatened of all tropical forest vegetations. In Colombia, for example, various estimates suggest that less than 10% (Henderson *et al.*, 1991) of the Andean forests remain intact, perhaps even less than 5% (Hernandez, 1990) for high altitude upper montane forest. In Ecuador almost nothing is left of the natural forests of the central valley and only 4% of the forests on the western Andean slope (Dodson & Gentry, 1991). We have less precise data on Peruvian Andean forests but the situation is also acute.

For a variety of reasons related to their complex topography and a biogeographic history featuring continual altitudinal migration of vegetation zones in response to changing climate, these ecosystems today present a kaleidoscopic array of distinctive biological communities, typically characterized by unusually high complements of endemic species. Partly because of their inaccessibility due to steep terrain, partly because of their inhospitably cold, wet, climate, partly because of the world's focus on the plight of tropical rain lowland forests, and partly

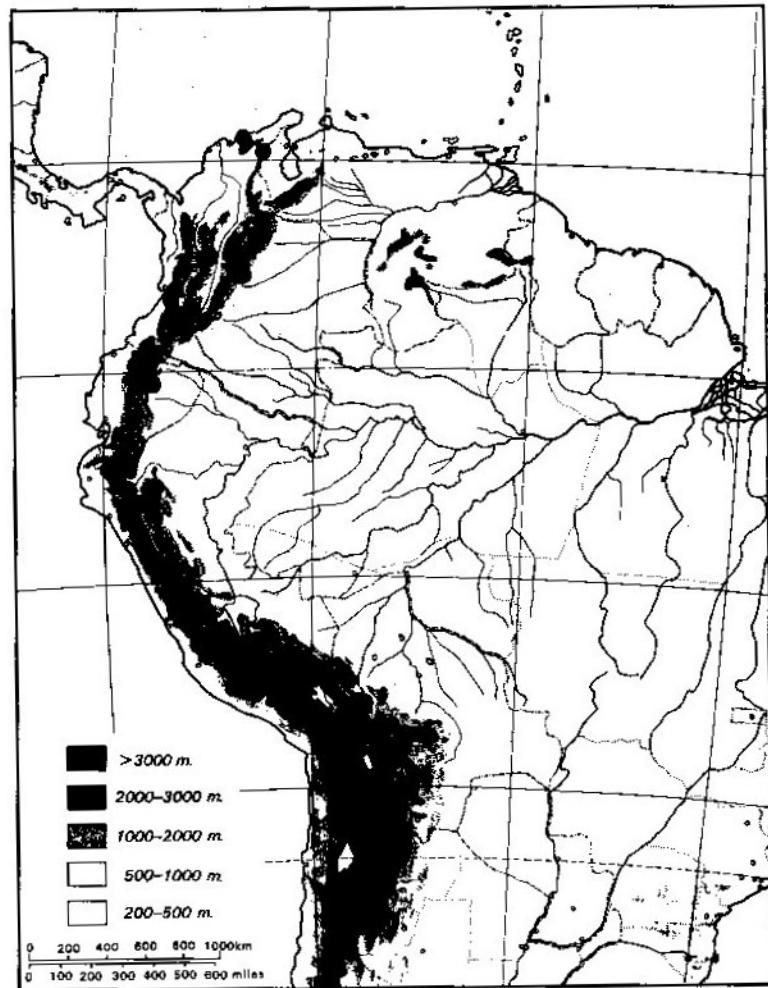


Fig. 1. Location of Andean sample sites.

because so many of their species are poorly known taxonomically, they have received surprisingly little scientific attention until quite recently. While there is a rich and growing literature on northern Andean forests, relatively little has been published on the floristics of the Peruvian Andes since Weberbauer's (1911, 1936) monumental study. It is not the purpose of this paper to review the Andean vegetation literature (for summaries see Cleef *et al.*, 1984; Gentry, 1989b; Frahm & Gradstein, 1991; Rangel, 1991), but to report the results of a specific set of data and some of the conclusions about Andean floristic patterns that emerge from these data.

This review of the floristics of Andean forests is mostly based on samples of plants >2.5 cm diameter in 0.1 ha samples (Gentry, 1982a). It includes some data sets used in a previous summary (Gentry, 1988) as well as many additional ones (Table 1). Of the 26 Andean samples from between 1150 and 3050 m elevation (Fig. 1) only eight are from Peru, but several more are from sites very close to the Peruvian border in Bolivia, and the Peruvian sites (Table 2) fit the general patterns adduced from the entire data set (Tables 3, 4). In addition to the Peruvian sites, data are available from 12 Colombian Andean forests (four from the Cordillera Occidental, three from the Cordillera Central, three from the Cordillera Oriental, and one each from the Serranía de Perija and Sierra Nevada de Santa Marta), and three Ecuadorian and three Bolivian forests. As indicated in Table 3, a few of the samples are of less than 0.1 ha, especially at higher altitudes where the species-area curve usually levels off by 500 m<sup>2</sup> of sample area. These samples include data from two sites between 1000 and 1500 m, including Hacienda La Genoa (Peru), three sites between 1500-1700 m, six sites between 1700-2000 m, including Chirinos and Venceremos in Peru, four sites between 2000-2400 m, including a sample from Cutervo National Park (Peru), eight sites between 2400-3000 m, including Cerro Aypate, Montana de Cuyas and Chorro Blanco in Peru, and three sites above 3000 m elevation, including El Pargo, Peru. Altogether, this sample series spans a broad gradient that encompasses much of the diversity of Andean forests from north to south and from foothills to treeline.

The Andean data can also be directly compared with equivalent data sets from montane Central America, from lowland South and Central America, and from elsewhere in the world (Gentry, 1988, 1991b, 1992a, 1992b).

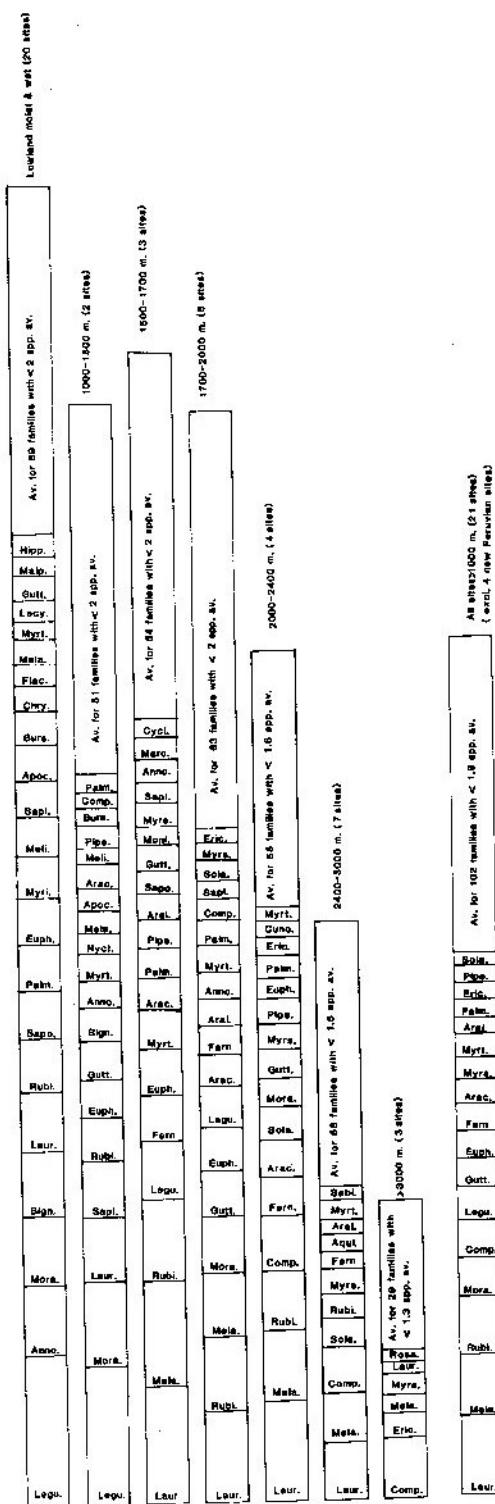
## FLORISTIC COMPOSITION

Andean montane forests are composed of a distinctive set of taxa that overlap little with those of lowland tropical forest. However, up to about 1500 m, Andean forests are floristically similar to lowland Amazonian forests, especially those on relatively rich soils (Fig. 2). Leguminosae are usually the most speciose woody family in these foothill forests, just as in most lowland neotropical forests. However, most Andean forest legumes are species of *Inga*, whereas lowland forests have a much greater variety of legume genera. In most Andean forests below 1500 m Moraceae are the second most speciose woody family, just as they are in lowland forests on relatively rich soils. One floristic difference between low-elevation Andean and Amazonian forests is that Sapindaceae lianas, especially *Paullinia*, are better represented in premontane forests than are the Bignoniaceae lianas that predominate in lowland Amazonian forests. Guttiferae, with often hemiepiphytic *Clusia* especially prevalent, also tend to be better represented and more speciose in lower elevation Andean forests than in any other altitudinal zone.

Above 1500 m elevation, Andean forests are much more distinctive floristically (Fig. 2; Table 4). Middle-elevation Andean forests are generally composed of a characteristic suite of

Table 1. Andean 0.1-ha. sample sites &gt; 1000 m elevation.

Site	Grid Coordinates	Altitude (m)	Estimated Precipitation (mm)	Reference for environmental Data
<b>COLOMBIA</b>				
La Planada, Mariño	1°10'N 77°58'W	1800	4300	
Hacienda Himalaya, Valle (400 m <sup>2</sup> )	3°38'N 76°33'W	1860		
Finca Zingara, Valle (600 m <sup>2</sup> )	3°32'N 76°35'W	1990	1647	Giraldo, 1990
Farallones de Cali, Valle	3°30'N 76°35'N	1950		
Cedral, Risaralda	4°50'N 75°33'W	2140		
Finca Mehrenberg, Huila	2°16'N 76°12'W	2290	2292	Rangel & Espejo, 1989
Carpanta (Siete Cuerales), Cundinamarca	4°35'N 73°40'W	2370		
Carpanta (Dunning), Cundinamarca	4°35' N 73°40'W	2850		
Cerro Espejo, Guajira	10°28'N 72°50'W	2500		
Cerro Kennedy, Magdalena	11°5'N 74°1'W	2550		
Ucumari, Risaralda	4°50'N 75°30'W	2620		
Neusa, Cundinamarca (500 m <sup>2</sup> )	5°10'N 73°55'W	3050	985	Carrizosa, 1992; Cavelier <i>et al.</i> 1992
<b>ECUADOR</b>				
Huamani, Napo	0°40'S 77°40'W	1150		
Maquipucuna, Pichincha	0°7'N 78°37'W	1600		
Paschooa, Pichincha (400 m <sup>2</sup> )	0°28'S 78°46'W	3010	1490	Valencia & Jorgensen, 1992
<b>PERU</b>				
La Genoa, Junín	11°5'S 75°25'W	1160		Reynel & León, 1989
Chirinos, Cajamarca	5°25'S 78°53'W	1750		
Venceremos, Amazonas	5°45'S 77°40'W	1850		Leo, 1984
Cutervo, Cajamarca	6°10'S 78°40'W	2230		Brack & Vilchez, 1974
Chorro Blanco, Cajamarca (400 m <sup>2</sup> )	6°10'S 78°45'W	2410		
Montañas de Cuyas, Piura	4°32'S 79°44'W	2450		
Cerro Aypate, Piura	4°35'S 79°32'W	2740		
El Pargo, Cajamarca (600 m <sup>2</sup> )	6°30'S 79°3'W	3000		
<b>BOLIVIA</b>				
Calabatea, La Paz (500 m <sup>2</sup> )	14°55'S 68°20'W	1540		
Incahuara, La Paz	15°55'S 67°35'W	1540		
Sacramento, La Paz	16°18'S 67°48'W	2450		



**Fig. 2.** Floristic composition of 0.1 ha samples of plants >2.5 cm diameter at different altitudes in the tropical Andes. Smallest bar segments (in >3000 m data set) = 1.3 species per family. Data from Table 4.

plant families quite distinct from those that predominate in the lowlands. Foremost among Andean forest trees are Lauraceae, the most speciose woody family in virtually all Andean forests between 1500 and 3000 m elevation. In general, the dominant role that Leguminosae play in lowland forests is pre-empted in Andean forests by Lauraceae.

Next to Lauraceae in importance in most middle elevation Andean forests are Melastomataceae and Rubiaceae, the former usually slightly more prevalent at higher altitudes, the latter at lower altitudes. While both these families are predominantly shrubby, both also include important genera of the Andean forest canopy. Species of Melastomataceae are often canopy dominants in the Andean forest, especially at higher elevations, but never in mature lowland forest. There are also two large diverse genera of woody melastome epiphytes, *Blakea* and *Topobaea*, both well-represented in many Andean forests. *Tibouchina* is often the predominant species in Andean early succession.

Important Andean forest Rubiaceae genera include *Cinchona* and its close relative *Ladenbergia*, which, like *Guettarda*, *Bathysa*, and *Eleagia*, are mostly canopy trees and mostly restricted to montane forests. Basically the same understory Rubiaceae genera occur in Andean as in lowland forests, but at least *Palicourea* is more prevalent in the Andes. Rubiaceae are also represented in Andean forests by a pair of mostly hemiepiphytic genera, *Hillia* and *Cosmibuena*.

Three families - Myrsinaceae, Myrtaceae, and Araliaceae - are usually represented by several species belonging to different genera in 0.1 ha samples of Andean forest. To these might be added Solanaceae, with several forest genera which may occur sympatrically. Solanaceae seem to be disproportionately well-represented in some Peruvian forests. In the putatively relatively dry Andean forests around Ayabaca (Piura), Solanaceae edge out Lauraceae as the most species-rich woody family, one of the most striking floristic anomalies in the entire Andean data set.

In addition to the few relatively speciose families, most middle elevation Andean forests are composed of a small number of very characteristic genera (Table 5), each belonging to a different family and rarely with more than a single species in any given sample. These include *Saurauia* (Actinidiaceae), *Ilex* (Araliaceae), *Alnus* (Betulaceae), *Brunellia* (Brunelliaceae), *Styloceras* (Buxaceae), *Viburnum* (Caprifoliaceae), *Zinowiewia* (Celastraceae), *Hedyosmum* (Chloranthaceae), *Clethra* (Clethraceae), *Weinmannia* (Cunoniaceae), *Billia* (Hippocastanaceae), *Juglans* (Juglandaceae), *Talauma* (Magnoliaceae), *Morus* (Moraceae), *Ceroxylon* (Palmae), *Podocarpus* (Podocarpaceae), *Panopsis* (Proteaceae), *Rhamnus* (Rhamnaceae), *Prunus* (Rosaceae), *Meliosma* (Sabiaceae), *Styrax* (Styracaceae), *Symplocos* (Symplocaceae), and *Gordonia* (Theaceae).

Some of these ecologically important genera have only one or two widespread species; others seem to have evolved locally endemic species in every isolated patch of Andean forest. The forest taxa of the latter remain very poorly known. For example, 21 of the 24 Colombian species of Magnoliaceae turned out to be undescribed endemics newly discovered during the preparation of the recent Flora de Colombia treatment of that family (Lozano, 1983). No specimen of either *Meliosma* or Sabiaceae was known from Peru when Macbride (1956) treated allied families in the Flora of Peru; yet at least 20 species of the family are now known from Peru as a result of the recent intensified collecting efforts. The Peruvian *Meliosma* collections represent at least 17 species, eight of them new to science and five of these not yet described (Gentry, 1986b, in prep.). Worse, in some *Meliosma* complexes (not included in this tabulation) every Peruvian specimen seems specifically distinct. The prevalent lianas in Andean forests likewise belong to a short list of genera that are hardly found outside the Andes, at least in

Table 2. Most speciose families in 0.1-ha. samples of plants  $\geq 2.5$  cm diameter in Peruvian Andean forests<sup>1</sup>.

Hectare	Genus	Chirinos	Veneros	Cutervo	(Chorro blanco) <sup>2</sup> (400 m <sup>2</sup> )	Moratía de cuyas	Cerro Aypate	El Pargo (600 m <sup>2</sup> ) 3000 m
1160 m		1750 m	1850 m	2300 m	2410m	2450 m	2740 m	
Moraceae	14	Lauraceae	13-14	Lauraceae	ca.29	Lauraceae	7-8	Solanaceae
Leguminosae	11	Rubiaceae	9-10	Rubiaceae	ca.20	Melastomataceae	5	Compositae
Sapindaceae	7	Compositae	7	Guttiferae	8-9	Rubiaceae	6	Compositae
Lauraceae	ca.6	Araliaceae	4	Moraceae	8	Ferns	5	Lauraceae
Bignoniaceae	6	Euphorbiaceae	4	Melastomataceae	7	Compositae	3	Melastomataceae
Rubiaceae	4	Guttiferae	4	Amoraceae	6	Araceae	2	Eriaceae
Euphorbiaceae	4	Pens	3	Leguminosae	6	Myrtaceae	3	Cunoniaceae
Apocynaceae	3	Racourtiaceae	3	Euphorbiaceae	5-6	Palmae	2	Myrsinaceae
Compositae	3	Moraceae	3	Araliaceae	4	Piperaceae	2	Proteaceae
Flacourtiaceae	3	Myrtaceae	3	Compositae	4	Cunoniaceae	2	Rosaceae
Malvaceae	3	Podocarpaceae	3	Meliaceae	4	Euphorbiaceae	2	
Myrsinaceae	3	Apozynaceae	2-3	Sapindaceae	3	Solanaceae	2	
Nyctaginaceae	3	Cyclanthaceae	2	Araceae	3	Gutierreziae	2	
Anacardiaceae	2	Actinidiaceae	2	Eriaceae	3	Flacourtiaceae	2	
Guttiferae	2	Anacardiaceae	2	Flacourtiaceae	3	Eriaceae	2	
Meliaceae	2	Araceae	2	Actinidiaceae	2	Brunelliaceae	2	
Myrsinaceae	2	Leguminosae	2	Celastraceae	2	Myrsinaceae	2	
Olaraceae	2	Malpighiaceae	2	Cyclanthaceae	2	Thymelaeae	2	
Palmae	2	Melastomataceae	2	Dichapetalaceae	2			
Sterculiaceae	2	Polygalaceae	2	Hippocrateaceae	2			
		Rhamnaceae	2	Sabiaceae	2			
		Sapindaceae	2	Monimiaceae	2			
		Solanaceae	2	Sapotaceae	2			
		Staphyleaceae	2	Myrsinaceae	2			
				Saxifragaceae	2			
				Myrtaceae	2			
				Solanaceae	2			
				Palmae	2			

<sup>1</sup> Numbers = number species per family.<sup>2</sup> Incomplete Chorro Blanco site not included in summary statistics.

South America - *Celastrus* (Celastraceae), *Liabum* and *Jungia* (Compositae), *Calycophysum* (Cucurbitaceae), *Muehlenbeckia* (Polygonaceae), *Clematis* (Ranunculaceae), *Hydrangea* (Saxifragaceae), and *Valeriana* (Valerianaceae). A very few lowland liana genera also persist into the high Andes, most notably *Mikania*, *Pauillinia*, *Smilax*, and *Cissus*. The climbers in middle elevation forests tend to be mostly hemiepiphytic and in some areas may include conspicuous representation of Araceae, Guttiferae, Araliaceae, and Ericaceae. At both higher and lower elevations the climbers become predominantly free-climbing as they are in lowland moist forests.

In successional forest there are a different set of taxa. Here *Alnus*, often forming dense stands after landslides, and *Bocconia*, *Tibouchina*, *Coriaria*, and *Gunnera* are frequently abundant. Allergenic *Toxicodendron* is another plant apparently restricted to middle-elevation second growth.

At progressively higher altitudes, especially around 3000 m, just below the páramo, the floristic composition of Andean forests changes again. Lauraceae, Melastomataceae, and Rubiaceae are replaced by Compositae and Ericaceae as the most speciose elements of the woody flora. Both of these families are predominantly scandent, often climbing in a matrix of trees belonging to (almost) exclusively high-montane, but non-speciose genera such as *Drimys* (Winteraceae), *Cervantesia* (Santalaceae), *Ilex* (Araliaceae), *Vallea* (Elaeocarpaceae), *Escallonia* (Saxifragaceae), and *Myrica* (Myricaceae), the latter especially in exposed or disturbed situations. *Gaiadendron*, an arborescent Loranthaceae that is really a root parasite, is another conspicuous element.

Other families that become progressively better represented near timberline are Myrsinaceae, tying with Melastomataceae as the third most speciose woody family in the highest altitude forests, and Rosaceae, hardly represented at lower altitudes, but tying with Lauraceae as fifth most speciose-rich family in these forests. While several Rosaceae genera, including *Hesperomeles* and *Prunus*, occur in Andean forests near timberline, *Polylepis* is especially noteworthy as occurring at the very highest elevations where trees can grow, where it typically forms nearly pure stands. *Polylepis* forests may also include scattered trees of other high altitude specialists like *Escallonia* and/or *Buddleia*. However, only a single *Polylepis* tree (from 3000 m at El Pargo, Peru) was included in the less altitudinally extreme samples reported here.

Frequently a species of one of the prevalent genera is locally dominant in a particular forest, but in a different forest it seems always to be replaced by a different species of a different genus. For example, *Ceroxylon schultzei* is the dominant species at 2550 m on Cerro Kennedy, the northernmost peak of the Sierra Nevada de Santa Marta in Colombia, whereas *Styloceras laurifolium* (along with a *Ruagea* sp.) dominates at 2500 m at Cerro Espejo in the nearby Serranía de Perija. In Ucumari National Park in the Colombian Cordillera Central *Prunus* sp. (along with *Axinaea* sp.) is dominant, but *Juglans neotropica*, unrepresented at Ucumari, dominates in the nearby forest at La Cedral. Even in immediately adjacent forests, the dominants, though belonging to the same restricted group of genera and families, are different. An especially good example of this pattern comes from the Cordillera Occidental west of Cali, Colombia. Not only is there little specific overlap between three sampled forests from about the same altitude along the crest of the Cordillera, but the dominants are different: *Otoba* sp. at Hacienda Himalaya, *Hieronyma* sp. at Finca Zingara, and *Trigonobalanus excelsus* at the edge of Farallones de Cali National Park. The same pattern is apparent at Carpanta Reserve in the Colombian eastern cordillera, where *Weinmannia balbisiana* is the most dominant species in the lower part of the Reserve but *Brunellia colombiana* is dominant in the upper part.

South America - *Celastrus* (Celastraceae), *Liabum* and *Jungia* (Compositae), *Calycophysum* (Cucurbitaceae), *Muehlenbeckia* (Polygonaceae), *Clematis* (Ranunculaceae), *Hydrangea* (Saxifragaceae), and *Valeriana* (Valerianaceae). A very few lowland liana genera also persist into the high Andes, most notably *Mikania*, *Paullinia*, *Smilax*, and *Cissus*. The climbers in middle elevation forests tend to be mostly hemiepiphytic and in some areas may include conspicuous representation of Araceae, Guttiferae, Araliaceae, and Ericaceae. At both higher and lower elevations the climbers become predominantly free-climbing as they are in lowland moist forests.

In successional forest there are a different set of taxa. Here *Alnus*, often forming dense stands after landslides, and *Bocconia*, *Tibouchina*, *Coriaria*, and *Gunnera* are frequently abundant. Allergenic *Toxicodendron* is another plant apparently restricted to middle-elevation second growth.

At progressively higher altitudes, especially around 3000 m, just below the páramo, the floristic composition of Andean forests changes again. Lauraceae, Melastomataceae, and Rubiaceae are replaced by Compositae and Ericaceae as the most speciose elements of the woody flora. Both of these families are predominantly scandent, often climbing in a matrix of trees belonging to (almost) exclusively high-montane, but non-speciose genera such as *Drimys* (Winteraceae), *Cervantesia* (Santalaceae), *Ilex* (Aquifoliaceae), *Vallea* (Elaeocarpaceae), *Escallonia* (Saxifragaceae), and *Myrica* (Myricaceae), the latter especially in exposed or disturbed situations. *Gaiadendron*, an arborescent Loranthaceae that is really a root parasite, is another conspicuous element.

Other families that become progressively better represented near timberline are Myrsinaceae, tying with Melastomataceae as the third most speciose woody family in the highest altitude forests, and Rosaceae, hardly represented at lower altitudes, but tying with Lauraceae as fifth most speciose-rich family in these forests. While several Rosaceae genera, including *Hesperomeles* and *Prunus*, occur in Andean forests near timberline, *Polylepis* is especially noteworthy as occurring at the very highest elevations where trees can grow, where it typically forms nearly pure stands. *Polylepis* forests may also include scattered trees of other high altitude specialists like *Escallonia* and/or *Buddleia*. However, only a single *Polylepis* tree (from 3000 m at El Pargo, Peru) was included in the less altitudinally extreme samples reported here.

Frequently a species of one of the prevalent genera is locally dominant in a particular forest, but in a different forest it seems always to be replaced by a different species of a different genus. For example, *Ceroxylon schultzei* is the dominant species at 2550 m on Cerro Kennedy, the northernmost peak of the Sierra Nevada de Santa Marta in Colombia, whereas *Styloceras laurifolium* (along with a *Ruagea* sp.) dominates at 2500 m at Cerro Espejo in the nearby Serranía de Perijá. In Ucumari National Park in the Colombian Cordillera Central *Prunus* sp. (along with *Axinaea* sp.) is dominant, but *Juglans neotropica*, unrepresented at Ucumari, dominates in the nearby forest at La Cedral. Even in immediately adjacent forests, the dominants, though belonging to the same restricted group of genera and families, are different. An especially good example of this pattern comes from the Cordillera Occidental west of Cali, Colombia. Not only is there little specific overlap between three sampled forests from about the same altitude along the crest of the Cordillera, but the dominants are different: *Otoba* sp. at Hacienda Himalaya, *Hieronyma* sp. at Finca Zingara, and *Trigonobalanus excelsus* at the edge of Farallones de Cali National Park. The same pattern is apparent at Carpanta Reserve in the Colombian eastern cordillera, where *Weinmannia balbisiana* is the most dominant species in the lower part of the Reserve but *Brunellia colombiana* is dominant in the upper part.

**Table 3.** Structure and richness of Andean forests

Site	Av. Eleva- tion (m)	Nº Fam. (+ indet)	Species				Individuals			
			Total	Lianas (+hemiepi. +str.)	Trees ≥2.5 cm. dbh	Trees ≥10cm dbh. (+lianás)	Total	Lianas (+hemiepi. +stranglers)	Trees ≥2.5cm dbh	Trees ≥10cm dbh (+lianás)
Huamani, Ecuador	1150	56	151	27(+22)	102	47	389	58(+45)	200	86
La Genoa, Perú	1160	43	106	24(+1+4)	77	42(+3+3)	322	58(+1+7)	188	76(+7)
Calabatea, Bolivia (500 m <sup>2</sup> )	1540	(48+)	(110+)	(17+8+1)		(33+)	532	52(+2+2)	352	102
Incahuara, Bolivia	1540	44	147	11(+6)	130	57(+1)	523	25(+12+2)	391	93(+1)
Maquipucuna, Ecuador	1600	49	ca. 123	12(+21+5)	85	49(+2)	438	18(+100+6)	234	80(+3)
Chirinos, Perú	1750	38(+1)	97(+)	15(+8+1)	73	ca.39(+2)	389	37(+13+1)	263	75(+2)
La Planada, Colombia	1800	40	121	8(+24+3)	89	47(+1)	433	20(+78+3)	252	80(+1)
Venceremos, Perú	1850	46(+1)	159	16(+14)	129	62(+3)	514	32(+28)	346	108(+3)
Hacienda Himalaya Colombia(400 m <sup>2</sup> )	1860	(39+)	(81)	(18+7+3)	(54)	(29+)	441	46(+9+3)	280	ca.102(+1)
Finca Zingara, Col. (600 m <sup>2</sup> )	1990	(39+)	(118)	(10+12+2)	(94)	(37(+1))	357	43(+20+7)	182	ca.105(+1)
Parallones de Cali, Col.	1950	54(+1)	134	19(+8+1)	106	35(+1)	302	32(+8+1)	201	60(+2)
Cedral, Colombia	2140	43(+1)	ca.120	22(+9)	89	ca.47(+1)	531	46(+20)	341	124(+1)
Cutervo, Perú	2300	42	ca.96	13(+7+2)	76	36(+2)	469	52(+36+2)	294	86(+2)
Finca Mehrenberg, Col	.2290	43	107	14(+4+1)	88	45	364	51(+9+1)	215	88(incl.str.)
Carpanta(Siete Cueras) Colombia	2370	36	ca.75	5(+4+1)	65	32	354	27(+9)	218	95
Chorro Blanco, Perú (400m <sup>2</sup> )	2410	(20)	(42)				396	52	217	127
Sacramento, Bolivia	2450	33	91	16(+3)	72	34	572	85(+19+1)	374	94
Montaña de Cuyas, Perú	2450	31	56	19(+3)	45	24(+1)	357	79(+20)	188	70(+2)
Cerro Espejo, Colombia	2500	46	78	20	58	50	406	87	177	142
Cerro Kennedy, Colombia	2550	35	57	8	49	30	326	41	168	117
Ucumari, Colombia	2620	445	98	12(+5)	85	49	562	42(+122)	283	115
Cerro Aypate, Perú	2740	28	51	14(+1)	107	26(+1)	390	40(+1)	243	107(+1)
Carpanta(Dunning), Col.	2850	23	ca.46	11(+1+2)	34	30	280	61(+ )	128	82(+9)
El Pargo, Perú(600m <sup>2</sup> )	3000	20	ca.36	ca.7	ca.29	15(+1)	366	33	200	133(+1)
Pasocha, Ecuador (400 m <sup>2</sup> )	3010	21	ca.35	ca.14	ca.21	8(+)	552	237	190	125
Neusa, Colombia (500 m <sup>2</sup> )	3050	19	ca.35	ca.11	ca.24	7(+1)	478	56	278	144(+2)

The only Peruvian example of samples from geographically and ecologically similar forests that might be considered replicates is from the Ayabaca area of Piura Department. The two sampled Piura forests, Cerro Aypate (2740 m) and Montaña de Cuyas (2450 m), have a specific overlap of only 30% (25 of the total of 83 species). A red-flowered *Brugmansia* sp. (69 sampled individuals) that is the commonest species at Aypate is absent at Montaña de Cuyas, as is *Hedyosmum* sp., the commonest tree >10 cm dbh. Conversely, four of the five commonest species at Montaña de Cuyas are not present at Cerro Aypate. Similarly, the three commonest trees >10 cm diameter at Montaña de Cuyas are totally absent at Aypate, although the two sites do share a large *Meliosma* sp. as the species contributing most to biomass.

A similar situation obtains at Cutervo National Park, where the two available samples (one consisting of only 400 m<sup>2</sup>) are remarkably distinct floristically. In a forest at 2350 m, northeast of the town of San Andrés de Cutervo, *Prestoea acuminata* (49 individuals), a smooth-leaved *Miconia* sp. (28 individuals), and an undescribed *Meliosma* sp. (14 individuals) are the commonest species, whereas these species are absent at Chorro Blanco (2410 m). The former forest is dominated by large trees of *Alchornea* sp. and a *Miconia* sp., the latter by large trees of *Hieronyma* sp., *Clusia* sp. and a *Weinmannia* sp. with a winged leaf rachis; in both forests the dominant large tree species of the other site are absent or very sparse. While such data are too limited to prove that unusually high local differentiation between different forests is typical of Andean forests, they do provide a bit of quantitative support that the similar patterns described by R. Foster (pers. com.) at Yanachaga National Park are the rule rather than the exception in Andean forests.

Floristically, one of the most distinctive aspects of the northern Andes is that they include a number of Laurasian elements that do not reach farther south than Colombia or Ecuador (cf. van der Hammen & Cleef, 1983). The most striking of these is the only South American oak, *Quercus humboldtii*, which reaches the Pasto, Colombia, airport but does not cross the Ecuador border. Despite its geographical limitations, *Q. humboldtii* is ecologically dominant in many Colombian forests, especially in the drier fascies where cloud forest phenomena are less extreme (it is possible that there is a second oak species in Colombia (A. Cleef, pers. com.), although most of the described species are not taxonomically distinct). A similar example is *Billia colombiana*, the only South American species of Hippocastanaceae, which was thought to occur only in Central America and Colombia until its recent discovery in northern Ecuador. Again, *B. colombiana* is often one of the commonest trees in Andean forests of Colombia. Two other examples of this pattern are *Alfaroa* of the Juglandaceae (Rangel, 1991; L. Escobar, pers. com.) and *Matudaea* of the Hamamelidaceae (G. Lozano, pers. com.), both Central American montane genera recently discovered in the Colombian Andes. Other montane Laurasian genera that are not completely restricted to Colombia are far more differentiated in the northern Andes, probably reflecting in part their earlier arrival there. For example, *Talauma* (Magnolicaceae) has 24 Colombian species but only a few further south (Lozano, 1983).

Recently, it was discovered that some of the Colombian "roble" forests were not composed of *Quercus* at all, but *Trigonobalanus*, a distantly related genus of the same family that was previously known only from southeast Asia (Lozano *et al.*, 1979). It is not clear why *Trigonobalanus* replaces *Quercus* in certain places but not others. It is possible that it was in the process of being replaced by the newly arrived *Quercus* even before the current decimation of both by man. The Colombian *Alfaroa* is also common locally (O. Rangel, pers. com.). Clearly there is still much to learn about the flora of the Andes.

**Table 4.** Predominant families in 0.1-ha. samples of plants  $\geq 2.5$  cm diameter in Andean forests at different elevations. Number of sites in parentheses

Lowland moist forest		1000-1500 m (2)		1500-1700 m (3)		1700-2000 m (6)		2000-2400 m (4)		2400-3000 m (7)		≥ 3000 m (3)	
Fam.	Av.Nº spp.	Fam.	Av.Nº spp.	Fam.	Av.Nº spp.	Fam.	Av.Nº spp.	Fam.	Av.Nº spp.	Fam.	Av.Nº spp.	Fam.	Av.Nº spp.
Leguminosae	17.4	Leguminosae	16.0	Lauraceae	13.7	Lauraceae	11.8	Lauraceae	11.8	Lauraceae	6.7	Composite	7.0
Axonaceae	8.3	Moraceae	10.0	Melastomataceae	12.3	Rubiaceae	10.3	Melastomataceae	8.3	Melastomataceae	5.7	Ericaceae	3.0
Moraceae	8.0	Lauraceae	7.5	Rubiaceae	9.7	Melastomataceae	7.8	Rubiaceae	7.0	Compositae	5.6	Melastomataceae	2.3
Bignoniaceae	7.4	Sapindaceae	6.5	Moraceae	6.7	Moraceae	6.3	Compositae	6.5	Solanaceae	3.3	Myrsinaceae	2.3
Lauraceae	7.0	Rubiaceae	5.0	Leguminosae	5.7	Gutiferae	5.5	Fern	4.5	Rubiaceae	2.9	Lauraceae	1.3
Rubiaceae	6.3	Euphorbiaceae	4.5	Fern	5.3	Euphorbiaceae	4.8	Araceae	4.3	Myrsinaceae	2.9	Rosaceae	1.3
Sapotaceae	5.5	Gutiferae	4.5	Euphorbiaceae	5.3	Leguminosae	4.7	Solanaceae	4.0	Fern	2.0	Araliaceae	1.0
Palmae	5.4	Bignoniacae	4.0	Myrtaceae	4.7	Araceae	3.7	Moraceae	3.5	Aquifoliaceae	2.0	Rubiaceae	1.0
Euphorbiaceae	5.3	Annonaceae	3.0	Araceae	3.7	Fern	3.5	Gutiferae	3.3	Araliaceae	2.0	Cunoniaceae	1.0
Mysticaceae	5.1	Myrtaceae	3.0	Palmae	3.3	Araliaceae	3.2	Myrsinaceae	3.0	Myrtaceae	2.0		
Meliaceae	4.5	Nyctagyniaceae	2.5	Piperaceae	3.3	Antoniacae	3.2	Piperaceae	3.0	Sabiaceae	1.6		
Sapindaceae	4.2	Melastomataceae	2.5	Compositae	3.0	Myrtaceae	3.0	Euphorbiaceae	2.5	Guttiferae	1.4		
Apocynaceae	3.6	Apocynaceae	2.5	Araliaceae	2.7	Palmae	2.7	Palmae	2.5	Ericaceae	1.3		
Burseraceae	3.6	Araceae	2.5	Sapotaceae	2.7	Compositae	2.7	Ericaceae	2.3	Palmae	1.1		
Chrysobalanaceae	3.0	Meliaceae	2.5	Gutiferae	2.7	Sapindaceae	2.3	Cunoniaceae	1.8	Cunoniaceae	1.1		
Flacourtiaceae	3.0	Piperaceae	2.5	Monimiaceae	2.7	Solanaceae	2.3	Myrtaceae	1.8	Gramineae	1.1		
Melastomataceae	3.0	Burseraceae	2.0	Myrsinaceae	2.7	Mysinaceae	2.2	Leguminosae	1.5	Araceae	1.1		
Myrtaceae	2.7	Compositae	2.0	Sapindaceae	2.7	Ericaceae	2.0	Polygalaceae	1.3	Euphorbiaceae	1.0		
Lecythidaceae	2.7	Palmae	2.0	Antoniacae	2.3	Piperaceae	1.7	Araliaceae	1.3	Chloranthaceae	1.0		
Gutiferae	2.6			Marcgraviaceae	2.0	Cyclanthaceae	1.7	Meliaceae	1.3	Proteaceae	1.0		
Malpighiaceae	2.4			Cyclanthaceae	2.0	Flacourtiaceae	1.5	Flacourtiaceae	1.3	Theaceae	1.0		
Hippocrateaceae	2.2			Bignoniaceae	1.7	Meliaceae	1.5	Amaranthaceae	1.0	Polygalaceae	1.0		
				Bombacaceae	1.3	Bombacaceae	1.0						
				Actinidiaceae	1.3	Theaceae	1.0						
91 families	70 families	75 families	81 families	71 families	67 families	71 families	35 families						

## STRUCTURE

There is much less consistency in forest structure in Andean forests than in lowland tropical forests. Probably this is related in large part to the frequency of landslides and other disturbances that characterize the steep montane slopes where they are located. That most high Andean forests are choked with climbing *Chusquea* bamboos probably reflects the frequency of natural disturbance in these forests.

Since there is so much structural variability from site to site any attempt to find generalized patterns is risky. However, it seems clear that stem density increases with altitude, the highest altitude forests being generally the densest and most impenetrable. This is true both for trees >10 cm dbh, which average over 100 per 0.1 ha above 2400 m as compared to 64 in lowland moist and wet forest, and between 81 and 97 at various elevation intervals between 1000 and

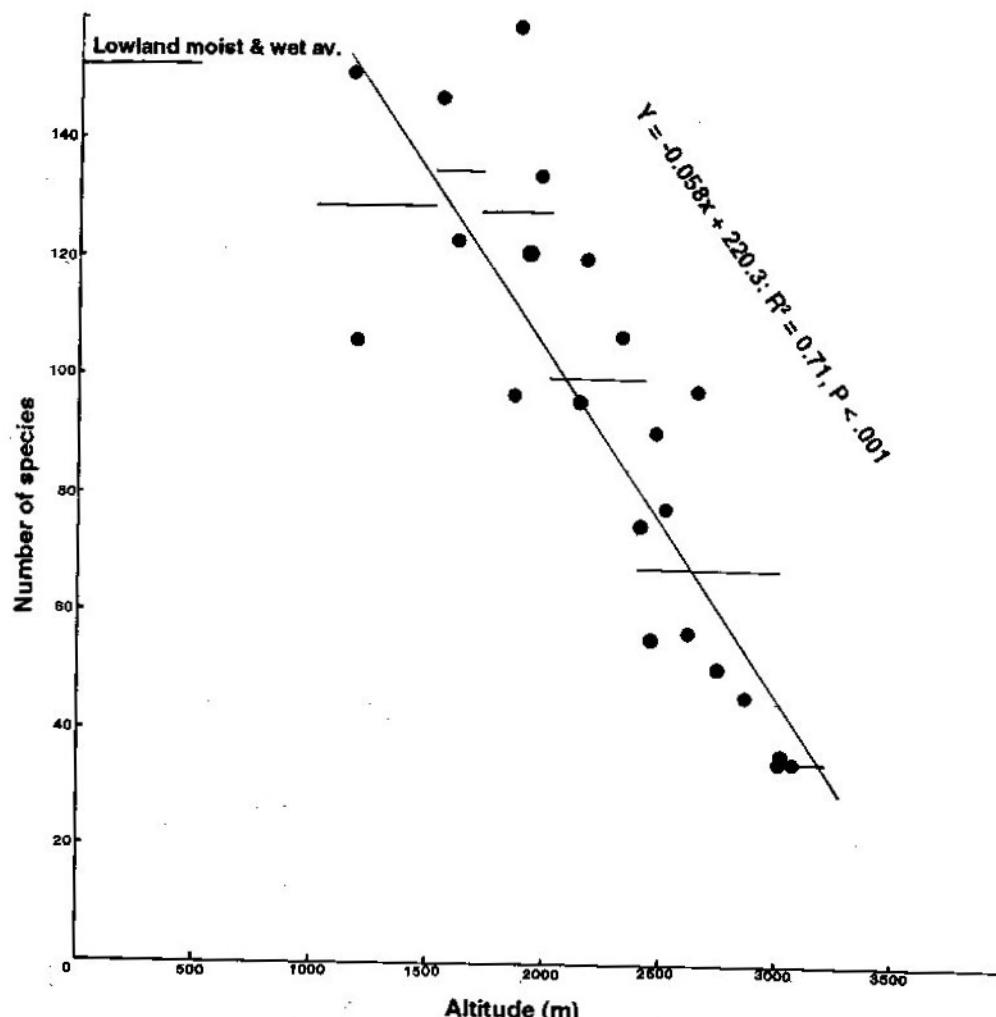


Fig. 3. Species richness vs. altitude for plants >2.5 cm diameter in 0.1 ha samples. Lines = average species richness for altitudinal bands.

**Table 5.** High Andean families and genera of woody plants of closed canopy forest as represented in samples of plants  $\geq 2.5$  cm diameter in 0.1 ha. ( $\geq 2400$  m elevation)

<b>Acanthaceae</b>	Chloranthaceae	Gramineae	Parathesis	Rutaceae
<b>Apbelandra</b>	Hedyosmum	Chusquea <sup>1</sup>	Myrtaceae	Zanthoxylon
<b>Actinidiaceae</b>	Clethraceae	Guttiferae	Calyptranthes	Sabiaceae
<b>Saurauia</b>	Clethra	Clusia	Eugenia	Meliosma
<b>Amaranthaceae</b>	Compositae	Tovomita	Myrcia	Santalaceae
<b>Iresine<sup>1</sup></b>	Baccharis <sup>3</sup>	Hippocastanaceae	Myrcianthes	Cervantesia
<b>Anacardiaceae</b>	Bidens <sup>1</sup>	Billia	Nyctaginaceae	Sapindaceae
<b>Mauria</b>	Eupatorium s.l. <sup>3</sup>	Icacinaceae	Colignonia <sup>1</sup>	Allophylus
<b>Apocynaceae</b>	Espeletia s.l.	Citronella	Onagraceae	Paullinia <sup>1</sup>
<b>Mandevilla<sup>1</sup></b>	Gynoxys	Lauraceae	Fuchsia <sup>1</sup>	Saxifragaceae
<b>Aquifoliaceae</b>	Jungia <sup>1</sup>	Aniba	Palmae	Escallonia
<b>Ilex</b>	Liabum <sup>1</sup>	Nectandra	Ceroxylon	Hydrangea <sup>1</sup>
<b>Araceae</b>	Mikania <sup>1</sup>	Ocotea	Geonoma	Smilacaceae
<b>Anthurium<sup>2</sup></b>	Paragynoxys	Persea	Prestoia	Smilax <sup>1</sup>
<b>Araliaceae</b>	Pentacalia <sup>1</sup>	Phoebe?	Papaveraceae	Solanaceae
<b>Dendropanax</b>	Pollalesta	Loganiaceae	Bocconia	Brugmansia
<b>Oreopanax</b>	Senecio <sup>1</sup>	Desfontainia	Passifloraceae	Cestrum
<b>Schefflera</b>	Verbesina	Loranthaceae	Passiflora <sup>1</sup>	Iochroma
<b>Asclepiadaceae</b>	Coriariaceae	Gaiadendron	Podocarpaceae	Lycianthes <sup>3</sup>
<b>Marsdenia<sup>1</sup></b>	Coriaria <sup>1</sup>	Malvaceae	Podocarpus	Solanum <sup>3</sup>
<b>Matelea<sup>1</sup></b>	Cornaceae	Malvaviscus?	Polygalaceae	Witheringia
<b>Basellaceae</b>	Cornus	Melastomataceae	Monnina	Staphyleaceae
<b>Anredera<sup>1</sup></b>	Cucurbitaceae	Axinaea	Polygonaceae	Turpinia
<b>Begoniaceae</b>	Calycophyllum <sup>1</sup>	Brachyotum	Muehlenbeckia <sup>1</sup>	Styracaceae
<b>Begonia<sup>1</sup></b>	Cunoniaceae	Buquetia	Proteaceae	Styrax
<b>Berberidaceae</b>	Weinmannia	Merriania	Lomatia	Symplocaceae
<b>Berberis</b>	Elaeocarpaceae	Miconia	Oreocallis	Symplocos
<b>Betulaceae</b>	Vallea	Meliaceae	Panopsis	Theaceae
<b>Alnus</b>	Ericaceae	Cedrela	Roupala	Freziera
<b>Bignoniaceae</b>	Thibaudia <sup>1</sup>	Guarea	Ranunculaceae	Gordonia
<b>Delostoma</b>	cf. Sphyrospermum <sup>1</sup>	Ruagea	Clematis <sup>1</sup>	Ternstroemia
<b>Boraginaceae</b>	Euphorbiaceae	Monimiaceae	Rhamnaceae	Thymeleaeaceae
<b>Cordia<sup>3</sup></b>	Alchornea	Siparuna	Rhamnus	Schoenobiblus
<b>Tournefortia<sup>1</sup></b>	Croton	Moraceae	Rosaceae	Ulmaceae
<b>Brunelliaceae</b>	Hieronyma	Ficus	Hesperomeles	Lozanella
<b>Brunellia</b>	Sapium	Morus	Polylepis	Urticaceae
<b>Buxaceae</b>	Ferns	Myricaceae	Prunus	Myriocarpon
<b>Styloceras</b>	Cyathea	Myrica	Rubiaceae	Urera
<b>Campanulaceae</b>	Flacourtiaceae	Myrsinaceae	Eleagia	Valerianaceae
<b>Siphocampylos<sup>1</sup></b>	Casearia	Cybianthus	Faramea	Valeriana <sup>1</sup>
<b>Caprifoliaceae</b>	Gentianaceae	Geissanthus	Ladenbergia	Verbenaceae
<b>Viburnum</b>	Macrocarpaea	Ardisia?	Palicourea	
<b>Celastraceae</b>	Gesneriaceae	Myrsine	Psychotria	
<b>Celastrus<sup>1</sup></b>	Alloplectus <sup>2</sup>			
<b>Maytenus</b>				
<b>Zinnowiewia</b>				

<sup>1</sup> All or mostly scandent in samples

<sup>2</sup> All or mostly hemiepiphytic in samples

<sup>3</sup> Mixture of erect and scandent taxa in samples

2400 m, and, to a lesser extent, for total densities of stems >2.5 cm which average 373 per 0.1 ha in lowland wet and moist forests and 356 in forests between 1000-1500 m, but over 400 from 1700 to 3000 m elevation and 465 in timberline forest above 3000 m.

Another structural characteristic of Andean forests is that climber density, which averages 68 climbers >2.5 cm per 0.1 ha in lowland moist and wet forest, tends to increase slightly at the highest elevations (mean = 109) although it is apparently somewhat depressed between 1700 and 2400 m (averaging about 61 individuals/0.1 ha). These figures may not be very meaningful, however, since montane climber densities are especially variable from site to site, even in the same altitudinal zone. For example, the three highest altitude samples included both the site with the highest climber density of any sample (237/0.1 ha at Pasochoca, Ecuador) as well as one of the most liana-poor sites (33/0.1 ha at El Pargo, Peru).

A more striking change with elevation is the replacement of free-climbing lianas by hemiepiphytic climbers at middle elevations. Between 1500 and 1700 m, most climbers (mean = 56%) are hemiepiphytic and between 1700 and 2400 m 38-45% of sampled climbers are hemiepiphytes or stranglers. Above 2400 m hemiepiphytic climbers are generally less prevalent although at one anomalous high altitude site in Colombia, 122 individuals of a scandent *Philodendron* were included in the 0.1 ha sample, giving that site the highest hemiepiphyte density of any site in the world. No hemiepiphytes or stranglers were included in the highest altitude forests above 3000 m elevation, with the sometimes high climber density being entirely accounted for by free-climbing lianas, mostly Compositae.

## DIVERSITY

Diversity of woody plants is generally quite unremarkable in Andean forests by lowland Amazonian or Choco standards. Up to about 1500 m elevation there is little difference in species richness between Andean foothill and lowland tropical forests (Fig. 3). However, above 1500 m there is a marked decrease in species richness with increasing altitude (Table 3; Fig. 3). The Andean forests poorest in species of woody plants are those nearest to timberline, the richest are those nearest the base of the mountains. For a series of 26 Andean forests sampled with 0.1 ha samples of plants >2.5 cm dbh., sites between 1500-1700 m averaged 135 species, 1700-2000 m had 128 species, 2000-2400 m had 101 species, 2400-3000 m had 68 species, and above 3000 m there were 35 species. This compares with an average of 152 species for a series of equal-sized samples of lowland tropical moist and wet forests and an average of 260 species in lowland Choco pluvial forests. From a different perspective, however, even the highest elevation Andean forests are species-rich, since they have more species than equivalent samples of even the most diverse temperate zone forests.

Familial diversity drops off less sharply with altitude than does species-richness, and only above 2000 m (Fig. 4). For the same series of Andean sites noted above, samples from 1500-1700 m averaged 46 sampled families and between 1700-2000 m 45 families. This is exactly the same as the average number of 46 families per sample represented in samples from lowland forests. From 1000-1500 m there may actually be a slight increase in familial diversity of woody plants. These sites average 50 families per 0.1 ha sample. Presumably this is explained by the tendency for montane and lowland families to overlap below 1500 m, whereas at lower elevations there are only lowland tropical families and above 1500 m almost exclusively montane families and genera.

Diversity patterns of non-woody plants are less precisely documented. Epiphytes may be most diverse at middle elevations, although there are few data with which to address this

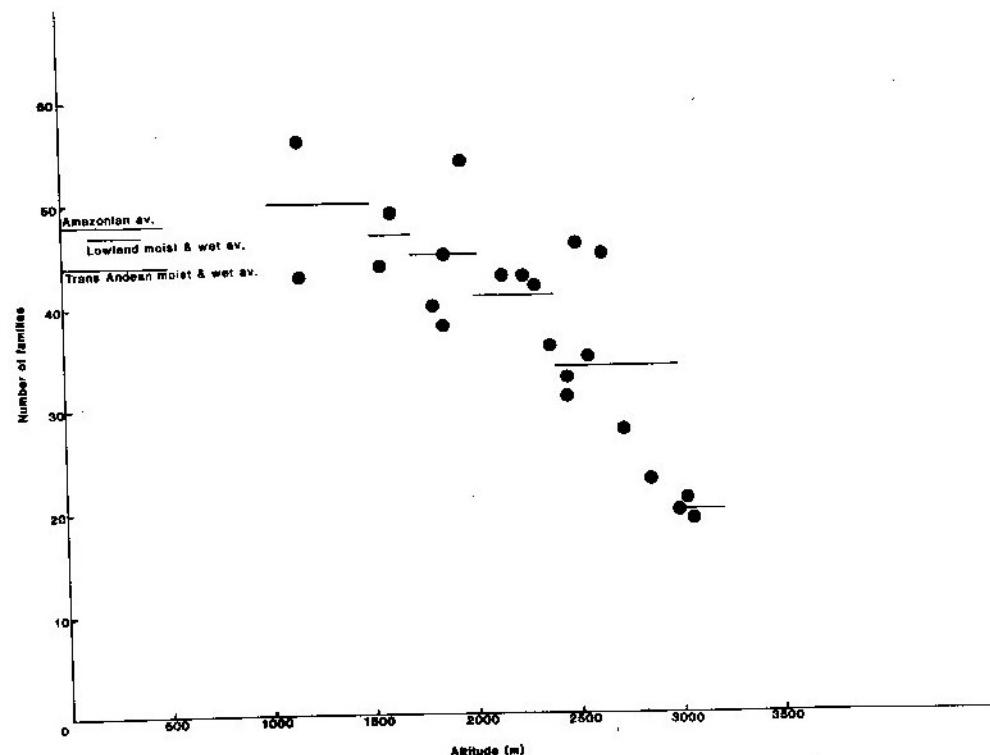


Fig. 4. Number of families vs. altitude for plants >2.5 cm diameter in 0.1 ha samples. Lines = average number of families represented in altitudinal band.

question (Gentry & Dodson, 1987). In any event epiphyte density is generally far higher at middle elevations than in lowland forests. The greatest concentrations of orchid species in the world, over 300 species at some sites, occurs in the middle elevation forests of the northern Andes (C. Dodson, pers. com.). Hemiepiphytic climbers tend to reach peaks of both density and diversity around 1800 m elevation (Gentry, 1988). In the Sierra Nevada de Santa Marta of Colombia, vascular epiphyte density and diversity may peak at 2350-2600 m (Sugden & Robins, 1979) or around 1700 m (Cleef *et al.*, 1984). In the same area, non-vascular epiphytes show a higher elevation density peak around 2900 m (Cleef *et al.*, 1984). Whereas bryophyte density generally is greatest at higher elevations, there is no increase of diversity with altitude, at least for epiphytic taxa (Wolf, 1993).

In general, Andean forests tend to be more species-rich and of taller stature than are Central American forests at equivalent altitudes, although there can be exceptions (e.g., Kappelle *et al.*, 1989). This is probably due to the Massenerhebung effect whereby vegetational zones are displaced upward on larger mountains for reasons that are not entirely understood (Grubb, 1971). The Central American mountains are mostly smaller and lower and thus typically have the low-diversity higher montane vegetation types occurring at lower altitudes. The same effect can also be observed on various chains and outliers of the main Cordilleras. For example, isolated Serranía de Macuira in northern Colombia has pronounced cloud forest effects as low as 500 m elevation (Sugden, 1982). Similarly the upper limit of Andean forests

in Colombia is at lower elevations than it is in Bolivia where the main cordillera is higher and not fragmented into three separate ranges, although soil temperature effects related to greater summer day length in more subtropical Bolivia may also be involved (Walter, 1984).

It is also appropriate to note the importance of the northern Andes from the viewpoint of regional biodiversity. There may be 30,000-40,000 plant species in this region, more than in the Amazon basin and packed into a much smaller area (Gentry, 1982b, 1991a; Henderson *et al.*, 1991). The existence of this concentration of species in the northern Andean region, far more than in all of Europe or North America, is of continental significance and seems largely responsible for the greater floristic richness of the Neotropics than of tropical Africa or tropical Australasia (Gentry, 1982b). Although the plant communities of the montane Andes are not exceptionally rich individually, the region as a whole most certainly is.

## ENDEMISM

The reason for the discrepancy between relatively low diversity of individual Andean forests but relatively high regional diversity is that local endemism seems to be unusually high in the Andean region, especially in the forests along the base and lower slopes of the Andes (Gentry, 1986a; Gentry & Dodson, 1987). This is of paramount concern for conservation, since areas of high endemism are even more critical than high-diversity areas, if overall biodiversity is to be preserved.

The high endemism of the Andes is partly associated with the island-like isolation caused by the interrupted cordilleras which promotes allopatric speciation. Local endemism is particularly pronounced in many of the inter-Andean valleys, especially in the highly dissected areas like the Huancabamba region of northern Peru and southernmost Ecuador. *Fuchsia*, for example, has its greatest diversity in the northern Cordillera Central of Ecuador and Colombia but much higher endemism in the more dissected terrain of the Peruvian Andes (Berry, 1982). Similarly *Tecoma* of the Bignoniaceae has one wide-ranging extra-Andean species distributed from the southern United States to Argentina but ten locally endemic species concentrated in the Central Andes (Gentry, 1991a). High-Andean *Telipogon* (Orchidaceae) has its greatest concentrations of locally endemic species in the more complicated topography of the Nudo de Loja and Nudo de Pasto, respectively near the Peru/Ecuador and Colombia/Ecuador borders (Gentry & Dodson, 1987).

The high diversity of the Andean region may also reflect different evolutionary modes associated with the forest milieu of the northern Andes (Gentry, 1989a). Monographs of Andean taxa are regularly full of new locally endemic species; for example, 75% of the 69 *Cavendishia* species of Colombia are endemic (Luteyn, 1989). While a high proportion of the endemic species of the Andean cloud forests probably have not yet been described, it is clear from what we do know that local endemism is a common evolutionary theme, with isolated ridges or ecologically isolated habitat islands typically harboring ca. 20% endemic species (Gentry, 1986a). A good example is the Centinela ridge in western Ecuador where about 90 species were apparently endemic to a forest area of ca. 20 km<sup>2</sup> (Gentry, 1986a).

We have suggested (Gentry & Dodson, 1987; Gentry, 1989a) that the local endemism of such forest ridges is largely the result of exceedingly dynamic speciation, perhaps mediated more by genetic transience associated with genetic drift in small founder populations than by fine-tuned selection. The process is similar to the founder-effect-mediated speciation discussed by Carson & Templeton (1984) for Hawaiian *Drosophila*. In terms of Templeton's (1989) cohesion species concept, genetic drift gives rise in different founder populations to different

of demographically exchangeable alleles. We suspect that at least in orchids, where this kind of process is complemented by intricate coevolutionary interactions, speciation can take place in as little as 15 years (Gentry & Dodson, 1987).

At the opposite extreme, the relatively constant conditions of Andean forests may facilitate extreme habitat specialization. For example each of the six *Gasteranthus* species (Gesneriaceae) endemic to Centinela (one fourth of the world's total 24 of *Gasteranthus* species!) has an exclusive and precisely defined microhabitat (Gentry & Dodson, 1987).

If such patterns are correctly interpreted, they have profound conservational implications. Apparently local endemism is typical of Andean forest situations. If other insignificant ridges like Centinela similarly have up to a hundred endemic species, most of them undescribed, we face a daunting conservational task if we wish to save this potentially significant fraction of the earth's biodiversity.

## CONCLUSION

Clearly, many more intensive studies of individual Andean forests, as well as taxonomic studies of Andean forest taxa, are needed if we are to discover, much less understand, the flora of Andean forests. It is equally apparent that even though the majority of the data cited here are extra-Peruvian, Peru has a decisive role to play in Andean conservation. Perhaps more than any other country, Peru combines the high endemism and biodiversity that characterize the Andes with sufficient remaining forest that viable strategies to conserve her biodiversity still seem possible.

## ACKNOWLEDGEMENTS

I thank the National Geographic Society, Conservation International, the Mellon Foundation, and the Pew Foundation for variously supporting my studies of the composition and diversity of tropical forests, and A. Cleef for review comments. I also thank the many colleagues who have assisted with inventory of the Andean forests reported here including H. Cuadros, O. de Benavides, M. Monsalve, A. Repizzo, S. Carrizosa, O. Rangel, R. A. Ortiz, L. Gonzalez, and S. Carrizosa in Colombia; R. Valencia, B. Boyle, J. Miller, C. Ceron, and C. Blaney in Ecuador; C. Diaz, D. Smith, C. Blaney, and R. Ortiz in Peru; and J. Solomon in Bolivia.

## LITERATURE CITED

- BERRY, P. 1982. The systematics and evolution of *Fuchsia* sect. *Fuchsia* (Onagraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 1-198.
- BRACK, A. & M. S. VILCHEZ. 1974. *Informe sobre la situación actual del Parque Nacional Cutervo*. Ministerio de Agricultura, Lima.
- CARRIZOSA, S. 1992. Composition of the high Andean Neusa forest. Manuscript.
- CARSON, H. L. & A. R. TEMPLETON. 1984. Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 97-131.
- CAVALIER, J., J. L. MACHADO, D. VALENCIA, J. MONTOYA, A. LAIGNELET, A. HURTADO, A. VARELA & C. MEJIA. 1992. Leaf demography and growth rates of *Espeletia barclayana* Cuatrec. (Compositae), a caulescent rosette in a Colombian paramo. *Biotropica* 24: 52-63.

- CLEEF, A. M., O. RANGEI., T. VAN DER HAMMEN & R. JARAMILLO. 1984. *La vegetación de las selvas del transecto Buritica*, pp. 267-406. In: van der Hammen, T. & P. Ruíz (Eds.), *La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), Transecto Buritica-La Cumbre*. J. Cramer, Berlin.
- DODSON, C. & A. H. GENTRY. 1991. Biological extinction in western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78: 273-295.
- FRAHM, J.-P. & S. R. GRADSTEIN. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669-678.
- GENTRY, A. H. 1982a. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- GENTRY, A. H. 1982b. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- GENTRY, A. H. 1986a. *Endemism in tropical vs. temperate plant communities*, pp. 153-181. In: Soule, M. (Ed.), *Conservation Biology*. Sinauer Press, Sunderland, Massachusetts.
- GENTRY, A. H. 1986b. New neotropical species of *Meliosma* (Sabiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 820-824.
- GENTRY, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- GENTRY, A. H. 1989a. *Speciation in tropical forests*, pp. 113-134. In: Holm-Nielsen, L., I. Nielsen, & H. Balslev (Eds.), *Tropical Forests: Botanical dynamics, speciation, and diversity*. Academic Press, London.
- GENTRY, A. H. 1989b. *Northwest South America (Colombia, Ecuador, and Peru)*, pp. 392-400. In: Campbell, D. & H. D. Hammond (Eds.), *Floristic Inventory of Tropical Forests*. New York Botanical Garden, New York.
- GENTRY, A. H. 1991a. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 62: 1-10.
- GENTRY, A. H. 1991b. *An overview of the distribution and evolution of climbing plants*, pp. 385-415. In: Putz, F. E. & H. A. Mooney (Eds.), *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GENTRY, A. H. 1992a. *Diversity and floristic composition of neotropical dry forests*. In: Bullock, S., E. Medina & H. A. Mooney (Eds.), *Tropical Deciduous Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GENTRY, A. H. 1992b. *Diversity and floristic composition of lowland forest in Africa and South America*. In Goldblatt, P. (Ed.), *Biogeography of Africa and South America*. Yale University Press, New Haven.
- GENTRY, A. H. & C. DODSON. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- GIRALDO, J. 1990. Estudio fenológico de una comunidad vegetal en un bosque montano húmedo en la cordillera Occidental. *Cespedezia* 16-17: 53-75.
- GRUBB, P. J. 1971. Interpretation of the "Massenerhebung" effect on tropical mountains. *Nature* 229: 44-45.
- HENDERSON, A., S. P. CHURCHILL & J. LUTEYN. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature* 351: 21-22.
- HERNANDEZ, J. 1990. *Las selvas andinas de Colombia*. In: Carrizosa, J. & J. Hernandez (Eds.), *Selva y Futuro*. INDERENA, Bogotá.

- KAPPELLE, M., A. M. CLEEF & A. CHAVERRI. 1989. Phytosociology of montane *Chusquea-Quercus* forest, Cordillera de Talamanca. *Brenesia* 32: 73-105.
- LEO, M. 1984. *The effect of hunting, selective logging and clear-cutting on the conservation of the yellow-tailed woolly monkey (Lagothrix flavicauda)*. M.A. thesis, University of Florida, Gainesville, Florida.
- LOZANO C., G. 1983. Magnoliaceae. *Flora de Colombia* 1: 1-119.
- LOZANO C., G., J. HERNANDEZ C. & J. HENAO. 1979. El género *Trigonobalanus* Forman en el neotrópico. *Caldasia* 12: 517-538.
- LUTEYN, J. L. 1989. *Speciation and diversity of Ericaceae in neotropical montane vegetation*, pp. 297-310. In: Holm-Nielsen, L., I. Nielsen, & H. Balslev (Eds.), *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, London.
- MACBRIDE, J. F. 1956. Flora of Peru. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* 13 (3A): 291-744.
- RANGEL, J. O. 1991. *Ecología de Ecosistemas Andinos de Colombia*. Ph.D. dissertation, University of Amsterdam, Netherlands.
- RANGEL, J. O. & N. ESPEJO B. 1989. Climate, pp. 15-39. In: Herrera, L. F., R. Drenan, & C. Uribe (Eds.), *Prehistoric Chiefdoms in the Valle de la Plata, Volumen I*. University of Pittsburgh Mem. Latin America Arch. 2.
- REYNEL, C. & J. LEON. 1989. *Especies forestales de los bosques secundarios de Chanchamayo (Perú)*. Proyecto de Utilización de Bosques Secundarios. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima.
- SUGDEN, A. M. 1982. The vegetation of the Serranía de Macuira, Guajira, Colombia: a contrast of arid lowlands and an isolated cloud forest. *Journal of the Arnold Arboretum* 63: 1-30.
- SUGDEN, A. M. & R. ROBINS. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests. I. The distributions of the epiphytic flora. *Biotropica* 11: 173-188.
- TEMPLETON, A. R. 1989. *The meaning of species and speciation: a genetic perspective*, pp. 3-27. In: Otte, D. & J. Endler (Eds.), *Speciation and its Consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- VALENCIA, R. & P. M. JORGENSEN. 1992. Composition and structure of a humid montane forest on the Pasocha volcano, Ecuador. *Nordic Journal of Botany* 12: in press.
- VAN DER HAMMEN, T. & A. CLEEF. 1983. *Trigonobalanus* and the tropical amphi-Pacific element in the north Andean forest. *Journal of Biogeography* 10: 437-440.
- WALTER, H. 1984. *Vegetation of the Earth*. Third edition. Springer-Verlag, Berlin.
- WEBERBAUER, A. 1911. *Pflanzenwelt der Peruischen Anden*. Leipzig.
- WEBERBAUER, A. 1936. Phytogeography of the Peruvian Andes. *Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series* 13 (1): 13-81.
- WOLF, J. H. 1993. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. Manuscript.

## **OBSERVATIONS ON THE DIVERSITY AND DISTRIBUTION OF THE SPIDERS OF PERUVIAN MONTANE FORESTS**

by

**DIANA SILVA**

*Museo de Historia Natural,  
Universidad Nacional Mayor de San Marcos,  
Apartado 14-0434, Lima-14, Perú*

### **ABSTRACT**

An estimated 750 spider species, from 38 families, were collected in eight montane forest sites in Peru, located above 800 m elevation. Although the data given are preliminary and much more field work is needed, the information drawn from this study permits some tentative conclusions about the species richness and distributions of spiders in the montane forests of Peru. The majority of species exhibit very restricted distributions. The predominance of these endemic species has important consequences for the conservation of the invertebrates of Peru.

### **RESUMEN**

Aproximadamente 750 especies de arañas, pertenecientes a 38 familias, fueron colectadas en ocho diferentes localidades ubicadas en bosques montanos del Perú, por encima de los 800 m. Si bien el cuadro que se presenta está lejos de ser completo y existe la necesidad de más trabajos de campo, la información obtenida permite discutir algunos patrones tentativos de la riqueza de especies y las distribuciones de arañas en los bosques montanos del Perú. La mayoría de las especies presentan distribuciones muy restringidas. La predominancia de estas especies endémicas tiene consecuencias importantes para la conservación de los invertebrados en el Perú.

## INTRODUCTION

Spiders belong to the order Araneae, which is one of the most diverse groups of arthropods. One forested hectare in the lowland Neotropics can harbor approximately 300 to 800 spider species (Coddington *et al.*, 1990).

There are multiple lines of evidences (Turnbull, 1973; Coddington *et al.*, 1990) that show that the ecology and behavior of spiders contribute to make these predators an important control agent of insect populations, in many cases even determining the structure and size of insect communities. Spiders are on top of the invertebrate trophic chain and thus must be considered important for the stability of ecosystems (Coyle, 1981).

The spider fauna from Peruvian montane forests has never been reviewed or summarized. The taxonomy of many spider groups is inadequately known and knowledge of their distributions is rather poor at present. Many species are known from few specimens, and many more species remain to be discovered in unexplored and poorly collected areas.

Despite these limitations, field work done during the last several years in various sites in the north, center, and south of Peru now permits the outline of broad distributional patterns for the Peruvian montane spiders. Moreover, some taxonomic studies contribute to this attempt by providing the basic data that allow the identification and characterization of distribution patterns of particular Peruvian spider species. For instance, Baert (1990) describes mysmenids from Peru; Levi (1985, 1988, 1990, 1991) revises Neotropical genera of Araneidae; Levi (1986) describes some tetragnathid genera; and Millidge (1991) describes many new South American linyphiids.

The goals of this article are to present a summary of the data gathered, to begin to explain the distributional patterns and species richness of spider species from Peruvian montane forests, and to offer additional information which might contribute to the development of conservation policies for these ecosystems.

## STUDY AREAS

Spiders were collected in areas from 800 to 3500 m that were entirely covered by forest, except for some open formations associated with small clearings or the adjacent high elevation grasslands. The montane forests were partly primary, and partly secondary, though the greater part of the collections were made in primary forest.

The eight study areas were located on either the western or eastern slopes of the Peruvian Andes. They are listed below, giving location, collection dates, and an estimate of sampling intensity.

1.) **Cordillera del Cóndor.** The studied area is located on the eastern Andean slopes in the department of Amazonas, at approximately 5°02'S and 78°51'W, and between 800 to 1100 m elevation. The field work was done in fifteen days, with at least 30 working hours, during October-November 1987.

2.) **Canchaque.** This area lies on the western slopes of the Cordillera de Huancabamba in the department of Piura, at 5°24'S and 79°36'W, between 1750 and 1850 m. Two types of vegetation were included: deforested, cleared areas, now covered with grass and cultivated plants; and secondary forests. Part of the material was collected by H.-W. and M. Koepcke in the 1950's. Other collections were obtained during two days in April 1989, with at least four working hours.

3.) San Andrés de Cutervo. The area is located on the eastern slopes of the Andes in the department of Cajamarca, at 6°22'S and 78°51'W, between 2000-2430 m. The collections were obtained from two types of vegetation, secondary and primary forests, during three days in April 1989, with at least six working hours.

4.) Río Abiseo National Park. It is located in the eastern Andes at 7°45'S and 77°30'W, in the department of San Martín. The collections were taken between 3100-3500 m in the localities known as Pampa del Cuy and Puerta del Monte, in the northwest sector of the Park, during February-March 1988, with at least 50 working hours. A few additional collections, taken by B. Roth in 1986 at 2100 m, are also considered here. Three types of vegetation were sampled: the fragmented timberline forest, the continuous montane forest, and the high elevation grasslands (described in Young & León, 1990, 1991).

5.) Yanachaga-Chemillén National Park. The localities studied were in forested areas near the town of Oxapampa. They are on the eastern slopes of the Andes in the department of Pasco, at approximately 10°33'S and 75°24'W, between 1800-2800 m. The study area was covered with secondary and primary cloud forest. The spiders were collected during four days in June 1986, with at least 12 working hours.

6.) Zárate forest (Bosque de Zárate). It is located on the western slopes of the Andes in the department of Lima, between 11°53'-11°56'S and 76°25'-76°31'W. For this study only the oligotherm forest (*sensu* Koepcke & Koepcke, 1958) at 2700-3200 m is considered (described in Valencia & Franke, 1980; León & Valencia, 1988). Collections used were made by H.-W. and M. Koepcke in the 1950's and by I. Franke & N. Valencia in the 1980's.

7.) Manu National Park. Various sites along the Cusco-Atalaya highway, at approximately 13°08'S and 71°25'W, were sampled during one week in February, 1990 between 2000-3000 m. The collections were made on brushy slopes and in montane forests, with at least 25 working hours.

8.) Wifayhuaina. This site is located in the Historical Sanctuary of Machu Picchu (Santuario Histórico Machu Picchu), at approximately 13°07'S and 72°34'W. The collections were taken within montane forest from 2700 m to timberline at 3100 m, during four days in February 1990, with at least 20 working hours.

## MATERIAL AND METHODS

The material upon which this study is based was collected largely by the author during the last five years. It was supplemented by collections of spiders from Zárate forest made by H.-W. & M. Koepcke in the 1950's and by I. Franke and N. Valencia in the 1980's. Material collected by the Koepckes in several other sites was also included. Because genitalia of both male and female spiders are necessary in order to make accurate identifications, only adult specimens were considered for the present study.

The spiders were collected by sweeping a net over low vegetation, beating of foliage, pitfall trapping (only in Zárate forest), and direct searching. Collections were made both at night and during the day, although only direct searching with a headlamp was possible at night.

Identifications were made by using the relevant literature and by sending specimens to specialists (L. Baert for mysenids, A. Millidge for linyphiids, P. Sierwald for pisaurids, and H. Levi for araneids). All material is deposited in the collections of the Museo de Historia Natural, Lima, Peru.

## RESULTS

About 750 spider species, distributed in 38 families, were collected in total from the eight study sites (Table 1); very few of these species were found in more than one site. More than 500 species occurred above 1500 m, and 228 species were found in the Cordillera del Cóndor (below 1100 m).

Most families found in the montane forest sites (Table 1) also occur in the Amazon lowlands of Peru. Two families are basically restricted to the lowlands, Deinopidae and Aphantochilidae; they were found in this study at 800-1100 m, but were never found at higher elevations. The theridiids *Twaitesia* and *Thymoites*, the araneids *Araneus* and *Micrathena*, the tetragnathids *Chrysometa* and *Leucauge*, and the linyphiid *Dubiaranea* all have species in the montane forests, but are also represented in the lowlands by other species.

Sites on the eastern slopes of the Andes were more diverse than those on the western slopes (Table 1). In total, the former harbored more than 450 species, while the latter had about 50 species. Two families, Diguetidae and Zoridac, appear to be endemic to the western slopes of the Andes.

In each of the eight sites studied, some nonarboreal vegetation was included in the sampling. In general, these open areas had a lower number of species than in the forests, although the species appeared to have higher population densities. The dominant groups in forest were the araneids, theridiids and salticids, while in open areas the linyphiids, tetragnathids, dictynids and amauropiids predominated.

Two genera collected are particularly speciose in the Peruvian highlands. They occurred in high population densities in the nonarboreal vegetation of the study sites and at lower densities in the forests. These genera are *Dubiaranea*, with 44 species in total from the eight study areas, and *Chrysometa* with 39 species. Most of these species were found in only one of the sampled areas, and are thus apparently highly restricted in distribution.

Quantitative samples are not available from all study areas, but apparently there is an increase in species richness from secondary to primary forests. Thus, there was a great reduction in numbers of species and individuals in habitats affected by humans, like those sampled in Canchaque. Another example was found in Cutervo, where, with about one working hour, 32 species were collected in a primary forest, and only 26 species were collected with at least two working hours in an area of secondary vegetation.

## DISCUSSION

Although diversity of spiders is higher in the Amazon lowlands (Silva & Coddington, in prep.), the number of endemic species is probably much higher in the highlands of South America. Peruvian montane forests are known to have a wide range of habitats and microhabitats (León, 1991; León & Valencia, 1988; Young & León, 1991), which probably favors the existence of specialized and endemic spider species. Increased knowledge about these very restricted groups would allow for a better understanding of the historical and ecological processes responsible for the diversity and distribution of spiders in the Andes.

The species of spiders found in this study appear to fall into four general classes of distribution, presented here in order of increasing importance:

1) A few species have broad distributions in the Neotropics. For example, *Alpaida bicornuta* (Tacz.) is found from Costa Rica to Argentina (Levi, 1988) and was common in the open

**TABLE 1.** Families and number of spider species in the eight Peruvian montane forests. Western or eastern slopes refers to the location on the Peruvian Andes.

Family	Western Slopes		Eastern Slopes					
	Canch.	Zárate	Cóndor	Cutervo	Abiseo	Yana.	Manu	Wiñay
Amaurobiidae	0	0	4	1	0	0	1	2
Anapidae	0	0	1	1	0	0	1	0
Anyphaenidae	6	4	5	4	5	2	18	10
Aphantochilidae	0	0	1	0	0	0	0	0
Araneidae	5	3	58	6	8	12	25	11
Clubionidae	0	3	0	0	0	0	2	1
Corinnidae	0	0	4	1	0	0	3	1
Ctenidae	1	0	7	0	0	2	1	1
Cybaeidae	0	0	0	0	2	0	0	1
Deinopidae	0	0	1	0	0	0	0	0
Dictynidae	0	0	0	0	1	1	0	0
Diguetidae	0	1	0	0	0	0	0	0
Dipluridae	0	1	1	0	0	0	0	0
Dolomedidae	0	0	3	0	0	0	0	0
Dysderidae	1	1	0	0	0	0	0	0
Gnaphosidae	0	3	1	1	2	1	0	0
Hahniidae	0	1	0	0	2	0	1	1
Heteropodidae	0	0	1	1	3	0	1	1
Linyphiidae	4	1	2	7	24	14	14	6
Lycosidae	1	1	1	4	2	6	0	1
Mimetidae	0	0	3	0	1	0	2	1
Miturgidae	0	1	0	1	1	0	0	1
Mysmenidae	0	0	1	1	1	0	3	1
Ochyroceratidae	0	1	0	0	1	0	0	0
Oonopidae	0	0	1	0	0	0	0	0
Pholcidae	1	2	5	1	5	1	6	5
Pisauridae	0	0	2	0	0	0	0	0
Salticidae	1	0	3	45	11	7	6	5
Scytodidae	0	0	0	0	1	0	0	1
Senoculidae	0	0	0	0	0	0	1	0
Sympytognathidae	0	0	2	0	1	0	1	1
Tetragnathidae	6	1	19	8	13	7	19	4
Theridiidae	6	3	45	19	7	11	31	26
Theridiosomatidae	1	0	16	2	2	3	4	2
Thomisidae	1	0	7	1	1	1	2	7
Titanocecidae	0	0	0	0	0	0	0	1
Uloboridae	0	0	5	0	0	1	1	1
Zoridae	0	1	0	0	0	0	0	0
Total	34	28	228	64	94	69	143	92

habitats and ecotonal areas studied. *Chrysometa zelotypa* (Keys.) is an example of a widespread neotropical species (Levi, 1986) that was found in Zárate, where it was abundant. One of the most common species within almost all the studied montane forests was *Micrathena agriliformis* (Tacz.), which is known from the mountains of Costa Rica to Bolivia (Levi, 1985).

2) A few of the species collected have wide elevational ranges, and can be present both in the lowlands and the highlands. An example is *Sphecozone nitens* Millidge, which occurs at elevations above 2000 m in the forests near Yanachaga-Chemillén National Park and also at 250 m in the lowlands of the department of Madre de Dios. *Araneus koepckeorum* Levi occurs mostly at 200 m on the western side of the Peruvian Andes (Levi, 1990), but it was collected in Zárate forest at 2800 m.

3) Some species show a disjunct distribution between the Andes and eastern Brazil. *Gravipalpus crassus* Millidge, which was found in the montane forest of Río Abiseo National Park, is also known from eastern Brazil (Millidge, 1991). *Araneus bogotensis* (Keys.) is apparently distributed in the Andes from Venezuela to Bolivia, and also appears in eastern Brazil (Levi, 1990); it is one of the few species shared among the eight sites examined in this study.

4) Most species have restricted distributions in the mountains of Peru. *Araneus urubamba* Levi, described for Cuzco (Levi, 1990) was found in this study in Manu National Park. *Dubiaranea tristis* Millidge is known only for the forests in Yanachaga-Chemillén National Park (Millidge, 1991). Other endemics include *Labicymbium dentichele* Millidge, *Maymena roca* Baert and *Ocrepeira abiseo* Levi known only from Río Abiseo National Park, in addition to at least 15 more species described from material from this area by Levi (pers. com.) and Millidge (1991). Other examples are *Aculepeira machu* Levi from Historical Santuary Machu Picchu (Levi, 1990), and *Alpaida nancho* Levi restricted to montane forests in the department of Cajamarca (Levi, 1988). The predominance of these endemic species has important consequences for the conservation of montane invertebrates in Peru.

## ACKNOWLEDGEMENTS

I am very grateful to Blanca León and Kenneth Young for logistical assistance and for their help with the manuscript. Special thanks go to Antonio Brack, Asunción Cano, Camilo Díaz, Ricardo Fernández, Cecilia Mendiola, Calixto Ramírez, Barbara Roth, and Abel Salirrosas for their invaluable help in the field. I am indebted to L. Baert, C. Griswold, H. W. Levi, A. F. Millidge, B. Opell, V. Roth, and P. Sierwald for species determinations.

## LITERATURE CITED

- BAERT, L. 1990. Mysmenidae (Araneae) from Peru. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie* 60: 5-18.
- CODDINGTON, J., C. GRISWOLD, D. SILVA, E. PEÑARANDA & S. LARCHER. 1990. *Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems*, pp. 44-60. In: Dudley, E. C. (Ed.), *The Unity of Evolutionary Biology: Proceedings of the Fourth International Congress of Systematics and Evolutionary Biology*. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- COYLE, F. 1981. Effects of clearcutting on the spider community of a southern Appalachian forest. *Journal of Arachnology* 9: 285-298.

- KOEPCKE, H.-W. & M. KOEPCKE. 1958. Los restos de bosques en las vertientes occidentales de los Andes Peruanos. *Boletín del Comité Nacional de Protección de la Naturaleza, Lima* 16: 22-30.
- LEON, B. 1991. Observaciones sobre la composición dc pteridófitos en la zona alta del Parque Nacional del Manu. *Biota (Lima)* 97: 34-38.
- LEON, B. & N. VALENCIA. 1988. Pteridophytes of Zarate, a forest on the western side of the Peruvian Andes. *Fern Gazette* 13: 217-224.
- LEVI, H. W. 1985. The spiny orb-weaver genera *Micrathena* and *Chaetacis* (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 150: 429-618.
- LEVI, H. W. 1986. The Neotropical orb-weaver genera *Chrysometa* and *Homalometa*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 151: 91-215.
- LEVI, H. W. 1988. The Neotropical orb-weaving spiders of the genus *Alpaida* (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 151: 365-487.
- LEVI, H. W. 1990. The Neotropical and Mexican species of the orb-weaver genera *Araneus*, *Dubiepeira*, and *Aculepeira* (Araneac: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 152: 167-315.
- LEVI, H. W. 1991. The Neotropical orb-weaver genera *Edricus* and *Wagneriana* (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 152: 363-415.
- MILLIDGE, A. F. 1991. Further linyphiid spiders (Araneae) from South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 205: 1-199.
- TURNBULL, A. L. 1973. Ecology of the true spiders (Araneomorphae). *Annual Review of Entomology* 18: 305-348.
- VALENCIA N. & I. FRANKE. 1980. El bosque de Zárate y su conservación. *Boletín de Lima* 7: 76-86; 8: 26-35.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1990. Catálogo de las plantas del Parque Nacional Río Abiseo. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, UNMSM* (B) 34: 1-37.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1991. Diversity, ecology and distribution of high-elevation pteridophytes within Rio Abiseo National Park, north-central Peru. *Fern Gazette* 14: 25-39.

# BIOGEOGRAFIA DE LOS PECES DE AGUAS CONTINENTALES DEL PERU, CON ESPECIAL REFERENCIA A ESPECIES REGISTRADAS A ALTITUDES SUPERIORES A LOS 1000 M

por

**HERNAN ORTEGA**

*Museo de Historia Natural,  
Universidad Nacional Mayor de San Marcos,  
Apartado 14-0434, Lima-14, Perú.*

## RESUMEN

Se presenta una breve descripción de las cuencas hidrográficas más grandes del país. La cuenca del Océano Pacífico comprende 53 ríos en la vertiente occidental de los Andes, solamente 33 con aguas permanentes. Dos, Zarumilla y Tumbes, presentan una ictiofauna más relacionada con la de los ríos amazónicos que con la de los otros ríos de la costa, que mayormente albergan una ictiofauna empobrecida. En la cuenca del Lago Titicaca y los cuerpos acuáticos altoandinos, en altitudes superiores a los 1000 m, la ictiofauna está dominada por algunos géneros pertenecientes a siete familias (Astroblepidae, Atherinidae, Characidae, Cyprinodontidae, Loricariidae, Trichomycteridae y Salmonidae), que comprenden hasta ahora 80 especies. Los géneros con mayor número de especies son *Orestias* y *Astroblepus*. La cuenca amazónica puede ser dividida de norte a sur en la subcuenca del río Marañón, que incluye los ríos Huallaga, Pastaza y Tigre; la subcuenca del Ucayali, ubicada más al sur, que presenta semejanzas con la anterior, y la subcuenca del río Madre de Dios que tiene algunas características particulares.

La ictiofauna de aguas continentales del Perú es similar, a nivel genérico, a la de la Amazonía central o de América del Sur tropical. Así, los patrones de distribución y la historia biogeográfica son comunes, por lo que se presentan comentarios al respecto. Se añaden algunas sugerencias para la conservación de ambientes acuáticos y especies nativas. Además, se incluye una lista de especies registradas en altitudes superiores a los 1000 m en el Perú.

## ABSTRACT

A brief description of the major freshwater basins in Peru is presented. The Pacific Ocean Basin contains 53 rivers, only 33 of which are permanently flowing. Two of these, Zarumilla and Tumbes, have more faunistic similarities with the Amazonian rivers than with the other 31, which contain an impoverished fish fauna. In the basin of Titicaca Lake and the Andean water bodies above 1000 m, the fish fauna is dominated by several genera in seven families (Astroblepidae, Atherinidae, Characidae, Cyprinodontidae, Loricariidae, Trichomycteridae and Salmonidae), with 80 known species. The genera with most species are *Orestias* and *Astroblepus*. The Amazon Basin can be divided from north to south into the subbasin of the Marañón River, which includes the Huallaga, Pastaza, and Tigre Rivers and has many similarities with the Ucayali River subbasin, located further south. The Madre de Dios River subbasin is somewhat distinct.

The freshwater fish fauna of Peru is similar at the generic level with that of the central Amazon or Tropical South America. Thus, the distribution patterns and biogeographic history of these regions share many features. Comments on these and suggestions for conservation of aquatic environments and of native species are presented, in addition to a list of the species recorded above 1000 m in Peru.

## INTRODUCCION

La ictiofauna de aguas continentales de América del Sur es la de mayor diversidad comparada con las de otros continentes. Comprende unas 60 familias, varios cientos de géneros y tal vez unas cinco mil especies (Bohlke *et al.*, 1979). Tal diversidad asociada a la subdivisión del continente en varias grandes cuencas e innumerables medianas y pequeñas, hacen de la ictiofauna un motivo ideal para estudiar áreas de endemismo y biogeografía filogenética. Desafortunadamente, ese potencial aún no se ha desarrollado (Vari & Weitzman, 1990). La diversidad de la ictiofauna continental del Perú es muy elevada, representada por 53 familias de especies nativas y cuatro con especies introducidas; en total se tienen registradas 797 especies válidas, estimándose que podrían existir más de 1200 (Ortega, 1991).

Se presenta una breve descripción de las principales cuencas hidrográficas, la composición general de su fauna y algunas consideraciones en torno a la distribución, destacándose la necesidad de mayores colecciones de material biológico y datos para un correcto estudio de la biogeografía en términos actualizados. Además se incluyen algunas consideraciones sobre la conservación de ambientes acuáticos y de especies nativas, basados en estudios en marcha, especialmente en la región alta del Parque Nacional Río Abiseo e información reciente proveniente de estudios en el Lago Titicaca. Por último, se presenta una lista sistemática de especies registradas en altitudes superiores a los 1000 m, la cual puede incrementarse notoriamente a medida que se realicen mayores colectas y estudios de revisión taxonómica.

## PRINCIPALES CUENCAS HIDROGRAFICAS DEL PERU Y LA COMPOSICION DE SU ICTIOFAUNA

### CUENCA DEL OCEANO PACIFICO

Comprende 53 ríos que vierten sus aguas al mar, de los cuales 33 tienen agua permanentemente y por lo tanto, ictiofauna constante. Los ríos Zarumilla y Tumbes presentan características especiales en su composición faunística, incluyendo ocho géneros comunes con los de los ríos amazónicos. Desde Piura hacia el sur, se inicia una marcada reducción en el número de especies. En el río Tumbes se han registrado 30 especies; entre el Piura, Chira y Jequetepeque alcanzan a una docena de especies; en los ríos Santa, Chillón, Lurín y Mala solo se encuentran seis; y en Moquegua y Locumba, apenas tres. En esta cuenca, el género con mayor rango de distribución es *Trichomycterus*, luego *Aequidens*, *Basilichthys*, *Bryconamericus* y *Lebiasina*. Las especies endémicas están restringidas a los ríos Tumbes (*Chilobrycon deuterodon* y *Pseudocurimata troscheli*) y Piura (*Pseudocurimata peruana*).

### CUENCA DEL LAGO TITICACA

Es una cuenca del tipo endorreico, cuyas aguas no se vierten al mar. El Lago Titicaca es el más alto del mundo, situado a casi 4000 m de altitud; sus aguas son frías y albergan una ictiofauna muy diversificada, especialmente la perteneciente al género *Orestias*, con 33 especies conocidas en el lago y sus alrededores (Parenti, 1984a). La distribución de *Orestias* y sus implicaciones biogeográficas fueron discutidas por Parenti (1984b).

## RIOS Y LAGOS ALTOANDINOS

Se consideran en este grupo a una serie de ríos y lagos que, si bien conducen sus aguas hacia el Océano Atlántico, conformando la red de drenaje del río Amazonas, incluye algunos otros que drenan al Océano Pacífico. Estos ríos y lagos tienen varias características en común, tanto físicas y químicas, como en la composición de su ictiofauna. Así, el género de peces siluriformes *Astroblepus* tiene una amplia distribución en el país, encontrándose sus especies desde Puno y Madre de Dios en el sur hasta Cajamarca y Amazonas en el norte, incluyendo la sierra de Piura. *Astroblepus* se encuentra siempre en aguas torrentosas, frías y muy limpias, con alto contenido de oxígeno disuelto y presencia de insectos acuáticos. Otros géneros de peces frecuentes en estos cuerpos acuáticos son *Trichomycterus* y *Orestias*. En general, se trata de grupos que requieren de revisiones taxonómicas, siendo muy probable la existencia de especies aún no descritas, como se ha demostrado en la parte alta del Parque Nacional Río Abiseo, especialmente con *Astroblepus*.

En las aguas ubicadas a altitudes superiores a los 1000 m se encuentran representantes de la familia Characidae, con los géneros *Acrobrycon*, *Bryconamericus*, *Creagrutus*, *Ceratobranchia* y *Hemibrycon*. Estos son especies de tamaño pequeño, rápido desplazamiento y adaptadas a las corrientes.

En el caso de las especies introducidas en las aguas frías del país, es muy marcada la presencia del salmónido *Oncorhynchus mykiss* "trucha arco iris" en numerosos ríos y quebradas; y de *Odonthestes bonariensis* "pezjerrey", proveniente de Argentina y registrada en la laguna Pacucha (Apurímac) y en el lago Titicaca (Puno).

## CUENCA AMAZONICA

Por razones prácticas es dividida en este trabajo en las subcuencas del Marañón, Ucayali y Madre de Dios, dejando de lado a la poco conocida subcuenca del Napo.

**RIO MARAÑON:** Incluye a los ríos Huallaga, Pastaza y Tigre entre sus mayores afluentes. Tiene un largo recorrido hasta su unión con el Ucayali, y presenta dos partes. El Alto Marañón, comprendido entre su naciente en el Nevado Matador, y el Pongo de Manseriche, se caracteriza por presentar un cauce estrecho y profundo, declive acentuado y aguas torrentosas, especialmente en época de creciente. Aquí el número de especies de la ictiofauna es bajo. Los peces son de reducido tamaño en su mayoría y con escaso número de individuos. El Bajo Marañón, comprendido entre el Pongo de Manseriche y la unión con el río Ucayali, atraviesa la llanura amazónica de oeste a este. El curso es meándrico y el fondo de arcilla y arena. En la creciente inunda grandes extensiones de selva baja. La diversidad de la ictiofauna en esta parte es mucho mayor, sobrepasando las 200 especies.

**RIO UCAYALI:** También se reconocen dos partes, el Alto Ucayali, comprendido entre Atalaya y la confluencia con el río Pachitea, y el Bajo Ucayali, entre la boca del Pachitea y la confluencia con el río Marañón, cerca de Nauta, donde forma el Amazonas. El Alto Ucayali está conformado por los ríos Tambo y Urubamba y discurre por un cauce algo estrecho en sus inicios y uno meándrico en la llanura amazónica. La ictiofauna sobrepasa las 150 especies de pequeño y mediano tamaño.

El Bajo Ucayali presenta un cauce meándrico, y en creciente a menudo cambia de curso, originando "cochas" o lagunas que mantienen conexión con el curso principal por intermedio de caños o "sacaritas". El fondo es blando, conformado por arcilla, arena y detritos, constitui-

yendo una fuente de nutrientes muy importante para las especies bentónicas, que llega a sostener a casi la totalidad de los recursos hidrobiológicos a través de los peces detritívoros. La ictiofauna comprende más de 300 especies de pequeño a gran tamaño, incluyendo formas muy antiguas como *Arapaima gigas* ("paiche") y *Osteoglossum bilirrhizum* ("arahuana").

En afluentes pequeños, como el río Neshuya (Pucallpa, Ucayali), es posible el reconocimiento de 80 especies entre pequeñas y medianas, representando a unas 20 familias. En lagunas fluviales como Yarina es posible la identificación de 90 especies, entre especies propias de la laguna y aquellas compartidas con el río Ucayali. Sin embargo, Imitia, una laguna de origen diferente y mayor dimensión, presenta indicios de tratarse de un centro de endemismo. Sería un gran aporte que más esfuerzos en investigación se inviertan en áreas como ésta, antes que las exploraciones petroleras aceleren el deterioro ambiental, y por consiguiente se pierdan recursos potenciales y una diversidad biológica aún escasamente conocida.

**RIO MADRE DE DIOS:** Comprende una extensa red de drenaje e incluye una gran variedad de cuerpos de agua. Puede hallarse diferentes clases de agua en áreas muy próximas. El río Madre de Dios presenta características de las dos subcuencas antes mencionadas, pero además está asociado a una mayor variabilidad climática, con cambios periódicos de temperatura («friajes») que coinciden también con una gran oferta de nutrientes de origen diverso. En cuanto a la riqueza específica, sólo en la Reserva Natural de Tambopata se ha logrado el registro de 120 especies (Chang, 1991), número que debe aumentar al realizarse mayor número de muestreos. Algo parecido se aprecia en el Parque Nacional del Manu, donde en cinco años de estudios se ha logrado la identificación de más de 160 especies en altitudes entre los 250 y 350 m. La diferencia más llamativa es la ausencia de los osteoglosiformes (*Arapaima* y *Osteoglossum*) que sí están presentes en las subcuencas del Marañón y Ucayali. Además, hay una escasa representación de familias de Siluriformes, como Doradidae, Auchenipteridae e Hypophthalmidae. En cambio, se encuentra en esta región a los Helogenidae con mayor frecuencia que en el Bajo Ucayali. Otra diferencia notoria es la ausencia de algunos géneros de Cichlidae, como *Cichla*, *Pterophyllum* y *Syphodus*.

## LOS PECES CONTINENTALES DE ALTITUDES SOBRE LOS 1000 M

Las aguas continentales a una altitud superior a los 1000 m por lo general presentan bajas temperaturas, entre 10 y 20°C, con alto contenido de oxígeno y marcada transparencia. Presentan una vegetación muy particular en las orillas de los ambientes lóticos y aguas torrentosas en los ambientes lóticos.

Ochenta especies de peces han sido registradas en aguas continentales, a altitudes superiores a los 1000 m (Tabla 1). De ellas, el 80% comprende especies de los géneros *Astroblepus*, *Orestias* y *Trichomycterus*. El 20% restante comprende siete géneros, que incluyen las dos únicas especies introducidas: *Oncorhynchus mykiss* y *Odonthestes bonariensis*, adaptadas a altitudes de 2500 a 4000 m. La mayoría de las especies nativas, son de pequeño tamaño (menores a 150 mm de longitud total). Las que habitan aguas torrentosas son menos del 40% del total y están adaptadas por modificaciones bucales y de las aletas ventrales, a fijarse a las rocas o han desarrollado mayor velocidad para evitar ser arrastrados y nadar a contracorriente. Más del 55% viven en aguas tranquilas. El género más representativo es *Orestias* y los hábitats mejor conocidos son los lagos Titicaca y Junín. Los Characidae son fusiformes, muy veloces, y con longitudes totales menores a 120 mm. Los Loricariidae tienen el cuerpo cubierto por placas y la boca modificada en una ventosa para adherirse a las rocas.

**Tabla 1.** Especies de peces de aguas continentales del Perú registradas en altitudes superiores a los 1000 m. «\*» indica especies introducidas.

**Astroblepididae**

- Astroblepus formosus* Fowler, 1945
- Astroblepus labialis* Pearson, 1937
- Astroblepus longiceps* Pearson, 1924
- Astroblepus longifilis* (Steindachner, 1883)
- Astroblepus mancoi* Myers, 1928
- Astroblepus peruanus* (Steindachner, 1875)
- Astroblepus praelitorum* Allen, 1942
- Astroblepus rosei* Eigenmann, 1922
- Astroblepus sabalo* (Valenciennes, 1840)
- Astroblepus simonsii* (Regan, 1904)
- Astroblepus stubeli* Wandolleck, 1916
- Astroblepus supramollis* Pearson, 1937
- Astroblepus tacanowskii* (Boulenger, 1890)
- Astroblepus trifasciatus* Eigenmann, 1912
- Astroblepus vanceae* (Eigenmann, 1913)

**Atherinidae**

- Basilichthys semotilus* (Cope, 1874)
- \**Odonthestes bonariensis* (Valenciennes, 1835)

**Characidae**

- Acrobrycon ipanquianus* (Cope, 1878)
- Bryconamericus diaphanus* (Cope, 1878)
- Bryconamericus grosvenori* Eigenmann, 1927
- Bryconamericus pachacuti* Eigenmann, 1927
- Creagrutus peruanus* (Steindachner, 1875)
- Ceratobranchia binghami* Eigenmann, 1927
- Ceratobranchia delotaenia* Chemoff & Machado-Allison, 1990

- Hemibrycon huambonicus* (Steindachner, 1882)
- Hemibrycon jelskii* (Steindachner, 1875)
- Hemibrycon helleri* Eigenmann, 1927

**Cyprinodontidae**

- Orestias agassii* Valenciennes, 1846
- Orestias albus* Valenciennes, 1846
- Orestias crawfordi* Tchernavin, 1944
- Orestias ctenolepis* Parenti, 1984
- Orestias cuvieri* Valenciennes, 1839
- Orestias elegans* Garman, 1895
- Orestias empyraeus* Allen, 1942
- Orestias farfani* Parenti, 1984
- Orestias forgeti* Lauzanne, 1981
- Orestias frontosus* Cope, 1876
- Orestias gilsoni* Tchernavin, 1944
- Orestias gracilis* Parenti, 1984

*Orestias gymnotus* Parenti, 1984

- Orestias hardini* Parenti, 1984
- Orestias imparae* Parenti, 1984
- Orestias incae* Garman, 1895
- Orestias ispi* Lauzanne, 1981
- Orestias jussiei* Valenciennes, 1846
- Orestias luteus* Valenciennes, 1839
- Orestias minimus* Tchernavin, 1944
- Orestias minutus* Tchernavin, 1944
- Orestias mooni* Tchernavin, 1944
- Orestias multiporos* Parenti, 1984
- Orestias nulleri* Valenciennes, 1846
- Orestias mundus* Parenti, 1984
- Orestias olivaceus* Garman, 1895
- Orestias pentlandii* Valenciennes, 1839
- Orestias polonorium* Tchernavin, 1944
- Orestias puni* Tchernavin, 1944
- Orestias richersoni* Parenti, 1984
- Orestias robustus* Parenti, 1984
- Orestias rotundipinnis* Parenti, 1984
- Orestias silustani* Allen, 1942
- Orestias taquiri* Lauzanne, 1981
- Orestias tomcooni* Parenti, 1984
- Orestias tschudii* Castelnau, 1895
- Orestias tutinu* Tchernavin, 1944
- Orestias urunii* Tchernavin, 1944
- Orestias ututo* Parenti, 1984

**Loricariidae**

- Ancistrus octo* Eigenmann, 1928
- Chaetostoma branickii* Steindachner, 1882
- Chaetostoma marmorescens* Eigenmann & Allen, 1942
- Chaetostoma mollinasum* Pearson, 1937
- Chaetostoma tacanowskii* Steindachner, 1883

**Trichomycteridae**

- Trichomycterus dispar* Tschudi, 1845
- Trichomycterus eigenmanni* (Boulenger, 1898)
- Trichomycterus fuscus* (Meyen, 1835)
- Trichomycterus oroyae* Eigenmann & Eigenmann, 1889
- Trichomycterus poeyanus* Cope, 1878
- Trichomycterus quechuorum* (Steindachner, 1902)
- Trichomycterus rivulatus* Valenciennes, 1846
- Trichomycterus tenue* (Fowler, 1945)

**Salmonidae**

- \**Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792

En las cuencas de los ríos Santa, Mantaro y Apurímac, los peces generalmente han sido colectados en afluentes menores, como quebradas o arroyos, a menudo de aguas muy limpias. En cambio, en el mismo curso del río Santa o Mantaro, cerca de ciudades, no se encuentra ictiofauna alguna, debido a la fuerte contaminación urbana y a la preferencia de los peces por las aguas limpias, pudiendo ser considerados también como organismos indicadores de aguas no contaminadas.

El género *Orestias* ha sido motivo de una exhaustiva revisión sistemática (Parenti, 1984a,b) que da como resultado final un grupo taxonómico muy diversificado, que tiene como centro de radiación el Lago Titicaca. Se reconocen 43 especies en el altiplano peruano-boliviano y la frontera chilena.

## LA BIOGEOGRAFIA FILOGENETICA DE LOS PECES DE AGUAS CONTINENTALES DE AMERICA DEL SUR

La propuesta de una hipótesis general sobre la biogeografía filogenética de los peces de aguas continentales de América del Sur ha estado y está limitada por varios factores (Vari & Weitzman, 1990). Son frecuentes en la literatura las versiones vagas o no rigurosas relacionadas a la distribución y biogeografía histórica de los peces continentales de América del Sur, por lo que se necesita de estudios filogenéticos serios como pre-requisito para la comprobación de hipótesis de biogeografía histórica. Estos factores son: 1) el estado incipiente del conocimiento sistemático al nivel de especie en la mayoría de los taxa; 2) la inadecuada información sobre la distribución de la mayoría de las especies; y 3) la escasa información sobre la historia filogenética de la mayoría de los taxa supraespecíficos. Otro factor no biológico es el conocimiento incompleto de la geomorfología y los cambios climáticos de la región.

En la familia Curimatidae, por ejemplo, un alto porcentaje de especies nominales, antes reconocidas como válidas, han sido sínónimizadas, algunas inclusive fueron clasificadas en líneas evolutivas distintas (Vari, 1988). Otro ejemplo es el estudio reciente del género *Acestrorhynchus* (Vari & Weitzman, 1990) que incrementó en 40% el número de especies conocidas a pesar de haberse publicado un trabajo de revisión sólo 14 años antes (Menezes & Gery, 1983). Un mejor conocimiento de las especies, requiere de muestreos intensivos, aplicación de nuevas técnicas, y mayor intercambio de información entre museos y especialistas.

Con estudios modernos sólidos, es posible proponer la propuesta de hipótesis que puedan ser examinadas de distintas maneras; así, los datos filogenéticos pueden ser utilizados para ilustrar dispersiones repetidas y aparente extinción. En el caso de *Orestias*, Parenti (1984b) destacó diversas incongruencias entre su esquema filogenético y trabajos previos a nivel intragenérico; en particular le fue posible demostrar que el concepto de "grupo de especies" de Villwock (1983) era inapropiado si se utilizaba la monofilia del género.

Finalmente, Vari & Weitzman (1990) reiteran la necesidad de efectuar revisiones taxonómicas, que incluyan información filogenética, antes de abarcar con amplitud hipótesis acerca de áreas de endemismo, biogeografía histórica, dispersión y extinción de especies de aguas continentales de América del Sur.

## AREAS PROTEGIDAS Y CONSERVACION DE LAS ESPECIES NATIVAS

Basado en estudios realizados en la parte alta del Parque Nacional Río Abiseo, en dos expediciones consecutivas, en 1989 y 1990, y en repetidas visitas, desde 1987 a 1991, al Parque Nacional Manu, es posible plantear algunas apreciaciones en torno a la conservación de la ictiofauna nativa.

En el Parque Nacional Río Abiseo se constató la influencia negativa de la "trucha arco iris" (*Oncorhynchus mykiss*), un salmónido introducido hace unos 30 años, que ha desplazado y depredado a las especies de *Astroblepus*, que han sufrido cambios significativos en los últimos diez años. En 1989, se constató la presencia de la especie introducida en el 50% de las estaciones de colecta y sólo en el 15% de ellas habían especies nativas. En 1990, cubriendo

mayor área, y poniendo énfasis en arroyos, se registró las especies nativas en el 50% de los ambientes y la especie introducida en el 40%. Ortega & Baltazar (1991) sugieren aplicar las siguientes medidas: 1) limitar la expansión de la trucha; 2) poner en práctica un plan de extracción selectiva y periódica para retirar los adultos de mayor tamaño; y 3) una campaña de educación, para contar con la colaboración local.

Algo similar podría ser útil para el Lago Titicaca, aunque ya está bien establecida una pesquería de consumo que abastece ciudades como Cusco y La Paz.

En el caso del río Madre de Dios, es preocupante el incremento en la deforestación y erosión de las riberas entre Laberinto y Diamante, debidas, principalmente a la búsqueda del oro, seguida del empleo de mercurio en el proceso de extracción del metal; ambos factores afectan fuertemente la diversidad de la ictiofauna y la pesca de consumo que se irá reduciendo y al mismo tiempo se expone el hombre a la contaminación por mercurio, por consumir organismos que lo acumulan.

## LITERATURA CITADA

- BOHLKE, J. E., S. H. WEITZMAN & N. A. MENEZES. 1979. Estado atual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazonica* 8: 657-677.
- CHANG, F. 1991. *Ictiofauna de la Zona Reservada de Tambopata (Madre de Dios)*. Tesis de Bachiller, Universidad de Ricardo Palma, Lima.
- MENEZES, N. & J. GERY. 1983. Seven new acestrorhynchini characid species (Osteichthyes, Ostariophysi, Characiformes) with comments on the systematics of the group. *Revue Suisse de Zoologie* 90: 563-592.
- ORTEGA, H. 1991. Adiciones y correcciones a la lista anotada de los peces continentales del Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (A) 39: 1-6.
- ORTEGA, H. & P. BALTAZAR. 1991. *Ictiofauna del Parque Nacional Río Abiseo (SAN MARTIN)*. Informe final del Museo de Historia Natural a la Asociación Peruana para la Conservación de la Naturaleza, Lima.
- PARENTI, L. 1984a. A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178 (2):110-214.
- PARENTI, L. 1984b. *Biogeography of the Andean killifish genus Orestias with comments on the species flock concept*, pp. 85-92. In: Echelle, A. A. & I. Kornfield (Eds.), *Evolution of Fish Species*. University of Maine at Orono Press, Orono.
- VARI, R. P. 1988. *The Curimatidae, a lowland neotropical fish family (Pisces, Characiformes): distribution, endemism and phylogenetic biogeography*, pp. 313-348. In: Vanzolini, P. E. & W. R. Heyer (Eds.), *Neotropical Distribution Patterns: Proceedings of a Workshop*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro.
- VARI, R. P. & S. H. WEITZMAN. 1990. *A review of the phylogenetic biogeography of the freshwater fishes of South America*, pp. 381-393. In: Peters, G. & R. Hutterer (Eds.), *Vertebrates in the Tropics*. Museum Alexander Koenig, Bonn.
- WILLWOCK, W. 1983. El género *Orestias* (Pisces: Cyprinodontidae) y el fenómeno de su especiación en el Altiplano de Perú y Bolivia. *Anales del IX Congreso Latinoamericano de Zoología (Arequipa)*, pp 59-66.

## A GENERAL OVERVIEW OF THE MONTANE AVIFAUNA OF PERU

by

JOHN P. O'NEILL

*Museum of Natural Science*

*119 Foster Hall, Louisiana State University*

*Baton Rouge, LA 70803, U.S.A.*

### ABSTRACT

In Peru, the Andes attain their most impressive size and are the geologically most diverse in all their length. Here also their influence is so pervasive that there is at least one place in each of the 24 departments that reaches more than 1000 m above sealevel; in most, the elevation reaches more than 3000 m. With such incredible topographic and geological diversity, there is a corresponding diversity in the fauna and flora. It is not surprising that the list of more than 1700 species of birds recorded in Peru is the largest for any country in the world, and that there are resident birds in every montane habitat except the fields of permanent snow and ice—but some birds are even known to roost in small ice caves in the glaciers.

The greatest avifaunal diversity occurs on the cool, wet eastern slopes and in the hills and low mountains facing the Amazonian lowlands, but even the driest deserts support a variety of birds that are well adapted to live there. Some of the birds with the most restricted distributions are those inhabiting the isolated woodlands on the western slopes, including the small patches of *Polylepis* forests in the highest parts of the cordilleras. The presence of deep river canyons, such as those formed by the Huallaga, Marañón, and Urubamba Rivers where they cut through the easternmost Andes, as well as other natural barriers, serve to isolate upper elevation populations of birds and other organisms, forming distinct species and subspecies. Approximately 930 of the 1678 species listed in Parker *et al.* (1982), or 55% of the avifauna, occurs above 1000 m. With the upper elevations being the least studied, it is likely that more than 60% of Peru's avifauna will be found to be montane in distribution. At the level of family this figure is even more impressive, with 71 of the 88 families of birds known from Peru having a montane distribution. Of the 17 non-montane families, 11 are restricted to the sea and shore, and only 6 to the Amazonian lowlands.

Not only are the montane habitats biologically the most diverse, but they are also ecologically the most fragile. They are subjected to torrential rains, earthquakes, storms with high winds, and the most intense solar radiation of any part of the country. These habitats are mainly protected from the effects of these forces by their great variety of vegetational cover. Not only are they ravaged by natural causes, but now the effects of an expanding human population is taking its toll. Increasing conservation efforts, coupled with the rational use of all habitats, is the most important and critical process facing Peru today. The future of wildlife and the future of mankind in all of Peru, as well as in most of South America, depends upon the Andes for their continued existence.

### RESUMEN

En el Perú se presenta la parte de la cordillera de los Andes más impresionante y geológicamente más diversa de toda su longitud. Su influencia en el Perú es tan marcada que hay por lo menos un punto en cada uno de los 24 departamentos que sobrepasa los 1000 m de altitud. En la mayoría de los departamentos la altitud alcanza 3000 m o más. Con tanta diversidad geológica y topográfica, hay una diversidad correspondiente en la flora y fauna. El Perú, con más de 1700 especies de aves registradas dentro de sus límites internacionales, tiene la avifauna más grande, no sólo de América del Sur sino de todos los

países del mundo. Hay aves residentes en todos los hábitats montañosos, excepto en la nieve permanente de los glaciares, aunque se sabe que algunas aves frecuentan cuevas pequeñas en el hielo.

La avifauna más diversa ocurre en la vertiente oriental, húmeda y fría, y en las montañas bajas situadas frente a la selva baja; sin embargo, aún los desiertos más áridos soportan una variedad de aves que están bien adaptadas a vivir ahí. Algunas de las aves con distribuciones muy restringidas son aquellas que habitan los bosques aislados de la vertiente occidental, incluyendo los fragmentos de bosques de *Polylepis* en las partes más altas de las cordilleras. La presencia de cañones profundos como los formados por los ríos Huallaga, Marañón y Urubamba, donde estos atraviesan el extremo oriental de los Andes, en adición a otras barreras naturales, sirve para aislar en las partes más altas las poblaciones de aves y otros organismos, formando así especies y subespecies diferentes. Aproximadamente 930 de las 1678 especies de aves listadas en Parker *et al.* (1982), o sea el 55% de la avifauna, ocurren sobre los 1000 m. Puesto que las partes más elevadas han sido las menos estudiadas, es probable que más del 60% de la avifauna en el Perú presente una distribución montaña. Al nivel de familia, esta cifra es aún más impresionante. 71 de las 88 familias conocidas del Perú tienen una distribución montaña. De las 17 que no ocurren en la zona montaña, once están restringidas al mar o sus playas y sólo seis a las partes bajas amazónicas.

Los hábitats montañosos no son sólo biológicamente los más diversos del Perú, sino también los más frágiles ecológicamente. Ellos están sujetos a lluvias torrenciales, a terremotos, a tormentas con fuertes vientos y a la radiación solar más intensa de cualquier parte del país. Estos hábitats están siendo principalmente protegidos de estas fuerzas por la gran variedad de la cobertura vegetal. Además, están siendo afectados por la expansión de la población humana. El incremento de los esfuerzos para la conservación, acompañado por el uso racional de todos los hábitats, es el proceso más importante y crítico que enfrenta hoy en día el Perú. El futuro de la vida silvestre y del ser humano en el Perú, así como en la mayor parte de América del Sur depende en los Andes para su existencia futura.

---

When one looks at a map of South America, two major landforms are instantly visible; the massive chain of the Andes mountains encircles half of the continent from the eastern tip of the Paria Peninsula of Venezuela west and south to the tip of Tierra del Fuego, and the massive Amazonian river system drains the central two-thirds of the entire continent. In this volume, we are concentrating on the fauna and flora of the Peruvian portion of the Andes, and will be concerned with everything that occurs above the 1000 m elevation level. My purpose is to use birds, the most well-known and well documented group of vertebrates, to illustrate the incredible diversity of the Peruvian Andes, and the need to protect them and use them in a rational manner.

By the end of the Tertiary the Andes were developing and being colonized by birds, especially from the nearby lowlands, but it is in the Quaternary that Andean bird speciation and distribution was most active (Haffer, 1974).

Most of the Andean chain is above 3000 m, with a series of high cordilleras that reach to more than 3500 m, and a number of peaks that are more than 5000 m. The highest peak in the entire chain, Aconcagua on the Chilean-Argentinian border, reaches an astounding 6960 m, but the highest peak in Peru, Nevado Huascarán in the Cordillera Blanca, in the department of Ancash, at 6768 m, is not far behind. The lowest and most isolated part of the Peruvian Andes is found in the Cordillera Divisor, an area of low hills in the department of Ucayali on the Peru-Brazil border that reach to a height of only 700 m (and thus will not be covered here). The influence of the Andes in Peru is so pervasive that there is at least one point in each of the 24 departments that is over 1000 m in elevation. In extreme northern Peru, in the departments of Lambayeque and Piura, is the lowest pass through the Andean chain (ca. 2000 m) between Venezuela and Tierra del Fuego. Here we will not only be concerned with the montane fauna

and flora, but with how this low pass, called the North Peruvian Low (Abra Porculla in Peru), serves to separate the Andean biota north of it to Venezuela from that south of the pass to Tierra del Fuego, as well as allowing organisms from Amazonia to pass westward to the Pacific lowlands, and vice-versa. No other low barrier has had such a profound effect on the distribution and evolution of Andean organisms. Through the fortuitous outcome of national borders, Peruvian territory includes lands on both sides of the Low, one of the major factors that causes the diversity of birds in the Peruvian Andes to be the highest in the continent. Although the mountains are relatively narrow in the north (approximately 350 km), they widen to the south where they are split into two major chains, the eastern and western Andes, by a wide inter-montane, high-elevation plateau, the altiplano. The widest part of the altiplano (approximately 250-300 km) is shared by Peru and Bolivia, but over half of it is in Peru.

The Peruvian Andes and their biota have been shaped by many factors, including geographic position within the South American continent, wind and ocean currents, volcanic activity, and, most importantly, the Pleistocene fluctuation of climates in wet and dry cycles. Through these climatic cycles, wet and dry periods have alternated as water has been tied up in glaciers and, alternatively, released through glacial melting; the water, humidity, and temperature levels have varied, both in extremes and in elevational extent. As these cycles varied, the lushness of vegetation in particular areas also cycled and in wet periods populations of forest plants and animals dispersed across barriers and colonized new areas; in dry periods the populations that dispersed from their original areas were often isolated from these close relatives and in this isolation evolved into new and separate species, incapable of interbreeding with members of the formerly united population.

The relatively young Peruvian Andes are still ever-changing, with a number of active or dormant volcanoes, especially in the south, and with earthquakes being regularly felt over the entire country. Much of the water that flows into the Amazon river system originates in the Peruvian Andes, and indeed the area most distant from the mouth of the river is a tributary of the Apurímac River that is born in the high peaks on the border of the departments of Apurímac and Ayacucho.

The mighty rivers that flow out of the Peruvian Andes, the Apurímac, Ene, Urubamba, Marañón, Huallaga, and Ucayali, all have had a major effect on the evolution of plants and animals, from the eroding out of huge canyons that separate high mountain areas, to creating deep intermontane canyons that host isolated desert areas, and in acting as barriers to lowland organisms that seem incapable of crossing even the short distances across them. One of the most important functions of these rivers, however, is to carry moisture back to Amazonia where it is recycled as the rain that is swept to the west and up the eastern slopes of the mountains, creating some of the wettest montane forests in the world. At the opposite extreme are the slopes facing the Pacific ocean where coldwater currents and upwellings effectively trap the near-coast moisture, and keep all but the most highly adapted vegetation from gaining a foothold, and thus forming a cool desert of a type found in only a few places on earth.

That the Andes are geologically and geographically diverse, and that their position within what is now Peruvian territory is strategically important for them to sustain an incredibly diverse fauna and flora, is a fact. What I would like to accomplish in this paper is to show their effect on birds, the most well-known and documented group of vertebrates in the country.

Using Parker *et al.* (1982), I calculated that there are approximately 930 species out of a total of the 1678 that appear in the book (the unofficial total species recorded in Peru is now 1702) and that occur above 1000 m elevation, and which will therefore be considered in this paper. This is approximately 55% of the total avifauna. Recognizing that the Andean habitats

in Peru are the least studied, and thus biologically the least well-known part of the country, it is almost certain that the percentage of bird species inhabiting the Andes will eventually reach or pass 60%. Looking at the data at the level of family is even more impressive: 71 of the 88 families of birds recorded in the country inhabit montane areas; of the 17 that are not montane, 11 are restricted to the sea or its beaches, and six to the lowland forests east of the Andes.

Although the earliest colonization of the Andes by birds was probably from the nearby lowlands (Haffer, 1974), a strong "Patagonian" element from the south soon came up through the evolving highlands. Today the central and southern Andes of Peru support many species of Tyrannidae, Furnariidae, and Emberizidae that are most closely related to forms in the south; very few of these reach northern Ecuador and even fewer get to Colombia and Venezuela. This southern element is most well-represented in the altiplano and in the drier, rockier western slopes, habitats that are most like the often barren, windswept southern plains of the tip of the continent. Here we may also add a radiation of the grassland Tinamous of the genus *Nothoprocta*, three species of Thinocoridae, a rhea, *Pterocnemia pennata*, and others. In the altiplano, which is dotted with lakes and marshes, there are also more northerly elements such as grebes, Podicipedidae, waterfowl, Anatidae (some may also be southerly in origin), vultures, hawks, and falcons, Cathartidae, Accipitridae, and Falconidae, the plovers, *Vanellus resplendens* and *Charadrius albicola*, an avocet, *Recurvirostra andina*, a stilt, *Himantopus himantopus*, and a gull, *Larus serranus*, doves and pigeons, Columbidae (some species may be southern in origin), a terrestrial owl, *Athene cunicularia*, a few Caprimulgidae and Apodidae, a terrestrial woodpecker, *Colaptes rupicola*, and several swallows, Hirundinidae. Most of the families of lowland tropical origin are absent, but there are a variety of hummingbirds, Trochilidae, and some Tyrannidae and Emberizidae that may also have lowland origins.

The southern three-quarters of the western slopes of the Peruvian Andes have the least diverse avifauna, but there are a wide variety of habitats and much endemism. In the northern quarter there are rich, continuous humid temperate forests, but at about the level of Chiclayo, department of Lambayeque, these forests begin to be patchy, and the patches decrease in size to the south until they disappear in the department of Huancavelica. These humid forests support an avifauna that has its origin in many places, but there are a variety of tropical groups, such as Psittacidae, Trochilidae, Troganidae, Formicariidae, Cotingidae (including the endemic *Ampelion stressemanni* in the southern patchy woodlands), and Emberizidae (Thraupinae), which are found as far south as the forests exist. In the north, where the forests are more continuous and botanically rich, there are many more tropical forms, including Cracidae, Momotidae, and Dendrocolaptidae, among others. The highest ridges in the hills of the Bosque Nacional de Tumbes barely qualify for inclusion in this discussion, but support the richest of the western humid subtropical forests, and have a correspondingly varied avifauna with lots of species of Amazonian and Mesoamerican origin (although the resident form is usually differentiated at the subspecific level).

On most of the western slopes below the 2500 m level, there are only arid habitats with a low avian diversity, but with fair endemism at the species level. Furnariidae, Emberizidae, Tyrannidae, and Trochilidae predominate, but with a scattering of species of other, often more tropical, families. For a schematic presentation of the habitats of the central and southern parts of the western slopes see Koepcke (1964), in which she presents a cross-section of the sixteen habitats she recognizes from sea-level to the level of permanent snow. Since the waters off the Peruvian coast are cold, clouds are not able to release their water until they meet up with the Andean slopes somewhat inland, and thus the lower vegetation zones are extremely poor in diversity. Just at the level at which the ocean-produced clouds meet the tops of hills fairly

close to the coast, the amount of water is great enough to form a mist and in the winter the land is actually wet enough to allow the growth of bushes and small trees. This very specialized habitat, which is otherwise surrounded by dry desert, is known as the "lomas" formation. When the mist causes leafing and blooming of the vegetation, a number of species that would otherwise not exist in such a barren desert habitat are found there, some as residents and others just as breeding birds. This is a uniquely Peruvian habitat and is under great pressure from livestock that eat seedlings and adult plants, as well as from humans who seek firewood; some "lomas", especially larger ones such as that of Lachay, are being protected, but many have almost been eliminated.

In the northern third of the country there are also vast tropical and subtropical deciduous forests that give way to desert scrub not covered here. The deciduous forests host many endemic species of birds (as well as other organisms), the origins of which are a mixture of Central American and Amazonian.

From approximately 1500 m up, on most of the southern three-quarters of the slopes, there are scattered areas of rocks with grasses and cacti of various kinds. When these also contain terrestrial bromeliads, they are often inhabited by one of the five species of Inca-Finches, genus *Incaspiza* (Emberizidae), which are all endemic to Peru. As one proceeds up the western slope the amount of vegetation increases from almost none (scattered groups of *Tillandsia* bromeliads that subsist on sand), to areas with cacti and small bushes, and on to scattered, isolated woodlands mentioned previously. At timberline, bunch grasses take over, and above that, just below permanent snow, are communities of cushion plants and other flora highly specialized for an existence in intense solar radiation, high winds, and great temperature and humidity fluctuations. Even at these very high elevations of 4000 m or more there are birds such as a Furnariid, *Cinclodes palliatus*, a Trochilid, *Chalcostigma olivacea*, Emberizids, *Diuca* and *Phrygilus*, a Tinamid, *Tinamotis pentlandii*, and, in wetter areas, a Charadriiid, *Phegornis mitchelli*, and a Thinocorid, *Attagis gayi*.

Scattered along the uppermost slopes of the eastern and western Andes at elevations of mostly more than 3500 m are the isolated woodlands of *Polylepis*, one of the highest growing groups of trees in the world. There are a number of birds endemic to these woodlands, but one of the most interesting is the Giant Conebill, *Oreomanes fraseri*, an Emberizid (Thraupinae) colored rusty below and gray above, similar to the two most prominent colors of the ever-peeling *Polylepis* bark. The unique and special birds of these distinctive and endangered woodlands are discussed by Fjeldsa (1992).

In the canyons cut into the mountains by the Marañón, Urubamba, Apurímac, Mayo, Ene, and Alto Huari-Huari rivers there are areas of dry forest and desert, that of the Marañón having many endemic species of birds, including a Columbid, *Columba oenops*, a Psittacid, *Forpus xanthops*, Furnariids, *Synallaxis maranonica*, *Thripophaga berlepschi*, and *Phacellodomus dorsalis*, a Rhinocryptid, *Melanopareia maranonica*, a Turdid, *Turdus maranonicus*, and the Emberizids, *Thlypopsis inornata*, and *Incaspiza watkinsi*, among others, as well as endemic subspecies of many birds of the arid habitats of the western slopes. Additionally there are endemic subspecies of several widespread South American dry habitat birds such as the furnariid *Phacellodomus rufifrons*, the Formicariid *Thamnophilus punctatus*, and the Emberizids, *Coryphospingus cucullatus* and *Emberizoides herbicola*.

Other intermontane river valleys have some of the same widespread dry habitat species, but birds of distributional interest include the Bucconid, *Nystalus chacuru*, in the Apurímac, the Emberizids, *Tangara cayana* in the Mayo and the recently-described *Tangara meyerdeschauenseei* in the Huari-Huari.

Not only do these deep canyons often support isolated bird populations on their floor, they also often form a barrier to the north-south distribution of high-mountain forms on either side. This is especially noticeable where the Huallaga canyon cuts through the Carpish region of the department of Huánuco. Different forms of the hummingbirds of the genus *Metallura* are found in the mountains to either side of the gap (*M. thereseae* to the north, *M. eupogon* to the south), and the same is true of subspecies of the Emberizid (Thraupinae) *Diglossa lafresnayii*.

It is, however, on the eastern slopes of the easternmost of these incredible mountains that one finds the greatest diversity of organisms, and the birds are among the most notable. Although the east-facing slopes are the wettest, in most areas enough moisture passes over the top to produce some humid forest on the uppermost west-facing slopes. As one would expect, the birdlife of the eastern slopes has the greatest proportion of species that are derived from the nearby lowlands. The avifauna on the west-facing slopes just over the crest is mainly derived from the east, and is usually made up of little more than a depauperate subset of east slope species. These eastern Andes have an incredible diversity of Psittacids, Trochilids, Ramphastids, Furnariids, Cotingids, Tyrannids, and Emberizids (especially Parulinae, Thraupinae and Emberizinae), which make up most of the birds that we think of as being so characteristic of tropical montane forests.

Although most of the west-facing forests on the westernmost portion of the eastern Andes do not have an avifauna much different from their counterparts on the other side of the crest, the isolated Bosque de Ampay, on the mountain of the same name above Abancay in the department of Apurímac, hosts a humid temperate forest that is dominated by *Podocarpus* and has several endemic birds, including an isolated, unnamed form of the hummingbird genus *Taphrospilus*, a Furnariid, *Synallaxis courseni*, and an isolated subspecies of the Emberizid, *Atlapetes rufigenis forbesi*.

Another distinctive zone is the area of block-faulted low mountains between the Ríos Mayo and Huallaga, mainly in the department of San Martín. Although they reach only about 1300 m elevation, they are covered with a white sand and thus support a very distinctive vegetation, characteristic of poor soils. This is reflected in the avifauna too, with isolated populations of the Trochilid, *Campylopterus villaviscensio*, the Cotingid, *Cotinga cotinga*, the newly described Formicariid, *Herpsilochmus parkeri*, the Furnariid, *Phacellodomus rufifrons*, the Troglodytid *Henicorhina leucoptera*, and the Emberizid (Thraupinae), *Tachyphonus phoeniceus*.

On the western side of the valley of the Río Mayo and up into its headwaters is an area of lush humid subtropical and temperate forest that seems to be another somewhat isolated center of endemism. Most species found there have relatives north of the nearby North Peruvian low, and some have only relatively recently been described. The unique small owl, *Xenoglaux loweryi*, the antpitta *Grallaria carrikeri*, and a distinctive subspecies of the wren *Thryothorus euophrys schulenbergi*, are all restricted to the region. The one major collection from this region has not yet been analyzed carefully at the subspecific level, but there will certainly be other new or restricted forms among the material.

Probably the largest area in the Peruvian Andes that is totally unknown is the range of low mountains between the Huallaga and Ucayali rivers. It is unlikely that many of the ridges exceed 1200 m, but because they are completely isolated from the main Andes, they will surely harbor many of the species and genera we now know are unique to such outlying ridges: the Trochilids *Phlogophilus hemileucurus* or *H. harterti*, *Heliodoxa branickii* or *H. gularis*, the Cotingid *Lipaugus subalaris*, the monotypic *Oxyruncus cristatus*, the Tyrannids, *Hemitriccus cinnamomeipectus* or *H. rufigulare*, and the Emberizid (Thraupinae) *Chlorothraupis carmioli*.

Other isolated areas along the eastern Andes include the Cerros del Sira in the department of Huánuco, with several endemic forms including the Emberizid (Thraupinae) *Tangara phillippii*, and the Cordillera Vilcabamba in the department of Cuzco with many undescribed, but endemic forms, including the Furnariid *Schizoeaca vilcabambae*, and the Emberizid (Thraupinae) *Hemispingus parodii*.

Additionally, there are many outlying ridges that are high enough to have endemic forms, but have yet to be surveyed. At this time terrorism and coca growing are both most active in areas adjacent to many of these most interesting montane islands, precluding their investigation until changes make them reachable in relative safety.

The eastern slopes of the Peruvian Andes are without doubt the most diverse of the entire chain, and this high diversity certainly applies to birds. From the scattered areas of puna/páramo well above timberline down through timberline bamboo and fern thickets into wet temperate forest and on down through wet subtropical forest to the upper tropical forest just above the vast Amazonian plain, this unique diversity is irreplaceable. The lower areas, especially upper tropical and lower subtropical zones, have relatively good soils, a pleasant climate, and are rapidly being cleared and used for agriculture and other human necessities. The rapidity with which these areas are being eliminated from the face of the earth is astounding. Conservationists the world over cry out for rainforest protection, but few people seem to recognize that the lower montane forests exist only in a narrow band along the base of the Andes, and that a relatively small amount of clearing can remove a great percentage of it in a very short time. Clearing millions of hectares of lowland forest still leaves millions more; clearing millions of hectares of lower montane forest removes a great portion of it forever with no more to clear. As a biologist, I view the Andes as one of the most complex and incredible evolutionary showcases in the world, and for this alone they are worth protecting. Man, however, has been in the Andes for thousands of years and is a major part of them. In the last 100 years or so the human population in the Andes, especially in the forested areas, has mushroomed, and there is no indication that this population growth will slow much in the near future. The interaction between the Andean forests and the rivers that are born in them and the lowland forests and their rivers is probably the single most important connection between man and the environment. Because of major forest destruction we already see that the water cycle is speeding up--water now runs unchecked out of many cutover montane areas rather than being released slowly from a vast network of epiphyte-filled forests; there is a great increase of silt in the lowland rivers, affecting aquatic organisms in many ways. Deforestation in the highlands of Peru may be affecting climates in areas as far away as Eastern Brazil or further. Additionally the smoke from the burning of felled forest fills the atmosphere with pollution and alters the amount of light reaching the earth.

The Peruvian Andes are biologically the most diverse in the entire chain, and they also have the greatest effect on the climate of the South American continent. Of the 112 species of birds endemic to Peru, all but six are Andean in distribution (Appendix). The conservation of the Andean habitats for the sake of their fauna and flora is important enough, but conserving them for their influence on the watersheds and climate that affect the future of people in Peru and elsewhere in the world, should make such action of critical concern. In Peru alone we see the unique western forests and the *Polylepis* woodlands being destroyed by livestock for food and by humans for agriculture, firewood and lumber; the few large puna zone lakes are being polluted and have had trout introduced so that native fish are essentially gone; the grasslands and shrublands of the punas and páramos are often overgrazed by livestock and some areas are heavily cultivated; the temperate forests, which are generally too wet for agriculture, are now

beginning to be cleared for livestock and limited use for high-elevation crops like potatoes; the richer soils of the subtropical and upper tropical zones have accelerated forest clearing to the point that intact areas to consider saving are almost nonexistent (this compounded in complexity by their use for coca growing and the inherent problems that brings); high elevation rivers are now often highly polluted from mining operations, often directly killing many aquatic organisms, and indirectly leading to the death of others. The Andes are truly under threat, but their value to a country like Peru is inestimable. Aside from their value as a living laboratory of evolution for the future generations of the country, they are the key to most of South America's climate (and thus its agriculture), and lastly, they are among the most beautiful mountains on earth and have a tourism value to Peru that cannot be adequately calculated.

#### LITERATURE CITED

- FJELDSA, J. 1992. Un análisis biogeográfico de la avifauna de los bosques de queñoa (*Polylepis*) de los Andes y su relevancia para establecer prioridades de conservación. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (Lima) 21: 207-221.
- HAFFER, J. 1974. Avian Speciation in Tropical South America. *Publications of the Nuttall Ornithological Club* 14:1-390.
- KOEPCKE, M. 1964. *Las Aves del Departamento de Lima*. Talleres Gráfica Morsom, Lima.
- PARKER, T. A., III, S. A. PARKER, & M. A. PLENGE. 1982. *An Annotated Checklist of Peruvian Birds*. Buteo Books, Vermillion, South Dakota.

## APPENDIX

Species of birds endemic to Peru. The six species asterisked are non-Andean in distribution.

<b>Family Tinamidae</b>	<i>Colaptes atricollis</i>	<i>Ochthoeca piurae</i>
<i>Nothoprocta tacazanowskii</i>	<b>Family Furnariidae</b>	<i>Tumbezia salvini</i>
<i>Nothoprocta kalinowskii</i>	<i>Geositta peruviana</i>	<i>Myiarchus semirufus</i>
<b>Family Podicipedidae</b>	<i>Geositta saxicolina</i>	<b>Family Pipridae</b>
<i>Podiceps tacazanowskii</i>	<i>Geositta crassirostris</i>	<i>Pipra coeruleocapilla</i>
<b>Family Cracidae</b>	<i>Upucerthia serrana</i>	<b>Family Cotingidae</b>
<i>Penelope albipennis</i>	<i>Cinclodes palliatus</i>	<i>Ampelion sclateri</i>
<b>Family Rallidae</b>	<i>Cinclodes tacazanowskii</i>	<i>Ampelion stremanni</i>
<i>Rallus peruvianus</i>	<i>Leptasthenura pileata</i>	<i>Pipreola pulchra</i>
<b>Family Columbidae</b>	<i>Leptasthenura xenothorax</i>	<i>Conioptilon mcilhennyi</i>
<i>Columba oenops</i>	<i>Synallaxis courseni</i>	<i>Phytotoma raimondii</i>
<b>Family Psittacidae</b>	<i>Synallaxis maranonica</i>	<b>Family Hirundinidae</b>
<i>Forpus xanthops</i>	<i>Synallaxis zimmeri</i>	<i>Tachycineta stolzmanni*</i>
<i>Otus marshalli</i>	<i>Cranioleuca furcata</i>	<b>Family Troglodytidae</b>
<i>Otus petersoni</i>	<i>Cranioleuca marcapatae</i>	<i>Thryothorus eisenmanni</i>
<i>Otus roboratus</i>	<i>Cranioleuca albicapilla</i>	<i>Henicorhina leucoptera</i>
<i>Xenoglaux loweryi</i>	<i>Siptornopsis hypochondriacus</i>	<b>Family Muscicapidae</b>
<b>Family Trochilidae</b>	<i>Schizoeaca palpebralis</i>	<i>Turdus maranonicus</i>
<i>Phaethornis koepckeae</i>	<i>Schizoeaca vilcabambae</i>	<b>Family Emberizidae</b>
<i>Chlorostilbon auratus</i>	<i>Schizoeaca helleri</i>	Subfamily Thraupinae
<i>Leucippus baeri</i>	<i>Asthenes cactorum</i>	<i>Nephelornis oneilli</i>
<i>Amazilia viridicauda</i>	<i>Asthenes ottonis</i>	<i>Tangara meyerdeschauenseei</i>
<i>Phlogophilus harterti</i>	<i>Asthenes virgata</i>	<i>Iridosornis reinhardti</i>
<i>Oreotrochilus stolzmanni</i>	<i>Thripophaga berlepschi</i>	<i>Wetmorethraupis sterrhopteron</i>
<i>Oreotrochilus melanogaster</i>	<i>Phacellodomus dorsalis</i>	<i>Butthraupis aureodorsalis</i>
<i>Aglaeactis castelnauii</i>	<i>Simoxenops ucyalae</i>	<i>Ramphocelus melanogaster</i>
<i>Aglaeactis aliciae</i>	<b>Family Formicariidae</b>	<i>Thlypopsis pectoralis</i>
<i>Helianzelus regalis</i>	<i>Herpsilochmus parkeri</i>	<i>Thlypopsis inornata</i>
<i>Polyonymus caroli</i>	<i>Myrmoborus melanurus</i>	<i>Hemispingus parodii</i>
<i>Metallura odomi</i>	<i>Pithys castanea*</i>	<i>Hemispingus rufosuperciliaris</i>
<i>Metallura theresiae</i>	<i>Formicarius rufifrons*</i>	Subfamily Emberizidae
<i>Metallura eupogon</i>	<i>Grallaria eludens*</i>	<i>Atlapetes rufigenis</i>
<i>Taphrolesbia griseiventris</i>	<i>Grallaria andicola</i>	<i>Sporophila simplex</i>
<i>Oreonympa nobilis</i>	<i>Grallaria carrikeri</i>	<i>Sicalis raimondii</i>
<i>Loddigesia mirabilis</i>	<i>Grallaria erythroleuca</i>	<i>Poospiza alticola</i>
<b>Family Capitonidae</b>	<i>Grallaria capitalis</i>	<i>Poospiza rubecula</i>
<i>Eubucco tucinkae*</i>	<i>Grallaria blakei</i>	<i>Poospiza caesar</i>
<b>Family Ramphastidae</b>	<i>Grallaricula ochraceifrons</i>	<i>Incaspiza personata</i>
<i>Aulacorhynchus huallagae</i>	<b>Family Rhynocryptidae</b>	<i>Incaspiza pulchra</i>
<b>Family Picidae</b>	<i>Melanopareia maranonica</i>	<i>Incaspiza ortizi</i>
<i>Picumnus steindachneri</i>	<i>Scytalopus macropus</i>	<i>Incaspiza laeta</i>
<i>Picumnus subtilis</i>	<b>Family Tyrannidae</b>	<i>Incaspiza watkinsi</i>
	<i>Anairetes agraphia</i>	<i>Piezorhina cinerea</i>
	<i>Leptopogon tacazanowskii</i>	Subfamily Icterinae
	<i>Poecilotriccus albifascies</i>	<i>Cacicus koepckeae*</i>
	<i>Hemitriccus cinnanomeipectus</i>	

# SYSTEMATICS AND BIOGEOGRAPHIC ANALYSES OF FOUR SPECIES OF *STURNIRA* (CHIROPтерA: PHYLLOSTOMIDAE), WITH EMPHASIS ON PERUVIAN FORMS

by

VICTOR PACHECO

Museo de Historia Natural,  
Universidad Nacional Mayor de San Marcos,  
Apartado 14-0434, Lima-14, Perú

and

BRUCE D. PATTERSON

Division of Mammals, Field Museum of Natural History  
Chicago, IL 60605, U.S.A.

## ABSTRACT

Analyses of morphological and genetic differentiation are presented for four New World leaf-nosed bats of the genus *Sturnira*, *S. erythromos*, *S. bogotensis*, *S. oporophilum* and *S. ludovici* in order to clarify their taxonomic status. Analysis of nongeographic variation showed significant sexual dimorphism for *S. oporophilum* and *S. ludovici*, but not for *S. erythromos* or *S. bogotensis*. We conducted an UPGMA cluster analyses for the four species to understand patterns of distribution through most of their range in South America.

Morphological and genetic variation is later examined in relation to major geographic features of Peru, such as the Río Marañón and the Huancabamba Depression. Morphological data were regressed on elevation and latitude; and Nei's and Roger's genetic distances were correlated with linear and indirect geographic distance using Mantel tests. Regression results showed no correlations of elevation ( $R^2=0.080$ ) and latitude ( $R^2=0.067$ ) with morphological data for *Sturnira erythromos*. For *S. bogotensis*, *S. oporophilum* and *S. ludovici*,  $R^2$  values for elevation were also not significant. Mantel test results showed that geographic distances among populations of *Sturnira erythromos* explained a significant percentage of genetic differentiation. Nei's genetic distance was significantly correlated ( $P<0.005$ ) with both linear (0.4643) and indirect geographic distances (0.5411). These suggest that the isolation-by-distance model (Wright, 1943) is appropriate for interpreting the genetic variation of *S. erythromos* samples. Geographic features such as the Río Marañón and Huancabamba Depression apparently do not influence levels of genetic differentiation in this species, as they do for some reptiles, frogs, birds and rodents.

## RESUMEN

Se presenta un análisis de diferenciación morfológica y genética para cuatro murciélagos del género *Sturnira*, *S. erythromos*, *S. bogotensis*, *S. oporophilum* y *S. ludovici*, con el fin de aclarar sus estados taxonómicos. El análisis de variación no-geográfica mostró dimorfismo sexual significativo para *S. oporophilum* y *S. ludovici*, pero no para *S. erythromos* o *S. bogotensis*. Continuamos luego con un análisis de agrupación UPGMA para las cuatro especies, para entender los patrones de distribución a través de la mayor parte de su distribución en Sudamérica.

Después se examinó la variación morfológica en relación a importantes factores geográficos del Perú, tales como el Río Marañón y la Depresión de Huancabamba. Se regresionó los datos morfológicos

con elevación y latitud; las distancias genéticas de Nei y de Roger fueron correlacionadas con las distancias geográficas lineales e indirectas usando la prueba de Mantel. Los resultados de la regresión no mostraron correlación alguna de la elevación ( $R^2=0.080$ ) o latitud ( $R^2=0.067$ ) con los datos morfológicos para *Sturnira erythromos*. Para *S. bogotensis*, *S. oporaphilum* y *S. ludovici*, los  $R^2$  para elevación poco fueron significativas. La prueba de Mantel muestra que las distancias geográficas entre las poblaciones de *Sturnira erythromos* explican un porcentaje significativo de la diferenciación genética. La distancia genética de Nei fue correlacionada significativamente ( $P<0.005$ ) con las distancias lineales (0.4643) y las geográficas indirectas (0.5411). Esto sugiere que el modelo de aislamiento por distancia (Wright, 1943) es apropiado para interpretar la variación genética de las muestras de *S. erythromos*. Factores geográficos tales como el Río Marañón y la Depresión de Huancabamba aparentemente no influencian sobre los niveles de diferenciación genética en esta especie, como si lo hacen para algunos reptiles, anfibios, aves y roedores.

## INTRODUCTION

The resolution of systematic studies on Neotropical bats has increased substantially in recent years due to the availability of modern techniques, with electrophoretic methods of studying allozymes one of the most widely used. For New World bats of the genus *Sturnira*, interest has mainly focused on the phylogenetic relationships within the Phyllostomidae, whether *Sturnira* belongs to the subfamily Stenodermatinac or instead represents a subfamily in its own right (for a review see Pacheco & Patterson, 1991). Phylogenetic relationships within the genus have recently been analyzed using morphological and genetic characters (Pacheco & Patterson, 1991). However, the taxonomic status of some *Sturnira* species is still poorly understood.

*Sturnira bogotensis* was initially reported as a subspecies of *Sturnira lilium*, based on the large size of specimens from La Uribe, Colombia (Shamel, 1927). De la Torre (1961), in his revision of the genus *Sturnira*, recognized *bogotensis* as a large subspecies of *erythromos*, but considered *bogotensis* as a northern race of *erythromos*. Handley (1976) reported *erythromos* and *bogotensis* from Venezuela, granting species rank to *S. bogotensis* without comment on its morphological differentiation. However, he later cited sympatry of both taxa as the basis for this action (Handley, pers. comm.). Linares (1986) also recognized *S. bogotensis* as a species, distinguishing it from *S. erythromos* by the absence of bilobate upper incisors; however, he acknowledged the subtle nature of the distinction and the difficulty of a correct identification. Because of its large size, *S. bogotensis* has been commonly misidentified and allied to either *S. oporaphilum* or *S. ludovici*. De la Torre (1961) showed that *bogotensis* was incorrectly considered a synonym of *S. ludovici* by Hershkovitz (1949), but the misplacement continued. Jones & Carter (1976) suggested that *oporaphilum* and *bogotensis* were related to *ludovici*, but that they might be valid species or subspecies. Koopman, in recent studies on the genus *Sturnira* reported divergent conclusions, calling the eastern Peruvian samples *S. ludovici* (Koopman, 1978), *S. bogotensis* (Koopman, 1982), and lastly *S. oporaphilum* (in Anderson et al., 1982). He still maintains this view in which *oporaphilum* is distributed in Peru and Bolivia and *ludovici* replaces it to the north (Koopman, pers. comm.), a similar result reported by de la Torre (1961). This view clarifies much of the confusion, but implies that neither *S. bogotensis* Shamel, 1927 nor *S. ludovici* Anthony, 1924 are present in Peru. Finally, Pacheco & Patterson (1991) found *S. erythromos* and *S. bogotensis* to be closely related as a pair, sister group. Here, we recognize *S. erythromos*, *S. bogotensis*, *S. oporaphilum*, and *S. ludovici* as distinct taxa, following Handley (1976) and Pacheco & Patterson (1991). The intent of this article is to clarify their taxonomic status through most of their distributional range, emphasizing data from Peruvian populations.

Detailed studies of morphological variation of species of *Sturnira* throughout their distribution ranges have not been conducted, except for *Sturnira magna* (Tamsitt & Valdivieso, 1986). The preceding taxonomic controversies stem from this imprecise and outdated taxonomic history. We analyze morphological variation within populations of *Sturnira erythromos*, *S. bogotensis*, *S. oporophilum*, and *S. ludovici* at various localities spread over South America, with emphasis on the Peruvian region, to investigate and further refine species limits. Analysis of allozyme variation based on starch gel electrophoresis was also conducted, but restricted to Peruvian populations because of the availability of tissue samples.

Subsequently, we look for patterns of distribution based on within-species variation that might be related to geographic features. Zoogeographic studies of Peru have often emphasized the role of geographic features such as the Río Marañón or the Huancabamba Deflection (Duellman, 1979; Vuilleumier, 1969, 1984; Cracraft, 1985; Parker *et al.*, 1985). The distributions of species and subspecies relative to those geographic features have been used to argue that

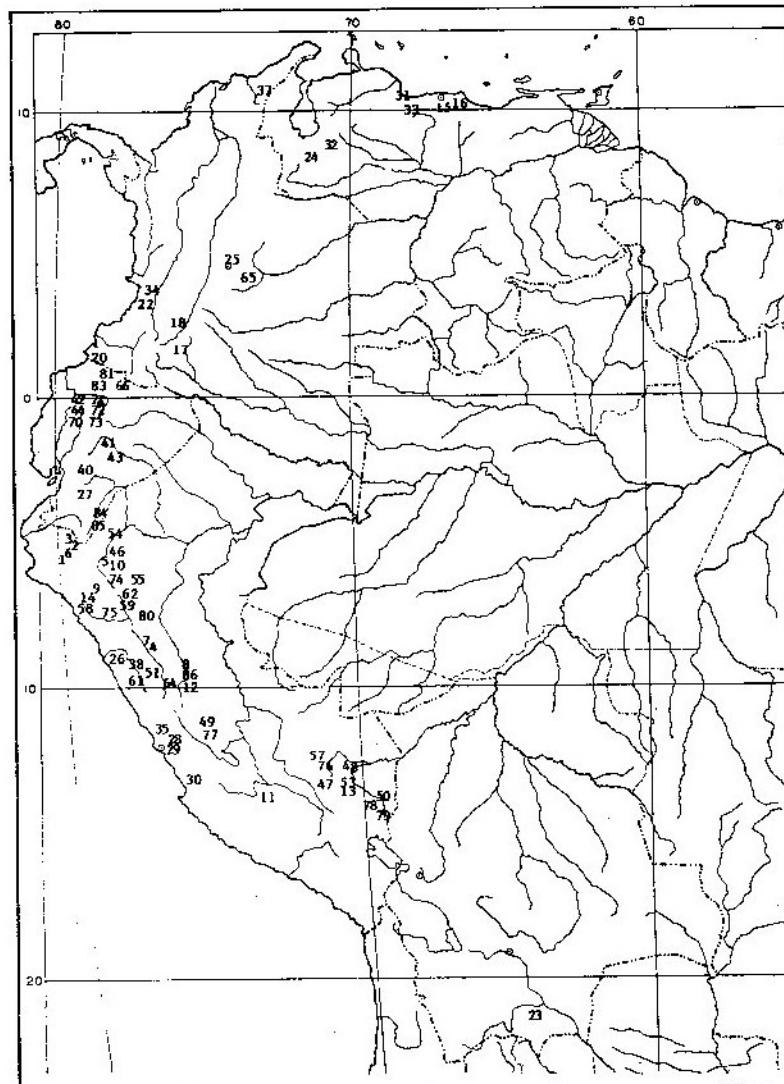


Fig. 1. Representation of locality samples for the *Sturnira* species included in these analyses. Numbers refer to the localities described in Appendix.

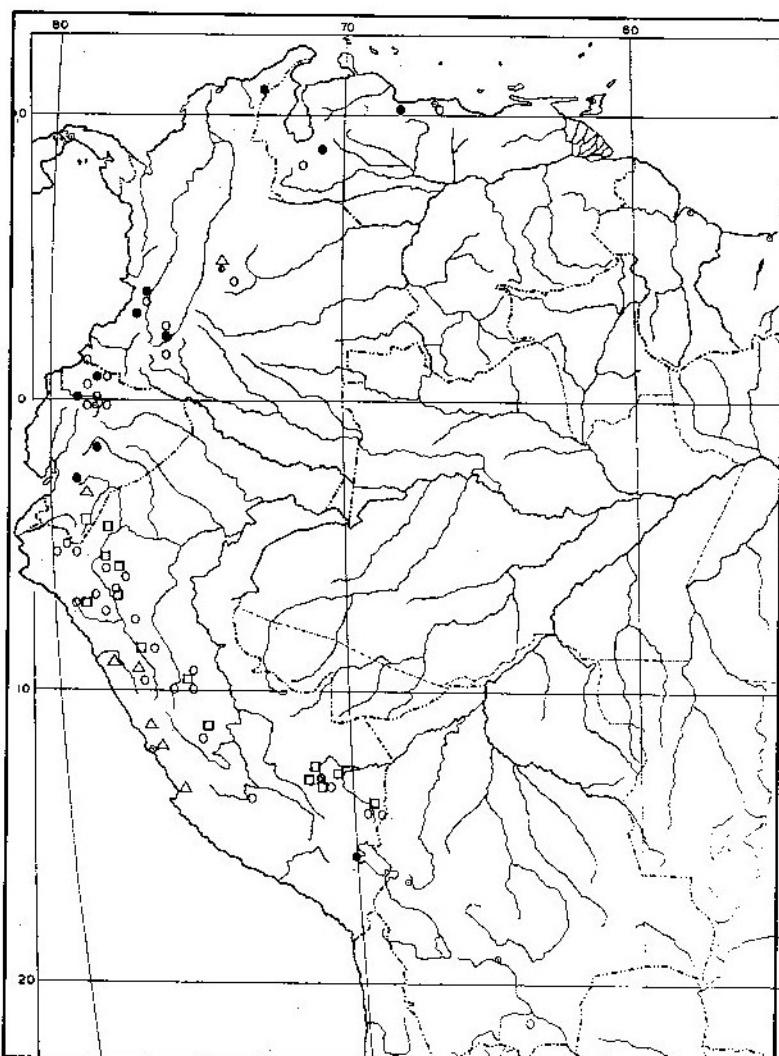


Fig. 2. Representation of taxa included in these analyses.  
*Sturnira bogotensis* ( $\Delta$ );  
*S. erythromos* ( $\circ$ );  
*S. ludovici* ( $\bullet$ );  
*S. oporaphilum* ( $\square$ ).

vicariance events are involved in processes of allopatric speciation. However, few works have analyzed whether morphological and genetic variation within species are correlated with those geographic features. Most species of *Sturnira* are thought to have widespread distributions in the Neotropics, suggesting that geographic features that function as barriers for other taxa might have little or no influence on their distribution. We outline here a hypothetical explanation for genetic differentiation among *Sturnira erythromos* populations in relation to those geographic features.

## MATERIALS AND METHODS

### MULTIVARIATE ANALYSIS

Analyses of nongeographic and geographic variation were performed independently on sets of five external, 20 cranial and mandibular, and six dental characters. External variables (HBL,

Head and body length; HFL, Hind foot length; EARL, Ear length; WEIGHT, Weight) were taken from field tags. Forearm Length (FORL) was measured from olecranon process to the shallow notch proximal to thumb including carpal. The other characters were measured to the closest 0.01 mm. In all, 413 specimens of *S. erythromos*, *S. bogotensis*, *S. ludovici*, and *S. oporophilum* were examined. The localities are fully described the first time and are referenced by an arbitrary code. A complete list of specimens, localities (and their codes) appears in the Appendix and are plotted in maps (Fig. 1 and 2).

#### CRANIAL, MANDIBULAR AND DENTAL MEASUREMENTS.

The set of measurements taken, their abbreviations, and how they were obtained are described below and illustrated in Figure 3.

1. Greatest Skull Length (GSL): Greatest length not including incisors.
2. Condylarbasal Length (CBL): Occipital condyle to anterior border of incisive alveolus.
3. Palatal Length (PALTL): Posterior palatal notch to anterior border of incisive alveolus.
4. Maxillary Toothrow Length (MXTRL): Anterior alveolar border of canine to posterior alveolar border of M3.
5. Molariform Toothrow Length (MLTRL): Posterior border of last molar alveolus to anterior border of first premolar alveolus.
6. Zygomatic Width (ZYGW): Greatest breadth across zygomatic arches.
7. Mastoid Width (MSTW): Least breadth across the base of the zygomatic arches.
8. Braincase Width (BRW): Greatest breadth of braincase, not including mastoid or paroccipital processes.
9. Maxillary Breadth (MXBR): Greatest width across maxilla from the lingual sides of M2.
10. Lacrimal Width (LACW): Greatest breadth across lacrimal protuberances.
11. Postorbital Width (POW): Least breadth of postorbital constriction.
12. Width at First Molar (M1M1): Least width of palate across M1s.
13. Palatal Width at Second Molar (M2M2): Least width across palate between second upper molars.
14. Palatal Width at Canines (C1C1): Least width across palate between bases of upper canines.
15. Braincase Height (BRH): Greatest height from basioccipital bone to top of braincase (not including sagittal crest).
16. Dentary Length (DENL): Midpoint of mandibular condyle to anterior-most point of dentary.
17. Mandibular Toothrow Length (MANDL): Posterior-most border of m3 alveolus to anterior border of canine alveolus.
18. Width at Mandibular Condyles (MANDCW): Greatest width between outer margins of mandibular condyles.
19. Coronoid Height (CORH): Perpendicular height from ventral mandibular border to tip of coronoid process.
20. Dentary Thickness (DENT): Vertical height of dentary at anterior edge of second molar.
21. Molar 1 Length (M1L): Greatest antero-posterior length of crown.
22. Molar 2 Length (M2L): Greatest antero-posterior length of crown.
23. Molar 1 Width (M1W): Greatest width of crown.
24. Molar 2 Width (M2W): Greatest width of crown.
25. First Lower Molar Length (m1L): Greatest antero-posterior length of crown.
26. First Lower Molar Width (m1W): Greatest width of crown.

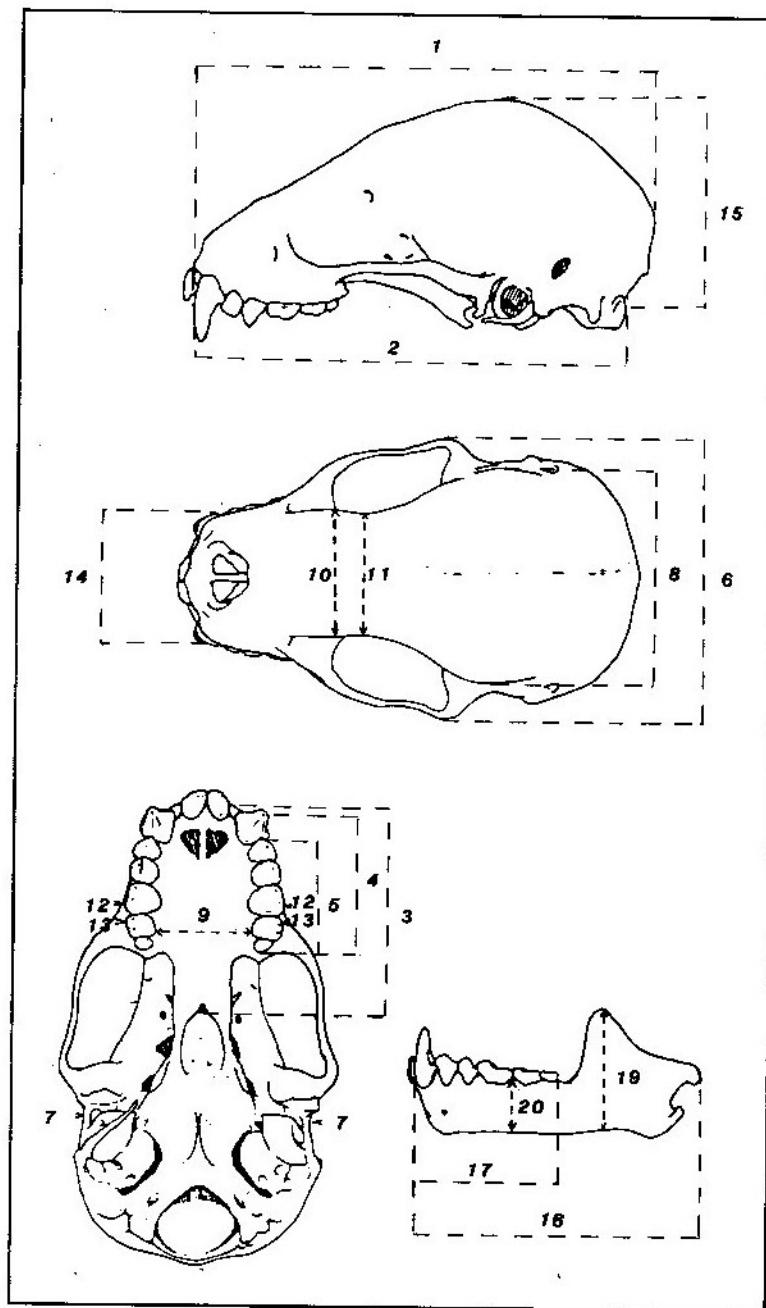


Fig. 3. Cranial and mandibular measurements used in the morphometric analysis.

**AGE CRITERIA.** Age classes were determined based upon the degree of fusion of the basisphenoid-basioccipital suture, the finger joints and by the degree of tooth wear. Five age classes were defined:

Class I (juvenile) specimens lacked fusion in several cranial sutures other than the basisphenoid-basioccipital one, possessed areas of incomplete ossification especially in the rostrum, had

conspicuously translucent and cartilaginous epiphyses of the finger bones, and presented pelage color consistently darker and more homogeneous than the other classes.

Class II (sub-adult) specimens were identified by the nearly closed basisphenoid-basioccipital suture and the complete closure of other cranial sutures. Moreover, the sutures of the finger bones were usually completely ossified, but dark pelage coloration persisted in some specimens.

Class III (adult) specimens showed complete ossification of cranial sutures and regions and adult pelage, but tooth wear was not apparent.

Class IV (adult) was similar to class III in all respects except for the more conspicuous degree of tooth wear, especially of the upper premolars and molars.

Class V (adult) showed a higher degree of tooth wear in all the upper and lower teeth, including the incisors, but the molar shape still resembled the other two adult classes.

Reproductive activity (i.e., scrotal males, pregnant or lactating females) was detected only in classes III to V. Specimens presumably older than age class V, because of highly eroded or lost teeth, were not included in any analysis, although some of them were still reproductively active.

## ANALYSES OF NONGEOGRAPHIC VARIATION

Analyses of nongeographic variation in each of four *Sturnira* taxa were based on the largest single sample available. For *S. erythromos*, nongeographic variation was assessed in a sample of 30 specimens collected at Canchaque, Piura, (v) at 1737 m elevation from 5-10 December, 1984. Both sexes and all age classes except class II were represented. Unfortunately, none of the other samples included all the age classes or was large enough to be analyzed for nongeographic variation. For *S. bogotensis* samples from Bosque de Zárate and San Bartolomé, Lima were combined into a single locality (28 specimens). These samples were assumed to represent a single population as the two localities are only 3 km apart in the same river system (Río Seco, Lima); this sample was represented by age classes II to V. The largest locality sample analyzed for *S. ludovici* was from Los Venados, Caracas, Venezuela (14 specimens); and for *S. oporophilum* the largest sample was from Cerro de Pantiacolla, Madre de Dios, Peru (22 specimens).

All analyses were performed using subroutines of Version 6 of the Statistical Analysis System (SAS; SAS Institute, Inc., 1987). Standard statistics (mean, range, standard error, coefficient of variation, skewness, and kurtosis) were calculated for each variable within each age class (MEANS and UNIVARIATE procedures). Normality of distributions, assumptions of ANOVA and MANOVA procedures, was tested for each variable with the NORMAL option (UNIVARIATE procedure), utilizing the results of the Shapiro-Wilk's test and the skewness and kurtosis coefficients. ANOVAs were calculated to test the null hypothesis of no significant differences in each character between sexes or among age classes nested within sex. MANOVA multiple test statistics (i.e., Wilks' Lambda, Pillai's Trace and Hotelling-Lawley trace) were scored ( $P < 0.05$ ) for each set of variables for an overall sex and age effect. Because this method uses correlations among the variables, in contrast to the analogous univariate statistics, it is considered the most appropriate for evaluating overall group differences (Willig *et al.*, 1986). Subsequently, Duncan's multiple range test was used to determine differences between sexes and age classes. Because no overall sex differences were found for *Sturnira erythromos* and *bogotensis*, sexes were grouped for subsequent analyses. Only the juveniles were found to differ significantly from other age classes and were excluded from all subsequent analyses.

The other two species, *S. oporaphilum* and *S. ludovici*, were found to be significantly sexually dimorphic.

To increase sample sizes for study of geographic variation, specimens from the individual localities were combined to form grouped localities. Geographic proximity and statistical homogeneity were used as guides in combining samples. Nearby localities that were not separated by major geographic features such as rivers, mountains, or elevational differences were tentatively grouped. Duncan's multiple range ( $P < 0.05$ ) performed for each character across the original localities provided assurance that the grouped localities enclosed homogeneous groups of the original localities.

Because of the extensive variation of continuous and discrete characters between *Sturnira erythromos* and *S. bogotensis* and between *S. ludovici* and *S. oporaphilum* throughout their geographic ranges, we pursued the geographic analyses on pairs of closely related taxa, *erythromos-bogotensis* and *ludovici-oporaphilum*, based upon results of phylogenetic relationships (Pacheco & Patterson, 1991). Homogeneity among grouped localities across all characters was also examined using a one-way MANOVA (SAS: GLM, MANOVA). Duncan's tests were conducted as well for each character, to determine whether grouped localities were internally homogeneous.

Principal component analyses (PCA) were performed, based on matrices of correlations among characters (SAS: PRINCOMP). The analyses examined patterns of variation among the grouped localities for each pair of taxa. Mean scores of the first three components for grouped localities were used, to project a three-dimensional pattern of variation.

Mean values of each variable for each grouped locality (MEANS procedure) were determined for the *erythromos-bogotensis* and *ludovici-oporaphilum* pairs. Standardized average distance coefficients among localities (defined as the Euclidean distance among samples in a character space of  $n$  dimensions) were prepared and used by the UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages) clustering method to compose phenetic dendograms (Sneath & Sokal, 1973). The UPGMA algorithm computes the average similarity of a candidate object to an existing cluster, weighting each object in that cluster equally, regardless of the cluster's structural subdivision (Sneath & Sokal, 1973). To maximize sample size and retain most localities, only cranial and dental characters were used for each pair of taxa. Because *Sturnira ludovici* and *S. oporaphilum* samples were found to be sexually dimorphic, the characters for males and females were treated as independent characters. Thus, cluster analyses were based on a data matrix with doubled number of characters (Schnell *et al.*, 1978; Owen, 1987).

## GENETIC ANALYSIS

Electrophoretic analysis of frozen tissues was done by running aqueous extracts of tissues prepared by standard procedures on horizontal starch gels. The procedures and recipes for buffers and stains followed Selander *et al.* (1971) and Harris & Hopkinson (1976). Additional information for procedures applied to *Sturnira* samples is reported in Pacheco & Patterson (1991).

To examine genetic variation among populations of each species, we calculated the index of average polymorphism  $P(\%)$  and the observed values of heterozygosity  $H$  for each population containing more than two individuals. A locus was considered polymorphic when allele frequencies were not greater than 0.95.

Phenetic analysis of electrophoretic data was pursued by conversion of the allele frequency data (Pacheco & Patterson 1991, Table 3) to genetic distances. Genetic distances Nei's  $D$  and Rogers'  $D$  (Wright, 1978) were subjected to the Fitch-Margoliash tree-generating algorithm

(Fitch & Margoliash, 1967) using the PHYLIP program (Felsenstein, 1985). The Jackknifing Strict Consensus approach was pursued as well to identify strong and weak portions of the tree (Lanyon, 1985). These analytical procedures are described in detail in Pacheco & Patterson (1991).

In addition, a hierarchical analysis of genetic variation among populations was conducted for *erythromos-bogotensis*, using  $F_{st}$  values, corrected for sampling bias (Wright, 1978). Geographic features such as the Andes and the Río Marañón were used to delimit regions. The limited number of locality samples and specimens permitted only the following hierarchical levels of comparison: localities within regions, and regions within species. The allele frequency values for regions were calculated from individuals instead of populations.  $F_{st}$  values were calculated using the maximum number of polymorphic loci available for each comparison.

## BIOGEOGRAPHIC ANALYSES

Biogeographic analyses were conducted using the morphometric data matrices for *Sturnira erythromos*, *S. bogotensis*, *S. oporaphilum* and *S. ludovici* and genetic distances for *S. erythromos*. Elevational data were obtained from tag labels and were converted to the metric equivalent where necessary. Latitude values were estimated from maps or from appropriate gazetteers (Stephens & Traylor, 1983). Specimens with imprecise localities were not used in the analyses. Although it would have been meaningful to examine climatic and vegetational variables (e.g., temperature, precipitation, forest type), these could not be reliably inferred for many of the sample localities.

We conducted regression analyses to determine whether size variation among specimens is associated with elevation and latitude (SAS: PROC REG). For this purpose, cranial and mandibular variables were used in principal component analyses (SAS: PRINCOMP) and the first component (PC I) was selected as a general indicator of size. Loading of all variables on PC I were positive indicating that this interpretation is well justified. The scores on PC I were then regressed on elevation and latitude in separate analyses. The four taxa were analyzed independently.

The correlation between genetic differentiation in *Sturnira erythromos* samples and geographic distances was tested using a Mantel's test (Mantel, 1967). Linear and indirect geographic distances were estimated from maps. Linear geographic distance was defined as the shortest linear distance between two localities. Indirect distance means the approximate shortest distance between two localities at elevations below 3000 m. This elevation corresponds to the elevation of passes in the Huancabamba Deflection. Indirect distance rather than linear distance is taken to indicate that bats cannot disperse across the higher cordilleras of the Andes but instead use low-elevation corridors. The test indicates whether the levels of genetic differentiation are correlated with geographic distances at non-random levels.

## RESULTS

### NONGEOGRAPHIC VARIATION

Analysis of nongeographic variation is intended to identify significant sources of heterogeneity within a given sample. Variation between sexes and among age classes are the most common sources of population heterogeneity in mammals. Consequently, these must be

understood before assessing geographic variation. Main effects due to sex and age were determined for each of the four *Sturnira* taxa.

Tests of normality conducted on non-transformed data for the samples from Canchaque and Lima showed a leptokurtic distribution for HBL and WEIGHT characters for both populations, and a skewed distribution for WEIGHT in the Canchaque sample; all the remaining characters were normally distributed. As none of the external characters were included in the geographic analyses, locality samples were assumed to fulfill the assumption of normality made by the statistical analyses. Therefore, logarithmic transformations common to morphometric analyses were not conducted.

For *Sturnira erythromos*, the Canchaque sample ( $n = 30$ ; age classes I, III-V) was analyzed for main effects due to sex and age. The sample sizes for each character set and ANOVA results are shown in Appendix D of Pacheco (1989). MANOVA results between sexes indicated no overall differences between males and females ( $P < 0.05$ ). Marginally significant differences were found only for C1C1 and MANDCW. MANOVA results among age classes with sexes pooled showed an overall significant age effect in the cranial set of characters ( $n = 29$ ;  $P < 0.1$  for Wilk's Lambda; and  $P < 0.05$  for Pillai's Trace). PALTL, ZYGW, BRW, MXBR, LACW, MANDCW, M2M2 and DENT differed significantly with age. Duncan's test identified age class I as differing from the remaining age classes. The external and dental character sets did not differ significantly among age classes, as might be expected from the rapid growth of juveniles (Kunz, 1987).

The analyses of *Sturnira bogotensis* (Lima sample) was based on 28 individuals (age classes II-V), but the sample size varied for each character set because of missing values. MANOVA results for the external and dental character sets showed that overall differences due to sex and age were nonsignificant, although males averaged larger than females in most characters. No multivariate test was possible for the cranial character set due to small sample size and the number of cranial characters; however, Duncan's multiple range test differentiated male and female classes on seven of the 20 external characters (PALTL, MXTRL, ZYGW, LACW, C1C1, DENL, DENT) ( $P < 0.05$ ). This indication of sexual dimorphism has to be considered cautiously because it might be due to the unequal number of individuals per sex. In any case, the degree of sexual dimorphism seems small compared to other highly dimorphic bat species (McLellan, 1984; Power & Tamsitt, 1973; Tamsitt & Valdivieso, 1986) and it is considered negligible hereafter. With regard to age, Duncan's multiple range tests showed age differences only for MXTRL and M2L, with all the remaining characters being homogeneous among age classes. These results, like those for *S. erythromos*, indicate the absence of significant variation among age classes II to V, permitting them to be treated collectively in the geographic analyses.

*Sturnira oporaphilum* and *S. ludovici* samples were examined for sex differences with age classes II to V (pooled) using one-way MANOVA. Because of small sample sizes, the results should be considered indicative rather than conclusive. For *S. oporaphilum* from Pantiacolla, Madre de Dios, Peru ( $n = 22$ ) none of the overall multivariate tests for the three character sets were significant ( $P < 0.05$ ). However, ANOVA results showed 12 of the cranial characters to have moderate ( $P < 0.05$ ) to highly significant ( $P < 0.001$ ) sex differences (GSL, CBL, ZYGW, MSTW, BRW, LACW, C1C1, MANDL, MANDCW, CORH, M2M2, and DENT). In the dental character set, M2L was marginally significant ( $P < 0.1$ ). It seems that *S. oporaphilum* tends to be a sexually dimorphic species and so was considered hereafter.

For *Sturnira ludovici* ( $n = 14$ ) from Los Venados, Caracas, Venezuela, results showed significant sex differences for 11 of the 20 cranial characters (GSL, ZYGW, MSTW, LACW, POW, M1M1, C1C1, DENL, MANDL, MANDCW and M2M2). The sample size was too

small to obtain overall multivariate results, so a one-way MANOVA for two pooled Venezuelan localities (Caracas, Los Venados and, Altamira, La Vega) was used. This sample ( $n = 27$ ) showed significant sex differences over the entire cranial character set ( $P < 0.01$ ). We concluded that *S. ludovici* and *S. oporaphilum* showed significant sexual dimorphism. As a consequence, for geographic analyses their characters were treated independently for each sex, resulting in twice the number of characters for these analyses (Schnell *et al.*, 1978; Owen, 1987).

## ANALYSIS OF GEOGRAPHIC VARIATION

Geographic differentiation among grouped localities of each taxon was tested by multivariate analyses guided by results of nongeographic variation. The multivariate test statistics showed significant geographic differences ( $P < 0.05$ ) for each character set and for each of the four taxa. Almost all the characters exhibited significant ( $P < 0.05$ ) variation among localities. Duncan's multiple range tests ( $P < 0.01$ ) were conducted for the two pairs of taxa and for each character, permitting the inspection of variation in means among the grouped localities (see Appendix F in Pacheco, 1989). No distinctive regional groups were found in either pair of taxa to aid in recognizing these taxa or in delimiting their ranges. This result supports the treatment of the four taxa in pairs.

Cluster analysis was used to summarize the morphometric data by constructing a pattern of similarity (or differences) among the grouped localities. For the pair *erythromos-bogotensis*, two main clusters were defined (Fig. 4). The upper cluster included the samples previously identified as *bogotensis* from the type locality in Colombia, Bogota, La Uribe (a); an Ecuadorian specimen from Azuay (b); and the Peruvian samples from the Lima western slope and the Huaylas localities (c, d, e, f, g, h). Similarity supports the placement of these three disjunct localities in the same taxon *bogotensis*. Surprisingly, the Ancash, Rio Mosna (d) and Ancash, Huaylas (c)

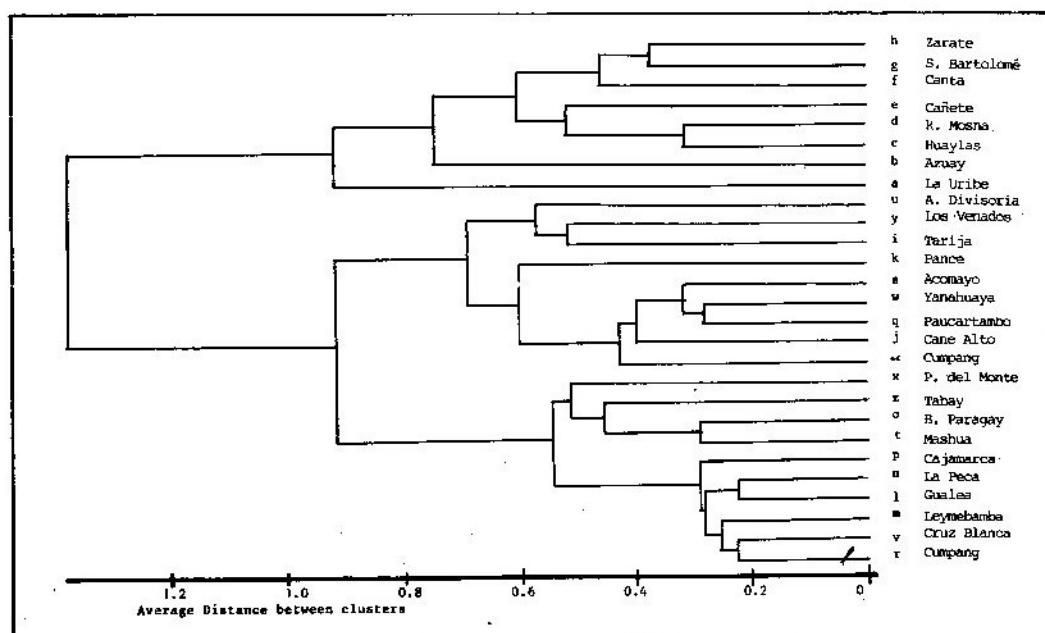


Fig. 4. UPGMA dendrogram for *Sturnira erythromos* and *S. bogotensis* based on 27 grouped localities from South America. Codes for grouped localities are the same as in Appendix.

samples cluster tightly in spite of the Cordillera Blanca (over 4000 m high) which separates these localities. The Ecuadorian sample included in this group suggests that *bogotensis* may indeed have a continuous distribution along the Andes, particularly at higher altitudes. The two samples from Lima, San Bartolomé and Bosque de Zárate (g, h), from the Río Seco valley, cluster tightly suggesting that both samples comprise a single effective population and that differences due to elevation (1500 versus 3000 m) on the western slope are minor or non-existent. The lower cluster includes samples that were initially assigned to *erythromos* or *bogotensis* from Venezuela, Tabay; however the internal subdivisions are difficult to interpret. At a distance of 0.65, three subgroups are formed, each comprising widely distant samples from Venezuela or Colombia to Bolivia or Peru. This similarity suggests no major morphological differentiation among populations along the eastern slope of the Andes, from Venezuela to Bolivia. The *bogotensis* sample from the Colombian type locality separates from the western Peruvian samples at an average distance of 0.75. It should be noted that this difference is based on only one Colombian specimen. Direct observations of the variables reveals that this specimen differs from the Peruvian samples in having larger values of ZYGW, MSTW, BRW, MXBR. However, another Colombian specimen from the type locality (unfortunately with several missing values, and not included in the cluster analysis) was more similar, in the mentioned characters, to the western Peruvian samples than to the paratype. Thus, it seems likely that these differences represent individual variation. We assign then the western Peruvian specimens to *bogotensis* based on the above analyses with the limited number of Colombian specimens.

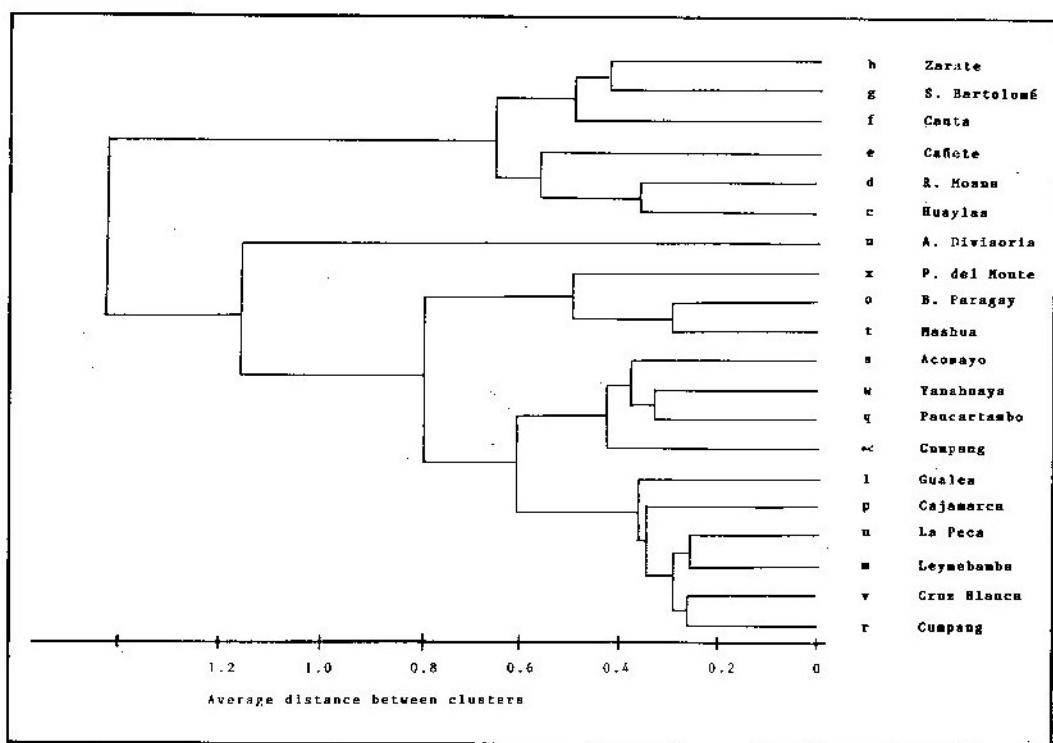


Fig. 5. UPGMA dendrogram for *Sturnira erythromos* and *S. bogotensis* restricted to 19 grouped localities from Peru and one from Ecuador. Codes are the same as in Appendix.

A second cluster analysis was based mostly on Peruvian samples and one from Ecuador (Fig. 5). This analysis was intended to compare western versus eastern populations in the Peruvian region without the effect of northern populations of *Sturnira erythromos* and *S. bogotensis*. This dendrogram also showed two main clusters; the upper referred to *S. bogotensis* and the lower to *S. erythromos*. At a distance of 0.55, the lower cluster contains four subunits. The identification of locality (u) as distinct at this level is probably due to small sample ( $n = 2$ , both females). The three other subdivisions involved almost the same localities as the first dendrogram. The first cluster (x, o, t) enclosed samples that were not neighbors. The second cluster (s, w, q,  $\alpha$ ), except for locality  $\alpha$ , represented samples from central and southern Peru (Huánuco, Puno and Cuzco). Finally, the third cluster (l, p, n, m, v, r) is made up of samples from northern Peru and one from Ecuador. The two samples from Amazonas, Peru (n, m) were most similar, while the sample from Peru, Piura (v) was most similar to sample (r) from La Libertad. It appears from these comparisons that UPGMA primarily clustered neighboring localities, but regional subdivision is not clearly defined.

Because the *ludovici-oporaphilum* samples exhibited significant differences due to sex, cluster analysis was performed using the mean character of each sex as a separate variable. Unfortunately, grouped localities not having both sexes, or with missing values, could not be analyzed. However, separate dendograms by sex, and with sexes pooled were conducted mostly for comparisons. At a distance of 1.1, UPGMA identified two main clusters (Fig. 6). The first (I, H, C) was composed of samples identified as *S. ludovici* and the second cluster (E, N, K, G, F, S, O, M, B) by samples of both *S. ludovici* and *S. oporaphilum*. The Venezuelan samples (H and I) were widely separated from the Colombian sample (C), from samples of *S. ludovici* from Ecuador (paratype included) and from representatives of *S. oporaphilum* that are placed in the second cluster. It is proposed that these Venezuelan samples represent a different morph. On the other hand, Peruvian samples (N and K) of *S. oporaphilum* from Cajamarca, Zaña and Amazonas, Río Cenepa were clustered with the Ecuadorian sample from Zamora-Chinchipe (G). This resemblance seems to indicate that this Ecuadorian sample is better referred to *oporaphilum* and that samples were not affected by geographic barriers such as the Río Marañón or the Huancabamba Depression. Moreover, it indicates that the northern Peruvian samples more closely resemble the eastern Ecuadorian samples than the western Ecuadorian specimens.

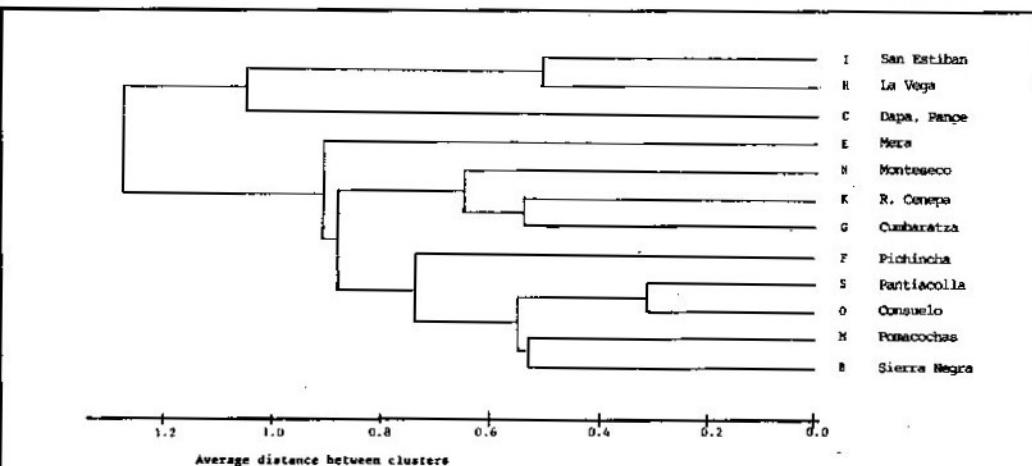


Fig. 6. UPGMA dendrogram for *Sturnira ludovici* and *S. oporaphilum* derived from morphological data. Codes are the same as in the Appendix.

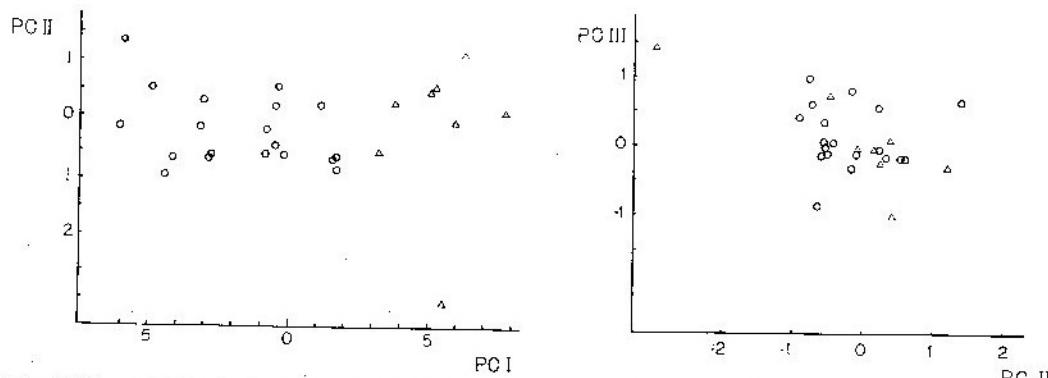


Fig. 7. Plots of Principal component analysis for *Sturnira erythromos* (•) and *S. bogotensis* (△).

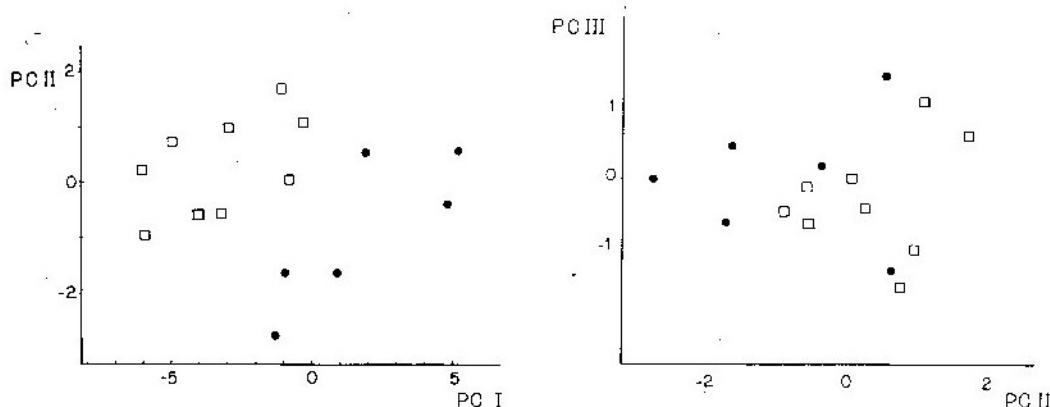
The cluster (S and O) represent nearby samples from southeastern Peruvian (Cuzco, Madre de Dios and Puno). The analysis joined two distant localities: *Sturnira ludovici* from Colombia, Magdalena, Sierra Negra, Valledupar (B) and *S. oporaphilum* from Peru, Amazonas, La Peca (M). This resemblance is likely due to convergence in size, since the Valledupar specimens are smaller than other Colombian samples of *S. ludovici*. In addition, sample (M) was closer to the couple (S and O) in dendrograms based on each sex and with the sexes pooled. Surprisingly, other Ecuadorian samples (F, E) do not cluster together and they join with other clusters at larger average distance. Finally, this dendrogram was quite similar to another obtained for males, except that (M) joined first to (E) instead of (B).

Principal component analysis was conducted for the two pairs of taxa. In the *erythromos-bogotensis* analysis, four components had eigenvalues larger than 1.0. The first three components are plotted in Figure 7. In plots of PC II and PC III versus PC I, *bogotensis* specimens differed mostly in being larger than *erythromos* (i.e., higher loadings on PC I, similar loadings on PC II and PC III). Plot of PC II versus PC III, usually considered to be "shape" components, did not differentiate the two taxa. On the other hand, plots for the *ludovici-oporaphilum* pair suggest that *S. ludovici* is the morph with larger size and that "shape" is an important factor for differentiating these two taxa (Fig. 8).

## ANALYSIS OF GENETIC VARIATION

**INTRA AND INTERSPECIFIC VARIABILITY.** Allelic frequencies for the species here studied have been presented elsewhere (Table 3 in Pacheco & Patterson, 1991). Ten of the 19 loci analyzed were polymorphic among the *Sturnira erythromos* and *S. bogotensis* samples. The average number of polymorphic loci  $P(\%)$  for samples containing more than two individuals was 17.6%, and the average observed heterozygosity ( $H$ ) was 0.0304 for *S. erythromos*; and  $P(\%)$  of 5.3% and  $H$  of 0.0215 for *S. bogotensis*.  $H$  was calculated locus by locus, and then averaged over all loci. These values were relatively lower than  $P(\%)$  and  $H$  given for mammals (Lewontin, 1974), but are comparable to values given for other Phyllostomidae (Koop & Baker, 1983). Values of polymorphism and heterozygosity for *S. oporaphilum* and other *Sturnira* species are reported in Pacheco & Patterson (1991).

Nei's  $D$  and Rogers'  $D$  for the *erythromos* and *bogotensis* populations are presented in Table 1. Nei's  $D$  among these samples ranged from 0.0422 to 0.0833; the largest pairwise comparisons were always interspecific (i.e., between *S. bogotensis* and *S. erythromos*).



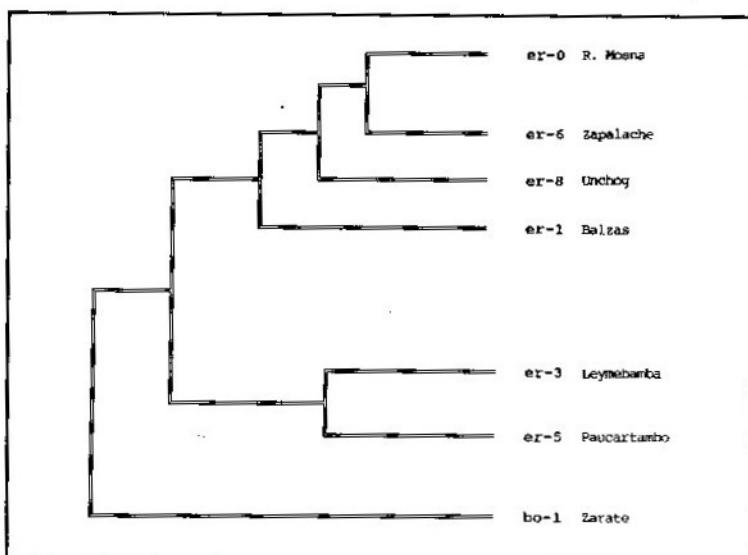
**Fig. 8.** Plots of Principal component analysis for *Sturnira ludovici* (●) and *S. oporaphilum* (□).

**PHENETIC ANALYSIS.** The Fitch-Margoliash dendrogram for the *erythromos* and *bogotensis* populations using Nei's *D* after jackknifing procedures is presented in Figure 9. Two populations from the eastern slope of the Andes (er-5, er-3) were consistently joined in all the replicates. This pair of localities, from Leymebamba in Amazonas and from Paucartambo in Cuzco, seem to represent a single broad genetic unit. Another cluster consistently supported by pseudoreplicate runs contained samples (er-0), (er-6), and (er-8). The sample from Piura, Lucuma-Zapalache (er-6) joined the sample from Ancash, Río Mosna (er-0) in all pseudoreplicates, although the two are separated by the Huancabamba Depression. This pair was followed by the sample from Huánuco, Unchog (er-8) which is on the eastern side of the Andes, separated from sample (er-0) by the Cordillera Oriental and the Río Marañón. It is interesting that geographic features thought to constitute distributional barriers do not disrupt this resemblance. The dendrogram also indicates that the Piura, Lucuma-Zapalache population (er-6) clustered closer to the eastern relatives than to the Lima sample (bo-1), although both were considered to be from the Western slope. The sample (er-1) from Balsas in Amazonas, was closer to the group (er-0, er-6, er-8) in five of the six replicates. The Fitch-Margoliash dendrogram produced using Roger's *D* distance resulted in identical topology.

**Table 1.** Matrices of modified Rogers' *D* (upper right) and Nei's *D* (Lower left) for *erythromos* and *bogotensis*

bo-1*	--	0.0071	0.005	0.0064	0.0053	0.0060	0.0071
er-0	0.0833	--	0.0033	0.0043	0.0048	0.0019	0.0036
er-1	0.0735	0.0573	--	0.0026	0.0031	0.0021	0.0036
er-3	0.0791	0.0642	0.0508	--	0.018	0.0023	0.0040
er-5	0.0719	0.0681	0.0556	0.0422	--	0.0027	0.0042
er-6	0.0761	0.0425	0.0460	0.0468	0.0514	--	0.0022
er-8	0.0830	0.0590	0.0603	0.0619	0.0630	0.0460	--

\* See Appendix 1 for the population that correspond to these codes



**Fig. 9.** Jackknifed strict consensus Fitch-Margoliash tree showing electrophoretic similarity for Peruvian samples of *Sturnira erythromos* and *S. bogotensis*. Branch lengths do not correspond to genetic distances. Codes refer to samples listed in the Appendix.

$F_{st}$  analyses were conducted to investigate genetic structure among the populations of *Sturnira erythromos* and *S. bogotensis*. An overall analysis resulted in a value of  $F_{st} = 0.10$  (S.E. = 0.0246) suggesting moderate genetic differentiation. However, continuous gene flow seems likely among the eastern slope populations (see above). In spite of its proximity to the Ancash, Huaylas sample (assigned to *S. bogotensis*), the Río Mosna sample (er-0), clustered with the eastern population group of *S. erythromos*. This result is also reflected in the low genetic differentiation ( $F_{st} = 0.0042$ , SE = 0.0042) between the eastern samples (er-1, er-3, er-5, er-8) and the Río Mosna samples. This suggests that the Río Mosna sample is best assigned to *S. erythromos*. An  $F_{st}$  analysis comparing the Piura, Lucuma sample (er-6) and pooled specimens from the eastern slope (er-1, er-3, er-5, er-8) also showed a low degree of differentiation ( $F_{st} = 0.0013$ , SE = 0.0013). The *S. bogotensis* sample from Lima (bo-1) differed significantly from eastern slope ( $F_{st} = 0.0632$ , SE = 0.0215), from the Piura, Lucuma ( $F_{st} = 0.0562$ , SE = 0.0509), and from the Ancash, Río Mosna ( $F_{st} = 0.0435$ , SE = 0.0319) samples. These values corroborate the genetic distance analyses which showed that samples from the eastern slope (er-1, er-3, er-5, er-8), from the northwestern side of the Andes (er-6) and from the headwaters of the Río Marañón (er-0) are not genetically different. These values indicate that certain degree of genetic differentiation exists to separate the Lima sample allied to *S. bogotensis* and the eastern samples allied to *S. erythromos*, supporting the results obtained by morphological data. Although no fixed allelic differences were found between them, this might be a result of the limited number of polymorphic loci found.

The Zaña Valley, in Cajamarca, Peru is a critical locality because it is placed between the Huancabamba and Lima regions of the western slope. However, only a single specimen from the region is available, and was not included in the genetic analysis. Morphologically, this specimen resembles and clusters closer to the eastern slope populations than to the Lima population (Fig. 8); therefore, it is here aligned to *S. erythromos*. Moreover, genetically it has alleles more frequent in *S. erythromos* than to *S. bogotensis* (see Table 3 in Pacheco & Patterson, 1991).

The  $F_{st}$  value of 0.1158 (SE = 0.0263) for all *Sturnira oporaphilum* populations suggests moderate genetic differentiation. However, pairwise comparison of samples from Northern

Peru to Bolivia, Santa Cruz, San Rafael de Amboro, showed very low genetic differentiation ( $F_{ST}$  ranged from 0.0208 to 0.0366). This suggests that, at least south of the Río Marañón, *S. oporophilum* populations are not genetically differentiated and likely represent one genetic unit.

## BIOGEOGRAPHIC RESULTS

Regression analyses showed that neither elevation nor latitude was correlated with size variation. For *Sturnira erythromos*,  $R^2$  was 0.080 for elevation and 0.067 for latitude, and neither value was significant. For other species elevation regressed on size was also not significant, *S. bogotensis* ( $R^2 = -0.032$ ), *S. ludovici* ( $R^2 = 0.066$ ), *S. oporophilum* ( $R^2 = 0.044$ ).

Mantel tests involving the *Sturnira erythromos* populations showed that geographic distance explained a significant percentage of the genetic differentiation. Linear geographic distance was correlated with Nei's  $D$  at 0.4643 and with Rogers'  $D$  at 0.440. In both cases, the observed values were significantly different from values expected by chance alone ( $P < 0.005$ ). Obviously, the different underlying assumptions of the genetic distance measures do not influence results.

Mantel tests were also conducted for indirect geographic distance using *Sturnira erythromos*. The results showed higher observed correlations than with linear distances. The observed correlations were 0.5411 and 0.5768 with the Nei's  $D$  and Rogers'  $D$  respectively. In both cases, the observed results were significantly different from the values expected at random: 0.00398 and -0.019 respectively. Considering that geographic distances are indeed very simple variables, with no historical or ecological implications for the species, it is significant that geographic distances explained a large percentage of the genetic distance values.

## DISCUSSION

With regard to the status of *Sturnira erythromos*, de la Torre mentioned, "The few specimens available suggest the existence in the Andes of a large race in the north (Colombia, Venezuela), and of a smaller race in the south (Peru)" (de la Torre, 1961:128). Implicitly, he recognized *S. e. bogotensis* for the northern morph and *S. e. erythromos* for the southern one. Subsequently, additional specimens of the large morph were collected in Venezuela (Handley, 1976) and accorded recognition as a species, based on sympatric distributions with *S. erythromos*. Thus, *S. bogotensis* has been used in the literature (Corbet & Hill, 1986; Honacki *et al.*, 1982; Linares, 1986). The discovery of *Sturnira bogotensis* populations in the central western slopes of Peru resulted in a southern extension of its range by more than 1500 km. Our results suggest that de la Torre's distinction of northern versus southern morphs can best be explained by a pattern of distribution of western (*bogotensis*) versus eastern (*erythromos*) over a comparable range of latitudes.

The high degree of genetic similarity among the *Sturnira erythromos* samples was demonstrated in Table 1. This similarity is especially striking with respect to the sample from Ancash, Río Mosna (d) which is identified as *S. erythromos* despite its proximity to the Ancash population of *S. bogotensis* (c) on the western side of the Cordillera Blanca. A certain degree of genetic differentiation is found between *S. erythromos* and *S. bogotensis* based on larger genetic distances between them than when comparing any two conspecific samples. Our cluster and  $F_{ST}$  analyses also show evidence that *S. bogotensis* and *S. erythromos* in Peru are genetically distinct. As mentioned earlier, the Lima sample was allocated to *S. bogotensis* based on greater morphological similarity with specimens from Colombia, La Uribe (the type locality) than with the smaller specimens from the eastern side of Peru (Fig. 7). However, this

level of morphological variation is not paralleled by marked genetical differentiation, at least relative to the other species of *Sturnira* (see Table 6 in Pacheco & Patterson, 1991). Where morphological differences are sufficient to recognize distinct taxa, one expects also to find evidence of genetic differentiation expressed by allozyme variation. Although speciation events may not be related to genetic differentiation (Patton & Yang, 1977; Patton, 1980), but rather be a function of time and degree of separation of populations (Avise & Ayala, 1976; Soulé, 1976), still allozyme differentiation often accompanies speciation.

These results can be interpreted in at least two ways. First, as a case of a recent speciation event that has not yet produced significant genetic differentiation; in this event *S. erythromos* and *S. bogotensis* constitute two different species. This would be similar to a case reported for two species of minnows (*Hesperoleucus*) with Nei's  $D = 0.055$  (Avise and Ayala, 1976) or with sibling bird species (Avise & Zink, 1988). Second, the morphological and genetic differences may be indications of the presence of two well-differentiated subspecies, *S. e. erythromos* and *S. e. bogotensis*, as proposed by de la Torre (1961); in which event, both taxa would not have extensive reproductive isolation. The answer could be decisive support for the first hypothesis given the sympatry reported by Handley (1976). However, Venezuelan *bogotensis* from Tabay (z), although larger than nearby *erythromos*, are not as large as or similar to typical *bogotensis* as can be seen in results of our cluster analysis (Fig. 4). On the other hand, the western Peruvian samples closely fit the description of *bogotensis*, and this similarity is reinforced by direct comparisons (Fig. 4). Unfortunately, frozen tissues and therefore genetic data for Venezuelan and Colombian *Sturnira* were not available at this time. Only additional genetic data from Venezuelan and Colombian *bogotensis* will help to resolve their taxonomic status. We consider then that the existing morphological and genetic variation reported here for *S. erythromos* and *S. bogotensis* from Peru is better interpreted as supporting the recognition of two species.

The taxonomic status of *Sturnira oporaphilum* and *S. ludovici* appears more complex. Unfortunately, tissue samples and genetic data were limited to Peru and Bolivia. The morphological and genetic data suggest that only one species exists in Peru and Bolivia, and is assigned to *oporaphilum* using the oldest available name (Tschudi, 1844). As mentioned above, the Ecuadorian (including types) and Colombian *ludovici* did not differ much from the Peruvian *oporaphilum*, at least as compared to the samples from Venezuela (H, I; Fig. 6). In general, the northern samples are larger than the southern ones (Fig. 8), and it may be tentatively suggested that at least Colombian and Ecuadorian *ludovici* are indeed large *oporaphilum*, but further taxonomic comments on these species must await a more integral revision that includes the taxa *hondurensis* Goodwin, 1940 and *occidentalis* Jones and Phillips, 1974.

Morphologically, a number of bat species of Phyllostomidae are found to be homogeneous in the Neotropics. Reported works are: *Carollia perspicillata* from the Amazonian region (McLellan, 1984), *Phyllostomus discolor* from samples of the eastern side of the Andes (Power and Tamsitt, 1973), and *Sturnira magna* in most of its distributional range (Tamsitt and Valdivieso, 1986). Although few species have been analyzed for morphological variation, other species appear to be as phenetically homogeneous as *S. erythromos*. Tamsitt and Valdivieso (1986) examined correlations of morphometric variation in *S. magna* with climatological variables. They failed to find significant correlation with temperature, precipitation, evapotranspiration, elevation or latitude. Similarly, our results of regression analyses suggest that morphological variation (size) is not correlated with either elevation or latitude across a major part of the distributional ranges of four species of *Sturnira*. Thus, neither elevation nor latitude explains much of the existing morphological variation.

Additionally, we have attempted to explain the biogeographic distribution of *Sturnira erythromos*, because of its larger sample size. We have shown above that populations of *Sturnira erythromos* in South America are phenetically homogeneous. Two geographic barriers in the Peruvian region (i.e., the arid lower Río Marañón and the Huancabamba Depression) apparently do not promote morphological differentiation between populations on either side. In analyses of genetic differentiation, we found very little genetic variation among six populations in the Peruvian region, suggesting that gene flow among those samples is important in impeding morphological and genetic differentiation.

Platnick & Nelson (1978) showed that dispersal patterns can be explained in many ways which make testing the role of specific variables difficult. *Sturnira erythromos*, and likely other bat species, have many ways to overcome what might otherwise appear to be barriers. Mountains could be bypassed directly by flying over the tops or indirectly along the slopes. Both alternatives were evaluated with the Mantel tests. Results show that both are possible, although the correlations with the indirect distances were slightly higher. Dispersal along the slopes of the Andes seems also the most feasible as it requires fewer changes (e.g., in habitats, diet, temperature and precipitation) than when crossing the mountains. In addition, stenodermatine bats have not been found at elevations higher than 3800 m (Koopman, 1978) and most of the Andean Cordillera is well above 4000 m.

Major river systems such as the Río Marañón can likely be crossed directly or by dispersing along the slopes of the valleys. Finally, low mountain passes such as the Huancabamba Depression could be crossed by using the small patches of suitable forest at both sides of the pass, or when habitat conditions are temporarily less xeric, as for example during cycles of the El Niño Southern Oscillation.

Few data are available on the dispersal potential of neotropical bats (Humphrey & Bonaccorso, 1979). In a detailed study of *Carollia perspicillata*, Fleming (1988) gives 2.6 y of average life expectancy, and mentioned a high percentage of philopatry in adult specimens (over 80%). Dispersal takes place mostly at juvenile stages. One specimen of *Artibeus jamaicensis* was recaptured in Barro Colorado Island, Panama seven years after its initial capture (Wilson & Tyson, 1970), suggesting a pattern similar to that of *Carollia perspicillata*. Assuming that *Sturnira erythromos* shares this pattern, the isolation-by-distance model implicated in analyses of genetic variation agrees with this philopatry pattern. Species with higher dispersal abilities (high dispersion rate or distance) would have larger neighborhood size, which is the area where mating is expected to be at random.

The role of dispersal as a major zoogeographic factor has also been emphasized by Koopman (1978, 1982). He analyzed the distribution of bat species with special reference to the Andes and did not find many cases which implicated the Andes as an important biogeographic barrier to east-west dispersal. He concluded that bat distribution offers little support for a vicariance hypothesis. Our results confirm that gene flow and morphological homogeneity in *S. erythromos* are not greatly impeded by two geographic features such as the Río Marañón and the Huancabamba Depression.

## ACKNOWLEDGMENTS

We thank Drs. Scott M. Lanyon, Field Museum of Natural History, and Thomas L. Poulson and Joel S. Brown, University of Illinois, Chicago, for their continued interest and assistance throughout this work. Thanks are also due to Mary Anne Rogers and A.T. Peterson for advice and expertise during the electrophoretic surveys.

Curators of several museums and institutions loaned us voucher specimens and tissues that made this study possible: Guy G. Musser, American Museum of Natural History; Charles O. Handley, Jr., National Museum of Natural History; Mark S. Hafner, Museum of Zoology, Louisiana State University; James L. Patton, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley; Robert D. Owen, The Museum, Texas Tech University; Terry L. Yates, Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico; Luis Albuja, Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador; and Hernando de Macedo, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima. We are grateful to the collectors, especially Linda J. Barkley, Gary L. Graham, and J. L. Patton, who were always available for assistance and advice. Rosa Arana deserves special recognition for her valuable assistance and friendship during the fieldwork. This work was benefited also from the advice and comments of Drs. Philip Hershkovitz, Jack Fooden, and Lawrence R. Heaney.

Several curators offered the senior author great hospitality and assistance on visits to their institutions. Special gratitude is extended to Drs. Sydney Anderson, Charles O. Handley, Jr., John O'Neill, Mark S. Hafner, and James L. Patton.

This research was supported by the Barbara E. Brown Fund for Mammal Research and the Ellen Thorne Smith Bird and Mammal Study Center of the Field Museum of Natural History, as well as a LASPAU-Fulbright grant and a Grant-in-Aid of Research from the American Society of Mammalogists to Pacheco. This work was submitted to the University of Illinois, Chicago, in partial fulfillment of the requirements for the Master's degree of the senior author.

## LITERATURE CITED

- ANDERSON, S., K. K. KOOPMAN & G. K. CREIGHTON. 1982. Bats of Bolivia: an annotated checklist. *American Museum Novitates* 2750: 1-24.
- AVISE, J. C. & F. J. AYALA. 1976. Genetic differentiation in speciose versus depauperate phylads: evidence from the California minnows. *Evolution* 30: 46-52.
- AVISE, J. C. & R. M. ZINK. 1988. Molecular genetic divergence between avian sibling species: king and clapper rails, long-billed and short-billed dowitchers, boat-tailed and great-tailed grackles, and tufted and black-crested titmice. *Auk* 105: 516-528.
- CORBET, G. B. & J. E. HILL. 1986. *A World List of Mammalian Species, Second Edition*. Facts On File Publications, New York.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49-84.
- DE LA TORRE, L. 1961. *The Evolution, Variation and Systematics of the Neotropical Bats of the Genus Sturnira*. Ph.D. dissertation, University of Illinois, Urbana.
- DUELLMAN, W. E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities, pp. 371-459. In: Duellman, W. E. (Ed.), *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal*. *Monographs, Museum of Natural History, University Kansas* 7.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39(4): 783-791.

- FITCH, W. M. & E. MARGOLIASH. 1967. Construction of phylogenetic trees. *Science* 155: 279-284.
- FLEMING, T. H. 1988. *The Short-tailed Fruit Bat: a Study in Plant-animal Interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.
- HANDLEY, C. O., JR. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 20(5): 1-91.
- HARRIS, H. & D. A. HOPKINSON. 1978. *Handbook of Electrophoresis in Human Genetics*. North-Holland Publishing Co.
- HERSHKOVITZ, P. 1949. Mammals of northern Colombia, Preliminary report no. 5: Bats (Chiroptera). *Proceedings of the United States National Museum* 99: 429-454.
- HONACKI, J. H., K. E. KINMAN & J. W. KOEPLI (Eds.). 1982. *Mammal Species of the World*. Allen Press and Association of Systematics Collections, Lawrence.
- HUMPHREY, S. R. & F. J. BONACCORSO. 1979. Population and community ecology. In: Baker, R.J., J.K. Jones, Jr. & D.C. Carter (Eds.), *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part III, Special Publications, Museum, Texas Tech University* 16: 409-441.
- JONES, J. K. & D. C. CARTER. 1976. Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. In: Baker, R.J., J.K. Jones, Jr., & D.C. Carter (Eds.), *Biology of Bats of the New World family Phyllostomatidae. Part I. Special Publications, Museum, Texas Tech University* 10: 7-38.
- KOOP, B. F. & R. J. BAKER. 1983. Electrophoretic studies of relationships of six species of *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Occasional Papers, Museum, Texas Tech University* 83: 1-12.
- KOOPMAN, K. F. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates* 2651: 1-33.
- KOOPMAN, K. F. 1982. Biogeography of the bats of South America. In: Mares M. A. & H. H. Genoways (Eds.), *Mammalian Biology in South America. Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology* 6: 273-302.
- KUNZ, T. H. 1987. *Post-natal growth and energetics of suckling bats*, pp. 395-420. In: Fenton, M. B., P. Racey, & J. M. V. Rayner (Eds.), *Recent Advances in the Study of Bats*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LANYON, S. M. 1985. Detecting internal inconsistencies in distance data. *Systematic Zoology* 34(4): 397-403.
- LEWONTIN, R. C. 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Columbia University Press, New York.
- LINALES, O. J. 1986. *Murciélagos de Venezuela*. Cuadernos Lagoven, Caracas.
- MANTEL, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209-220.
- MCLELLAN, L. J. 1984. Morphometric analysis of *Carollia* (Chiroptera, Phyllostomidae). *American Museum Novitates* 2791: 1-35.
- OWEN, R. D. 1987. Phylogenetic analyses of the bat subfamily Stenodermatinae (Mammalia: Chiroptera). *Special Publications Museum, Texas Tech University* 26: 1-65.
- PACHECO, V. 1989. *Systematics and Biogeography of some Sturnira (Chiroptera: Phyllostomidae) with emphasis on Andean Forms*. Master of Science Thesis, University of Illinois, Chicago.
- PACHECO, V. & B. D. PATTERSON. 1991. Phylogenetic Relationships of the New World Bat Genus *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 206: 101-121.

- PARKER, T. A., III, T. S. SCHULENBERG, G. R. GRAVES & M. J. BRAUN. 1985. The avifauna of the Huancabamba Region, Northern Peru. *Ornithological Monographs* 36: 169-197.
- PATTON, J. L. 1980. Chromosomal and genic divergence, population structure, and speciation potential in *Thomomys bottae* pocket gophers, pp. 255-295. In: Reig, O.A. (Ed.) *Ecology and Genetics of Animal Speciation*. Universidad Simón Bolívar, Caracas.
- PATTON, J. L. & S. Y. YANG. 1977. Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: macrogeographic patterns. *Evolution* 31: 697-720.
- PLATNICK, N. I. & G. NELSON. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology* 27: 1-16.
- POWER, D. M. & J. R. TAMSITT. 1973. Variation in *Phyllostomus discolor* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Canadian Journal of Zoology* 51: 461-468.
- SAS INSTITUTE. 1987. *SAS/STAT Guide for personal computers, Version 6 Edition*. Cary, North Caroline.
- SCHNELL, G. D., T. L. BEST & M. L. KENNEDY. 1978. Interspecific morphologic variation in kangaroo rats (*Dipodomys*): degree of concordance with genic variation. *Systematic Zoology* 27: 34-48.
- SELANDER, R. K., M. H. SMITH, S. Y. YANG, W. E. JOHNSON & J. B. GENTRY. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). *University of Texas Publications* 7103: 49-90.
- SHAMEL, H. H. 1927. A new bat from Colombia. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 40: 129-130.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL. 1973. *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco.
- SOULE, M. 1976. *Allozyme variation: Its determinants in space and time*, pp. 60-77. In: Ayala, F. J. (Ed.), *Molecular evolution*, Sinauer and Associates, Sunderland.
- STEPHENS, L. & M. A. TRAYLOR, JR. 1983. *Ornithological Gazetteer of Peru*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- TAMSITT, J. R. & D. VALDIVIESO. 1986. Variación morfométrica en el murciélagos *Sturnira magna* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Caldasia* 15: 743-760.
- TSCHUDI, J. J. Von. 1844. *Therologie*. In: Tschudi, J. J., *Untersuchungen über die Fauna Perus* 1: 1-262, pls. 1-18.
- VUILLEUMIER, F. 1969. Pleistocene speciation in birds living in the high Andes. *Nature* 223: 1179-1180.
- VUILLEUMIER, F. 1984. Zoogeography of Andean Birds: Two major barriers; and speciation and taxonomy of the *Diglossa carbonaria* superspecies. *National Geographic Society Research Reports* 16: 713-731.
- WILLIG, M. R., R. O. OWEN & R. L. COLBERT. 1986. Assessment of morphometric variation in natural populations: The inadequacy of the univariate approach. *Systematic Zoology* 35(2): 195-203.
- WILSON, D. E. & E. L. TYSON. 1970. Longevity records for *Artibeus jamaicensis* and *Myotis nigricans*. *Journal of Mammalogy* 51: 203.
- WRIGHT, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- WRIGHT, S. 1978. *Evolution and the genetics of populations, Volume 4: Variability within and among natural populations*. University of Chicago Press, Chicago.

## APPENDIX

Number before the localities were plotted in Figure 1. Parenthesis ending each record show the enclosing grouped locality for the multivariate analysis, and square brackets indicate specific samples used in the electrophoretic analysis. Museum acronyms are as follow: AMNH, American Museum of Natural History; EPN, Escuela Politécnica Nacional; FMNH, Field Museum of Natural History; LSUMZ, Museum of Zoology, Louisiana State University; MUSM, Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos; MVZ, Museum of Vertebrate Zoology, University of California; USNM, National Museum of Natural History (United States); PZE, Peruvian Zoological Expedition (FMNH uncatalogued).

*Sturnira bogotensis*

25. COLOMBIA: Bogotá, La Uribe, USNM 251986-251987 (a).
27. ECUADOR: Azuay, Yanasacha, AMNH 244948 (b).
26. PERU: Ancash, Huaylas, PH 50-51 (FMNH uncatalogued), MUSM 4002-4003, 4047-4049(c).
38. PERU: Ancash, Yungay, Quebrada Llanganuco, MUSM 4004 (c).
28. PERU: Lima, Bosque de Zárate, FMNH 128935, 128793-128794 [bo-1]; MUSM 4013-4020 (h).
35. PERU: Lima, Canta, Obrajillo, MUSM 4010-4011 (f).
30. PERU: Lima, Cañete, Aiza, MUSM 4038-4039 (e).
29. PERU: Lima, San Bartolomé, FMNH 128789-128792 [bo-1], MUSM 4022-4034 (g).

*Sturnira erythromos*

23. BOLIVIA: Tarija, Tarija, FMNH 105953; Entre Ríos, 25 km NW, FMNH 105990 (i).
17. COLOMBIA: Huila, El Parque las Cuevas, FMNH 58721-58725 (j).
18. COLOMBIA: Huila/Cauca, Río la Plata, 1 mi N Moscopas, USNM 483453 (j).
65. COLOMBIA: Meta, Cane Alto, NW Restrepo, FMNH 121259 (j).
20. COLOMBIA: Narino, La Victoria, FMNH 113462 (l).
22. COLOMBIA: Valle, S Pance, 20 km SW Cali, USNM 483451-483452 (k).
66. ECUADOR: Hda. la Calera, El Angel, EPN 7821 (l).
67. ECUADOR: El Carchi, Gruta de la Paz, EPN 78853 (l).
68. ECUADOR: Ec. Esmeraldas, Cordillera de Toisán, EPN 851215 (l).
42. ECUADOR: Gualea, Gualea, EPN 2484 (l).
70. ECUADOR: Pichincha, Chiriboga, EPN 79917 (l).
71. ECUADOR: Pichincha, Perucho, EPN 81350 (l).
72. ECUADOR: Pichincha, Volcán Pichincha, EPN 6658-6659 (l).
73. ECUADOR: Uyunabicho, EPN 7479 (l).
59. PERU: Amazonas, 19 km by road E Balsas, FMNH 128796-128799 [er-1],(m).
55. PERU: Amazonas, Corosha, Río Chiriaco, MVZ 139977-139978 (n).
62. PERU: Amazonas, ca. 20 km (by road) W Leymebamba, FMNH 128800-128808 [er-3](m).
5. PERU: Amazonas, ca. 20 km trail E La Peca, LSUMZ 21379-21380, 21382-21383, 21387-21390, 21392-21396, 21844 (n).
10. PERU: Amazonas, ca. 6 road km, SW Lake Pomacochas, LSUMZ 18986- 18988, 18991-18995; MVZ 135573-135574 (n).
74. PERU: Amazonas, Utcubamba, between Churuja and Pedro Ruiz, FMNH 128809 (n).
61. PERU: Ancash, Río Mosna, FMNH 128781-128788 [er-0](d).

51. PERU: Ancash, San Marcos, Huari MUSM 4005-4006, 4008-4009 (d).
11. PERU: Apurímac, Bosque Paragay, FMNH 42-44; MUSM 4035-4037 (o).
75. PERU: Cajamarca, Cajamarca, MVZ 137909-137911 (p).
9. PERU: Cajamarca, 7 km N, 3 km E Chota, LSUMZ 22106 (p).
14. PERU: Cajamarca, 11.5 km N, 2 km W Lajas, LSUMZ 22108-22114 (p).
58. PERU: Cajamarca, Río Zafra, 2 km N Monteseco, FMNH 128811 (p).
13. PERU: Cuzco, Marcapata, FMNH 75182-75185 (q).
53. PERU: Cuzco, 32 km NE Paucartambo (km 112), MVZ 171436- 171437, 171440-171442 [er-5]; MVZ 166598-166599, 171438-171439 (q).
76. PERU: Cuzco, Pillahuata, FMNH 123888 (q).
12. PERU: Huánuco, Bosque Taprag, ca. Acomayo, FMNH 110921 (s).
64. PERU: Huánuco, Unchog, pass between Churubamba and Hacienda Paty, NNW Acomayo, LSUMZ 28167-28168, 28173, 28179-28180, 28182, 28185-28188 [er-8](s).
77. PERU: Junín, Tarma, FMNH 51520 (s).
4. PERU: La Libertad, Cumpang above Utcubamba, on trail to Ongón, LSUMZ 24701, 24706, 24675-24676, 24680-24682, 24685, 24687-24689, 24691, 24697, 24699 (r).
7. PERU: La Libertad, Mashua, E of Tayabamba on trail to Ongón, LSUMZ 24658, 24660-24661, 24667-24671, 24673-24674 (t).
4. PERU: La Libertad, Cumpang above Utcubamba, on trail to Ongón, LSUMZ 24695-24696 (a).
8. PERU: Ucayali, 3rd. km NE Abra Divisoria on Tingo María-Pucallpa highway, LSUMZ 22105, 22115 (u).
1. PERU: Piura, 15 km road E Canchaque, LSUMZ 18952-18956, 18958-18959, 18960-18965, 18967-18971, 18973-18979, 18981, 18983-18985, 19704 (v).
6. PERU: Piura, Cruz Blanca, 33 km road SW Huancabamba, LSUMZ 26930-26933 [er-6], 27107 (v).
2. PERU: Piura, Cerro Chinguela, 5 km N Zapalache, LSUMZ 26925-26927 [er-6](v).
3. PERU: Piura, Machete on Zapalache-Carmen trail, LSUMZ 26928-26929 [er-6](v).
78. PERU: Puno, 3 mi NNE Limbani, Agualani, MVZ 139521 (w).
79. PERU: Puno, 14 km W Yanahuaya, MVZ 172586-172590 (w).
80. PERU: San Martín, Puerta del Monte, 30 km NE Los Alisos, LSUMZ 27280-27281 (x).
16. VENEZUELA: Caracas, 9.4 km N of, Hotel Humboldt, USNM 370265-370269 (y).
15. VENEZUELA: Caracas, 5 mi N of, Los Venados, USNM 370226-370227, 370229-370234, 370236-370237, 370240-370242, 370245-370246, 370248-370249, 370251, 370253 (y).
24. VENEZUELA: Mérida, 5.5 km E, 2 km S of Tabay, middle refugio, USNM 386564; Mérida, 4 km E of Tabay, La Mucuy, USNM 373798 (z).

*Sturnira ludovici*

18. COLOMBIA: Huila/Cauca, 1 mi S Moscopas, Río La Plata, USNM 483510 (A).
37. COLOMBIA: Magdalena, Sierra Negra, Villanueva, Valledupar, USNM 281259-281261, 281264 (B).
34. COLOMBIA: Valle, Dapa, 15 km NW Cali, USNM 483511 (C).
22. COLOMBIA: Valle, 2 km S de Pance, ca. 20 km SW Cali, USNM 483512-483516 (C).
81. ECUADOR: Carchi, Maldonado, EPN 7975 (F).
40. ECUADOR: San José, 12 mi SW Huicra, FMNH 48785 (D).
40. ECUADOR: San Juan, 15 mi W. Huicra, FMNH 48786 (D).
39. ECUADOR: Esmeraldas, ca. Río Cauce, FMNH 44296-44297 (not located) (F).
42. ECUADOR: Gualea, W side Pichincha AMNH 67329 (F).

43. ECUADOR: Pastaza, Mera, USNM 548146 (F).
41. ECUADOR: Pastaza, 1.5 km E Mirador, USNM 513456-513457 (E).
83. ECUADOR: Imbabura, Paramba, USNM 113370 (F).
44. ECUADOR: Pichincha, near Mindo, FMNH 48343-48348, 48784 (not located) (F).
45. ECUADOR: Pichincha, Zapadores, USNM 513448-513449 (F).
32. VENEZUELA: Altamira, 2 km SW of, La Vega del Río Santo Domingo, USNM 440134-440148 (H).
31. VENEZUELA: San Esteban, FMNH 29440 (I).
33. VENEZUELA: Caracas, 5 km N of, Los Venados, USNM 370374-370387, 370389 (I).

*Sturnira oporaphilum*

82. ECUADOR: Loja E, Santa Bárbara, EPN 2485 (not located) (G).
84. ECUADOR: Zamora-Chinchipe, 3 km NE Cumbaratza, USNM 513452-513455 (G).
85. ECUADOR: Zamora-Chinchipe, 4 km NE Sabanilla, USNM 513451 (G).
59. PERU: Amazonas, 3 km E Balsas, FMNH 128919 (J).
54. PERU: Amazonas, Río Cenepa, headwater of Río Kafka, MVZ 154846-154847, 154849-154851, 154853-154854, 154859 (K).
46. PERU: Amazonas, 43 road km NE Chiriaco, LSUMZ 21511 (L).
5. PERU: Amazonas, 12 km E la Peca, LSUMZ 21400-21407, 21409 (M).
5. PERU: Amazonas, 20 km E la Peca, LSUMZ 21416 (M).
10. PERU: Amazonas, 6 road km SW Lake Pomacochas, LSUMZ 19032, 22458; MVZ 135560-135565 (M).
74. PERU: Amazonas, Río Utcubamba, 15 km N of Pedro Ruiz, FMNH 128920-128923 (M).
58. PERU: Cajamarca, 2 km N of Monteseco, Río Zaña, FMNH 128926-128934, 128795 (N).
47. PERU: Cuzco, Consuelo, FMNH 123903-123904, 123906-123907, 123910 (O).
13. PERU: Cuzco, Marcapata, FMNH 75186-75189 (O).
53. PERU: Cuzco, 72 km NE Paucartambo (by road km 152), MVZ 166600, 166602-166604 (O).
49. PERU: Junín, Huacapistana, FMNH 54939 (P).
4. PERU: La Libertad, Utcubamba, on trail to Ongón, LSUMZ 24704-24705 (Q).
86. PERU: Ucayali, Tingo María-Pucalpa highway, LSUMZ 22103 (R).
48. PERU: Madre de Dios, Hacienda Amazonia, FMNH 125844, 125847-125848 (S).
57. PERU: Madre de Dios, Pantiacolla, FMNH 122132 (S).
57. PERU: Madre de Dios, Pantiacolla, PZE 580-581, 586-587, 601, 610, 616-618, 656, 666, 668, 681, 692, 703, 722, 732, 735, (S).
50. PERU: Puno, 5 km by road, NE San José on Río Huari, LSUMZ 22461 (S).

# EVOLUTION AND SYSTEMATICS OF AKODONTINE RODENTS (MURIDAE: SIGMODONTINAE) OF PERU, WITH EMPHASIS ON THE GENUS *AKODON*

by

JAMES L. PATTON and MARGARET F. SMITH  
*Museum of Vertebrate Zoology, 2593 Life Sciences Building,  
University of California, Berkeley, CA 94720, U.S.A.*

## ABSTRACT

Fifteen species of the sigmodontine muroid rodent genus *Akodon s.l.* are recognized for Peru. However, this number is clearly only a minimal estimate: two new species have been recently added to the fauna of the country (*juninensis* Myers *et al.*, 1990; and *kofordi* Myers & Patton, 1989a); one previously known only from Bolivia has now been recorded from Peru (*fumeus* Thomas; see Myers & Patton, 1989a); and what has been considered as the most wide-spread and common species in Peru (*boliviensis* Meyen) is now known to be a composite of at least four distinct species (Myers *et al.*, 1990). As further field work continues, particularly in the wet Andean forests and the northern Cordillera, and as more thorough analyses of specimens existing in museum collections are completed, this list is sure to grow.

The traditional taxonomy of *Akodon*, as presented by Tate (1932), Cabrera (1961), and Honacki *et al.* (1982), among others, is clearly an inadequate representation of either the number of subordinate taxa in the genus or their implied phylogenetic relationships. Taxa traditionally allocated to *Akodon* in Peru can now be viewed clearly as a complex of at least three genera (*Akodon s.l.*, *Bolomys*, and *Chroemys*). The former two genera are sister taxa, but the latter, while a member of the tribe Akodontini, is highly divergent and apparently related to a complex of genera of the austral forests, including *Abrothrix*, *Chelemys*, and *Geoxus*.

While the systematics of this group is, and will continue to be in flux, we aim in this review to delineate what is known of descriptive morphology, of distribution (geographic and habitat), and of phylogenetic relationships for those species that occur in Peru. We emphasize sequence variation in the mitochondrial genome for the latter purpose, in part because the availability of museum skins as a source of DNA makes this approach particularly useful for examining relationships and defining species' boundaries. In so doing, we also emphasize where additional work is necessary, both in the field and in the museum.

## RESUMEN

En el Perú han sido reconocidas quince especies de roedores sigmodontinos muroideos pertenecientes al género *Akodon s.l.* Sin embargo, este número es solamente una estimación mínima ya que dos nuevas especies han sido recientemente reconocidas (*juninensis* Myers *et al.* 1990; y *kofordi* Myers & Patton 1989a). Además, una especie conocida solamente en Bolivia es ahora reconocida en Perú (*fumeus* Thomas; ver Myers & Patton, 1989a). Por último, la que ha sido conocida como la especie más común y de más amplia distribución geográfica en el Perú (*boliviensis* Meyen) es ahora identificada como un complejo de por lo menos cuatro especies distintas (Myers *et al.*, 1990). A medida que el trabajo de campo continúa especialmente en los bosques andinos húmedos y Cordillera norte, sumados al análisis de especímenes en colecciones de museo, esta lista seguramente será incrementada.

La taxonomía tradicional de *Akodon* como fuera presentada por Tate (1932), Cabrera (1960) y Honacki *et al.* (1982) entre otros, es una representación inadecuada del número de taxa o de sus relaciones filogenéticas implícitas. Taxa tradicionalmente asignadas al género *Akodon* en el Perú pueden ser ahora interpretadas como un complejo de al menos tres géneros (*Akodon s.s.*, *Bolomys* y *Chroemys*). Los

primeros dos géneros son taxa hermanas mientras que la última, si bien es un miembro de la tribu Akodontini, es altamente divergente y aparentemente está relacionada al complejo de géneros patagónicos, que incluye *Abrothrix*, *Chelemys* y *Geoxus*.

Este panorama nos permite decir que la sistemática de este grupo continuará cambiando. Nuestro propósito en esta revisión es presentar lo que se conoce sobre la distribución ( hábitat y geografía), la morfología descriptiva, y las relaciones filogenéticas de las especies que se encuentran en el Perú. Con relación a esto último, los estudios realizados sobre la variación en secuencias del genoma mitocondrial en pieles de museo, fueron particularmente útiles en el examen de relaciones filogenéticas y en la definición de entidades taxonómicas. Dado los resultados hallados, indicamos el trabajo necesario tanto de campo como de museo aún ha realizar.

## INTRODUCTION

The genus *Akodon* is one of the largest, yet taxonomically most poorly understood groups of South American sigmodontine muroid rodents. Over 90 taxa were assigned to the genus by Tate (1932), while Ellerman (1941) allocated 85 names to 62 species in *Akodon*. More recently, Cabrera (1961) recognized only 38 species of *Akodon*, 21 within the nominate subgenus, and Honacki *et al.* (1982) reduced the number of species to 33, an estimate that is clearly conservative as five new species have been added to the list only within the past two years (Myers & Patton, 1989a,b; Myers *et al.*, 1990; Hershkovitz, 1990). Mice of this genus are ubiquitous and common inhabitants of the puna grassland communities of the central and southern Andes of Peru and adjacent lowlands of Bolivia, Argentina, Chile, Paraguay, and Brazil. Representatives of the group, in the broad sense, occur also in the páramo from northern Peru north to Venezuela and enter forested habitats on the eastern Andean slope from central Bolivia north to Colombia and on the western forested slope from central Peru north. They also penetrate the austral beech forests of southern Chile and Argentina and the llanos and tepuis of Venezuela.

Reig (1986, 1987, and elsewhere) considers akodontine rodents to be derived from oryzomyine ancestors, and suggests that their center of origin was in the puna grasslands of the central Andes of southern Peru, Bolivia, northern Chile, and northwestern Argentina. This is the region of the greatest diversity of subordinant taxa (genera and subgenera). Taxa allocated to *Akodon s.s.* are known from Lower (Montehermosan) and Upper Pliocene (Chapadmalalan) strata of central Argentina (Reig, 1978, 1987).

Within *Akodon*, a number of subgroups have been identified. Some have been recognized formally as subgenera (see recent summaries in Honacki *et al.*, 1982; and Reig, 1987), while others have been given the informal status of species groups—asssemblages of morphologically similar and possibly related species (e.g., Myers, 1989; Myers *et al.*, 1990; Hershkovitz, 1990). The composition of these groupings varies considerably from author to author, and few analyses of species limits and geographic variation have been undertaken for any of the taxa recognized within these groups (for exceptions, see Myers, 1989; Myers *et al.*, 1990; Macêdo & Mares, 1987). The lack of adequate descriptions of species and the resulting lack of agreement as to the limits and relationships of species within *Akodon* have been an impediment to investigations of virtually all aspects of the biology of these common animals, including their ecology, behavior, cytology, and physiology as well as systematics and biogeography.

In this paper, we summarize what is currently known about the systematics and distribution of *Akodon* and its close relatives of Peru, with emphasis on those taxa inhabiting the wet Andean forests. Some of these taxa are moderately well known, including information on habitat and geographic range, morphological and genetic characteristics, patterns of geographic differentiation, and relationships to other related taxa (see, for example, Myers *et al.*, 1990).

Others are quite poorly known, with knowledge limited largely to their original literature citations. We will not treat other akodontine genera that occur in Peru, such as *Lenoxus* and *Oxymycterus*.

### THE TAXONOMY OF AKODON

Table 1 provides a generalized historical review of the taxonomy of *Akodon* and its subordinate and related taxa; it emphasizes the extensive flux underlying the taxonomic history of the genus. This flux extends to the present time, and it will undoubtedly continue into the future. While not apparent from the table, the taxonomic confusion extends to the species level, as the limits of most species are poorly defined. In part, the instability of the taxonomy of the genus results from a quite uniform body plan with few discernible diagnostic cranial or dental characteristics; the lack of adequate descriptions of components of the soft anatomy that might provide useful characters; and the almost total lack of any rigorous phylogenetic analysis of taxa, even including those characters that are well described or documented in the literature.

Two types of studies are needed to clear the current taxonomic chaos of *Akodon* and its relatives. First, a thorough understanding of sources of variation, that due to geography as well as to age and sex, is required to define true species units. An example of the type of study that is needed for all taxa is that of Myers *et al.* (1990) on the "*boliviensis*" group. Second, following

**Table 1.** Four views of the taxonomy of the genus *Akodon* (*sensu lato*).

Gyldenstolpe (1932)		Cabrera (1961)	
<i>Akodon</i>	( <i>Akodon</i> ) ( <i>Chalcomys</i> )	<i>Akodon</i>	( <i>Akodon</i> , incl. <i>Chalcomys</i> ) ( <i>Deltamys</i> )
<i>Abrothrix</i>			( <i>Abrothrix</i> )
<i>Chroeomys</i>			( <i>Hypsimus</i> )
<i>Bolomys</i>			( <i>Thalpomys</i> )
<i>Microxus</i>			( <i>Thaptomys</i> )
<i>Hypsimus</i>			( <i>Bolomys</i> )
<i>Deltamys</i>			( <i>Microxus</i> )
<i>Thalpomys</i>			( <i>Chroeomys</i> )
<i>Thaptomys</i>			
Reig (1987)		this report	
<i>Akodon</i>	( <i>Akodon</i> , incl. <i>Thaptomys</i> and <i>Thalpomys</i> ) ( <i>Abrothrix</i> ) ( <i>Deltamys</i> ) ( <i>Hypsimus</i> ) ( <i>Chroeomys</i> )	<i>Akodon</i>	( <i>Akodon</i> , incl. <i>Chalcomys</i> , <i>Microxus</i> , <i>Hypsimus</i> )
<i>Bolomys</i>		<i>Bolomys</i>	
<i>Microxus</i>		<i>Chroeomys</i>	
		<i>Abrothrix</i>	
		[ <i>Deltamys</i> , <i>Thalpomys</i> , <i>Thaptomys</i> not treated]	

(or at least coincidental with) the ascertainment of species boundaries, cladistic analyses are needed of enlarged data sets, with higher categories defined by monophyly and diagnosed by shared and derived characters (e.g., Rowe, 1988). Few such studies have been accomplished for akodontine rodents as yet, and those that have had this philosophical perspective have examined only a limited number of taxa. Our own recent work on higher categorical limits in akodontine rodents has relied on molecular characters, both protein electromorphic and mitochondrial DNA sequence data (Patton *et al.*, 1989; Smith & Patton, 1991a; unpubl. data). When treated in a cladistic fashion, these data strongly corroborate some suggestions based on morphology made by others (e.g., Spotorno, 1986; Spotorno *et al.*, 1990; Reig, 1987), or indicate relationships not previously considered.

Based on our own studies, as well as those of others, we offer here the following substantive changes in the nomenclature of *Akodon*, as developed by Cabrera, Reig, and others over the past 30 years:

1) *Microxus*, as represented by the type species *M. mimus* Thomas, is not distinguishable from *Akodon* s.s. and should be considered a synonym (e.g., Patton *et al.*, 1989; Smith & Patton, 1991a). If higher categories are to be defined by monophyly, this taxon clearly does not warrant the generic rank commonly accorded it.

2) *Abrothrix*, as represented by the type species *A. longipilis* Waterhouse as well as other species usually allocated to that taxon (see Hershkovitz, 1990), is only distantly related to *Akodon* and its sister-taxon, such as *Bolomys* (Spotorno, 1986; Spotorno *et al.*, 1990). Rather, it forms a sister-group relationship with the austral genera *Chelemys*, *Geoxus*, and *Notiomys* as well as with the Andean *Chroemys jelskii* and "Akodon" *andinus* (Spotorno *et al.*, 1990; Smith & Patton, unpubl. data). It clearly should be recognized at the generic level.

3) *Chroemys*, also as represented by the type species *C. jelskii* Thomas, is likewise quite distinct from *Akodon* where it has been traditionally placed as a subgenus, based on morphological, karyological, electromorphic, and mitochondrial DNA sequence analyses (Voss & Linzey, 1981; Spotorno *et al.*, 1990; Patton *et al.*, 1989; Smith & Patton, 1991a). As noted above, it is phylogenetically closer to a complex of genera that includes *Abrothrix* (Spotorno, 1986; Spotorno *et al.*, 1990), *Geoxus*, *Chelemys*, and probably *Notiomys* (Smith & Patton, unpubl. data). Spotorno *et al.* (1990) placed *jelskii* in the genus *Abrothrix* because of similar simplicity of the male phallus and common karyotype. While *C. jelskii* seems clearly linked to *Abrothrix* as opposed to *Akodon*, nevertheless it is diagnosable by uniquely derived paired preputial glands (Voss & Linzey, 1981) and other features. We prefer to retain *Chroemys* as a valid genus for the moment.

4) *Bolomys*, again as represented by the type species *B. amoenus* Thomas, is probably the sister-taxon of *Akodon* s.s. (Patton *et al.*, 1989; Smith & Patton, 1991a). While obviously close to *Akodon*, we agree with Reig (1987) in designating it a genus apart from *Akodon*. The contents of *Bolomys* have been reviewed by Reig (1987) and Anderson & Olds (1989).

5) The correct placement and/or validity of the other taxa that have been varyingly considered subordinate to *Akodon* (*Deltamys*, *Hypsimus*, *Thaptomys*, and *Thalpomys*) is uncertain at present (but see Langguth (1975) and Reig (1987) for reference to *Thalpomys*).

6) Certain species traditionally placed within the genus *Akodon* s.s. are best aligned with other genera. One such example in the Peruvian fauna is "Akodon" *andinus*. This species has its relationships with *Chroemys jelskii* and the clade that consists of *Abrothrix* and other austral genera (Hershkovitz, 1990; Smith & Patton, 1991a, unpubl. data). While not an *Akodon*, the generic placement of *andinus* must await a review of generic limits within the *Abrothrix* clade.

## THE AKODON OF PERU

Many species of the genus *Akodon* are similar in cranial and external morphology and can be extremely difficult to distinguish. Further, most descriptions in the literature are sketchy at best. In Peru, there are approximately 15 species of *Akodon* including its relatives that have been often placed in that genus. This number declines latitudinally from a maximum of ten species in southern Peru (at about 14-16° S) to three species in extreme north (6° S). Species inhabiting the Altiplano broadly overlap in distribution but are segregated by local habitat; those on the eastern Andean slopes are largely parapatric, with very narrow elevational ranges (Fig. 1). Most species in the akodont group inhabit the high elevation bunchgrass and shrub communities, such as *Akodon albiventer*, *boliviensis*, *fumeus*, *kofordi*, *julinensis*, *puer*, *subfuscus*; *Chroemomys jelskii* and "Akodon" *andinus*; and *Bolomys amoenus* in southern Peru. *Akodon mollis* occurs in shrub communities on the northern coast and western Andean flank (Fig. 2). The remainder of the species are restricted to elfin (*A. orophilus*, *torques*, and *mimus*) and upper tropical forests (*A. aerosus*) on the eastern slope of the Andes (Fig. 2).

The synopsis of characteristics of each of these species given below is taken from Myers *et al.* (1990), which also contains figures of the skulls of many of the species listed and provides selected measurements for all except *orophilus*. Generalized distribution maps are provided for those species inhabiting the Andean slope forests (*Akodon mollis*, *orophilus*, *aerosus*, *torques*, and *mimus*), for the members of the "*boliviensis*" group (see Myers *et al.*, 1990), and for *Chroemomys jelskii* and its close relative "Akodon" *andinus*.

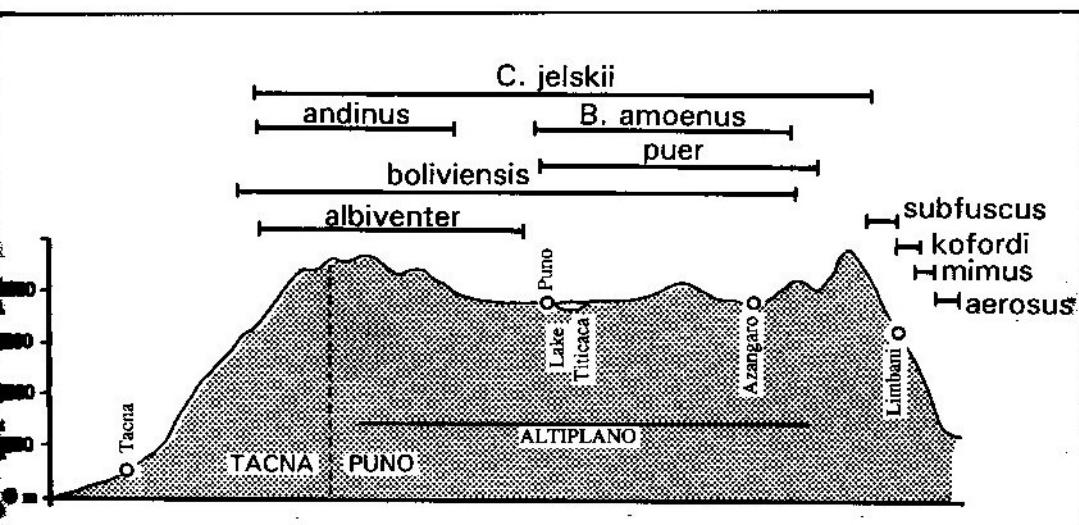


Fig. 1. Elevational and horizontal distributions of ten species of *Akodon* and its relatives, *Chroemomys*, "Akodon" *andinus*, and *Bolomys*, through southern Peru. The horizontally broad distributions of those species that occur on the Altiplano contrast sharply with the very narrow elevational limits of the species on the eastern Andean slope. These distribution patterns are characteristic of all species depicted here, with the exception of *A. subfuscus*. While this species is limited to the high elevations on the eastern slope in Puno Department (as in this figure), to the north it is broadly distributed across the Altiplano from the western cordilleran slope in Arequipa Department to the edge of the elfin forest in Cusco Department (see Myers *et al.*, 1990).

*Akodon aerosus* Thomas (Fig. 2). Latitudinally *aerosus* is a broadly distributed species, ranging from Ecuador to central Bolivia; elevationally it is narrowly confined to the upper montane forests of the eastern Andean slopes between about 2000 and 1200 m. The species apparently occurs in a series of disjunct populations from Amazonas, San Martín, Huánuco, Junín, Ayacucho, Cusco, and Puno departments. This species is characterized by large body size (total length [ToL] averaging 190 mm; condylo-incisive length of skull [CIL], 25.6 mm), a nearly naked but moderately long tail (tail [TaL] 79.8% of head and body length), and uniformly darkly colored (typically a deep blackish or reddish brown dorsally with dark, gray-based but buffy-tipped ventral hairs), dense but close-cropped fur. It lacks an eyering. The skull is strongly built, with a short and broad rostrum, very broad interorbital region, vertical and wide zygomatic plate, broad mesopterygoid fossa, and long maxillary tooth row (mean MTRL = 4.6 mm). Cabrera (1961) included *aerosus* as a subspecies of *A. urichi* from Venezuela; it does not share a close relationship, however, with that taxon in DNA characters (Smith & Patton, unpubl. data). Included in our view of this taxon are *surdus* Thomas and *baliolus* Osgood;

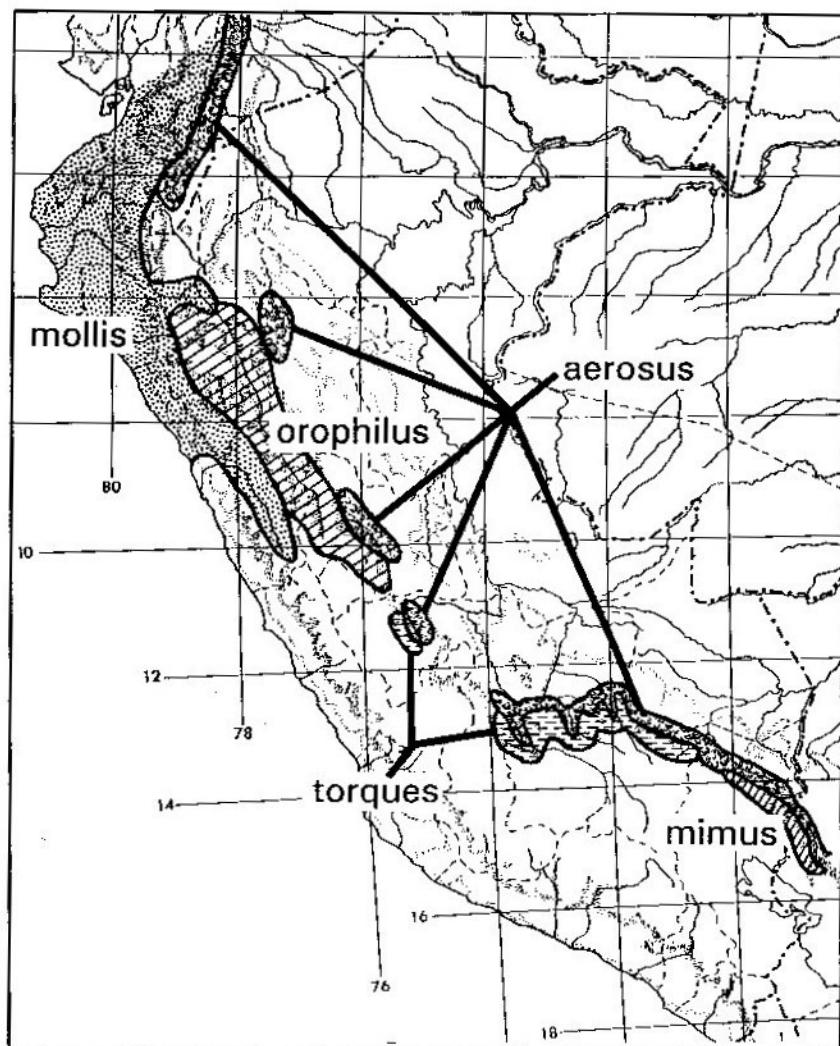


Fig. 2. Generalized distributions of species of *Akodon* that inhabit the forested slopes on both sides of the Andes in Peru. *Akodon mollis* extends to the shrub habitats on the coast, but the other species are apparently restricted to high elevation elfin forest (about 3500 to 2000 m; *orophilus*, *torques*, and *mimus*) or the middle elevation upper tropical forest (2000 to 1200 m; *aerosus*).

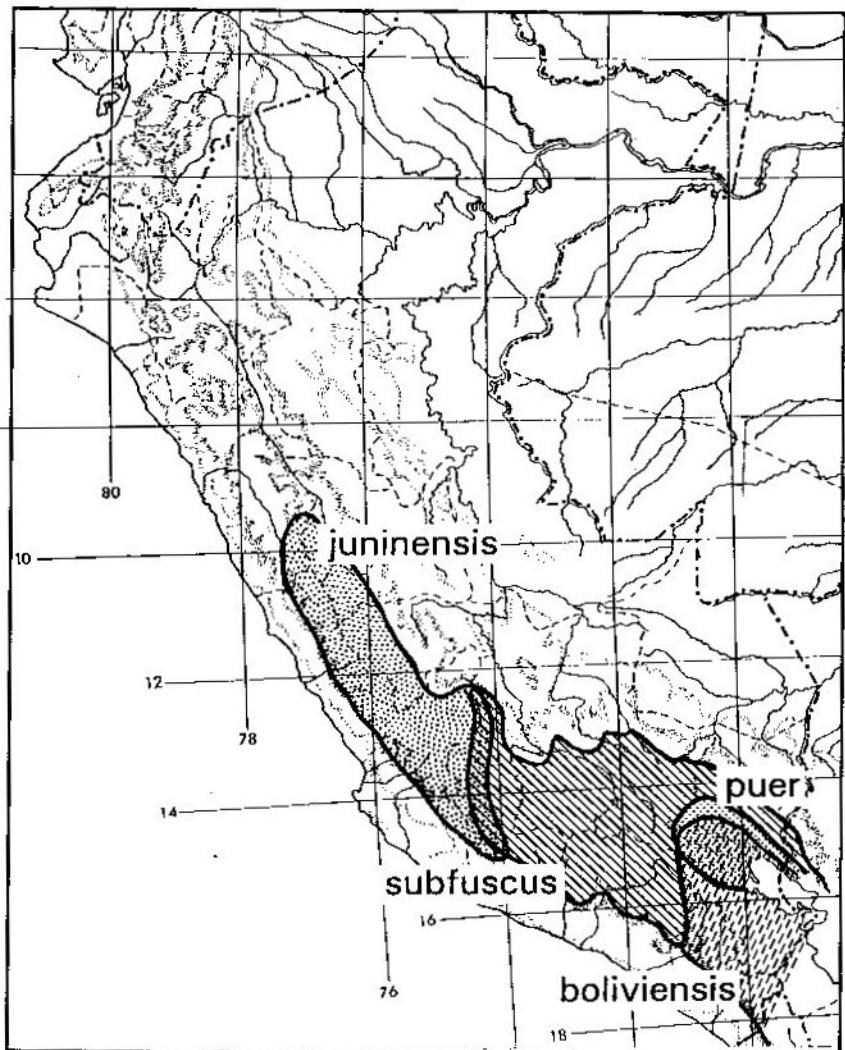
however, either, or both, of these may prove to be species distinct from true *aerosus*, which has its type locality in Ecuador (see below and Patton & Smith, in press). There is considerable variation in diploid number among populations, with  $2n$  ranging from 40 in Ayacucho Department (Gardner & Patton, 1976) to 22 in Cusco Department and 38 in Puno Department (Patton *et al.*, 1990).

*Akodon albiventer* Thomas (including *berlepschii* Thomas). This species is restricted to dense tola shrub habitats at high elevations in the western Altiplano of Arequipa, Moquegua, and Tacna departments (Pearson, 1951). It is of moderate size (mean ToL = 172 mm), with a moderately long tail (Tal. 69.8% of HBL), and short and coarse fur. The dorsal pelage is dark gray sprinkled with silver, while the venter is pale and strongly contrasts with the dorsum. The skull is of medium size (mean CIL = 23.7 mm), with shallow and narrow zygomatic notches, rather large tympanic bullae, moderate maxillary tooth rows (mean MTRL = 4.1 mm), and somewhat proodont upper incisors. This species was placed in *Bolomys* by Gyldenstolpe (1932) and Cabrera (1961), but is considered a member of *Akodon* s.s. by Reig (1987 and elsewhere). The diploid number is 40 (Gardner & Patton, 1976).

*Akodon boliviensis* Meyen (map, Fig. 3). The type species of the genus *Akodon*, *boliviensis* historically has been thought to be distributed broadly in the high elevations of the Andes from central Peru south into northwestern Argentina. Many of the literature references to this species, however, are suspect, as recent analyses indicate that the traditional *boliviensis* actually comprises a complex of at least four and possibly six different biological entities (see Myers *et al.*, 1990). As these authors define the species, it is limited in distribution to the puna grasslands of the Altiplano from Puno, Moquegua, and Tacna departments of southern Peru to southern Bolivia. It is a moderate sized (mean ToL = 155.7 mm), pale brown tinged olivaceous mouse, with long hair, conspicuous yellow eyering, a gray-brown venter with buffy tipped hairs, and a sharply bicolored tail averaging about 71% of head-body length. The skull is of moderate length (mean CIL = 22.4 mm), with a long toothrow (mean MTRL = 4.0 mm). Tooth  $M^3$  is distinctly bi-lophodont, uniquely so for the group of smaller species of *Akodon* from Peru, including *fumeus*, *julinensis*, *kofordi*, *mollis*, *orophilus*, *puer*, and *subfuscus*. The diploid number is 40, and the karyotype has been figured in Myers *et al.* (1990).

*Akodon fumeus* Thomas. This species is known only from a few localities on the eastern Andean slopes at the interface between moist grassland and elfin forest of the Río Sandia of extreme southern Peru, and along the eastern slope in similar habitats in adjacent Bolivia (Myers & Patton, 1989a). It shares general size, cranial, and pelage-color characteristics with *mollis* (with which it has been linked by Cabrera, 1961; Gyldenstolpe, 1932; Myers & Patton, 1989a; and Herskovitz, 1990) and can be distinguished from sympatric or contiguous *A. subfuscus* by the basic characteristics listed under *mollis*, below. It occurs at slightly lower elevations than *subfuscus* on the eastern slope in Puno Department (Myers & Patton, 1989a). The diploid number of populations in Peru is unknown.

*Akodon kofordi* Myers & Patton. This recently described species (Myers & Patton, 1989a) is known only from the Marcapata and Limbani drainages of southeastern Cusco and adjacent Puno Departments, respectively. It is very similar to *fumeus* and *mollis* but can be distinguished by the combination of its lyre-shaped mesopterygoid fossa,  $M^1$  with an island apparently formed from part of the paraflexus, olivaceous pelage, and unicolored tail. It occurs sympatrically, or nearly so, with *subfuscus*, which occurs at slightly higher elevations in bunchgrass habitats and with *mimus*, which occurs at the same elevation but in undisturbed elfin forest. The diploid number is 40, and the karyotype has been figured in Myers & Patton (1989a).



**Fig. 3.** Generalized distributions of species in the "boliviensis" group of *Akodon*, as defined by Myers *et al.* (1990) in high elevations of the central and southern Andes of Peru. These species are characteristic inhabitants of bunchgrass communities but may extend into cactus-scrub or dry forest habitats on the western Andean slope.

*Akodon juninensis* Myers, Patton & Smith (Fig. 3). This recently described species is known from the departments of Ancash, Lima, Junín, Huancavelica, and Ayacucho in bunchgrass/shrub habitats above 3000 m and in patches of perennial woodlands on the western Andean slope as low as 2700 m. It is sympatric with *subfuscus* at one known locality in southwestern Ayacucho Department, where it is distinguished readily by electromorphic characters. In morphological features of body size and proportions, color and color pattern, cranial and dental details, and in the morphology of the male phallus, *juninensis* is extremely similar to *subfuscus* and *puer*, and slightly less so to *boliviensis*. In relation to the latter, it is of somewhat small size (mean TOL = 149.4 mm) with a small and delicate skull (mean CIL = 20.1 mm) but moderate tooth row length (mean MTRL = 3.7 mm). The dorsal color is medium brown to pale olivaceous, heavily lined with black; the venter is mostly gray with whitish or buffy tipped hairs. The tail is densely furred and sharply bicolored. Other descriptive details are given in Myers *et al.* (1990). The diploid number is 40 (O.P. Pearson, unpubl. data).

*Akodon mimus* (Thomas) (Fig. 2). Like *Akodon torques*, this species inhabits the upper elfin forests on the eastern Andean slopes. It replaces *torques* geographically in these habitats from Puno Department of Peru (Limbani and Sandia drainages) south to eastern Cochabamba Department in Bolivia. This species is of large size (mean ToL = 194.4 mm) and uniformly gray-brown color above and below, without an eyering, and with an absolutely and proportionately long and naked tail (TaL averaging 97.6% of HBL). Its skull is gracile, with a very elongated rostrum and narrow, posteriorly slanting zygomatic plates. Virtually all of its features are accentuations of those described below for *orophilus* and *torques*. It is sympatric and syntopic with *aerosus* in extreme eastern Puno department and sympatric with, but segregated by habitat from, *kofordi* in the Limbani Valley at 2700 m. This is the type species of the taxon *Microxus* Thomas, considered a separate genus by most previous authors (e.g., Gyldenstolpe, 1932; Reig, 1987) or as a subgenus of *Akodon* (Cabrera, 1961). Karyotypes of specimens from Peru have not been examined or published; specimens from Cochabamba, Bolivia, have  $2n=24$  with an all bi-armed complement (Patton, unpubl. data).

*Akodon mollis* Thomas (Fig. 2). This is a poorly understood geographic complex that inhabits the montane regions and Pacific lowlands of northern Peru northward through the central highlands of Ecuador. Across this range, the species exhibits considerable differentiation, and several subspecies have been described, each of which may prove to be distinct species. The type locality of *mollis* is Tumbes; the comments that follow, therefore, refer to specimens from the western Cordilleran slopes and lowlands of northern Peru. This is a moderate sized animal (mean ToL = 169.8 mm) with a long MTRL (mean 4.1 mm), rather dark dorsal and ventral color, brown as opposed to yellowish pinna and shorter pale tips to the ventral fur. In most individuals of *mollis*, the mesopterygoid fossa is conspicuously broader than in *juninensis*, with which it is sympatric, or nearly so, in Ancash Department; here, *mollis* occurs on moister slopes with better drained soils (Myers *et al.*, 1990). Diploid numbers of this species range from  $2n=22$  (Ancash Department) to  $2n=36-38$  (Piura Department; O.P. Pearson, unpubl. data); the diploid number of specimens from central Ecuador is 22 (Lobato *et al.*, 1982).

*Akodon orophilus* Osgood (Fig. 2). Regarded as a subspecies of *mollis* by its describer, W.H. Osgood (1913), *orophilus* has been treated as a separate species by most recent authors (Cabrera, 1961; Honacki *et al.*, 1982), who also link it to *torques* from southern Peru. Like *mollis*, *orophilus* is badly in need of a thorough revision; we consider it a separate species here primarily because the range of variation displayed by both *mollis* and *orophilus* (which includes *orientalis* Osgood) is indicative of more than one species (following the example of *boliviensis* (see Myers *et al.*, 1990). This taxon occurs on the eastern slope of northern Peru in the wet elfin forests, apparently as far south as Huánuco Department. It is very similar to *mollis*, as described above, but has a narrower zygomatic plate that slants posteriorly as in *torques* and *mimus*. As we view *orophilus* here, its karyotype is not yet known.

*Akodon puer* Thomas (Fig. 3). This is the smallest species in the genus *Akodon* in Peru. It is known from the puna grasslands of the Altiplano of Puno Department in Peru, and extends southward throughout the highlands of Bolivia to northwestern Argentina (Myers *et al.*, 1990). It is truly sympatric with *A. boliviensis* throughout much of the central and eastern Altiplano of Puno Department, although the two are segregated slightly by local habitat. This species is readily distinguished by its small overall size (mean ToL = 139.2 mm), short skull (mean CIL = 20.7 mm), and very short maxillary tooth row (mean MTRL = 3.6 mm). The dorsal coloration is similar to that of *boliviensis*, except the venter is paler and grayer, rather than yellowish. The male phallus, however, is quite similar to that of *juninensis* and *subfuscus*, and quite distinct from that of *boliviensis*. The diploid number is 40, and the karyotype is figured in Myers *et al.* (1990).

*Akodon subfuscus* Osgood (Fig. 3). This species is contiguously allopatric with *boliviensis* and *puer*, and marginally sympatric with *juninensis*. It occurs from the moist puna grassland at high elevations on the eastern Andean slope above 3200 m in Puno and Cusco departments, through Apurímac, Arequipa, and Ayacucho departments in bunchgrass, tola shrub, and cactus scrub habitats (Myers *et al.*, 1990). It is nearly identical to *juninensis* in most features (see above), and intermediate in body size and tooth row length (mean MTRL = 3.7 mm) between *boliviensis* and *puer*. Specimens from the moister eastern parts of its range are considerably darker in color than those to the west, but the color and color pattern generally matches that described above for *boliviensis*, *juninensis*, and *puer*. The male phallus is as in *juninensis* and *puer*. The diploid number is 40; the karyotype is illustrated in Myers *et al.* (1990).

*Akodon torques* Thomas (Fig. 2). This species is an inhabitant of the upper elfin forest on the eastern slope of the Andes from Ayacucho and Cusco departments at elevations between 2000 and 3500 m. It is sympatric with, but segregated by habitat from, *A. subfuscus*, being found commonly in the dense moss mats under canopies formed by trees or large shrubs, while *subfuscus* occurs in adjacent clumps of tall, lush bunchgrass. This species is replaced at elevations below 2000 to 1800 m on the eastern slope by *aerosus* in all drainages in which it is known to occur (see Patton *et al.*, 1990). A moderately large species (mean ToL = 195.3 mm), *torques* has a nearly naked and proportionately long tail (TaL 87.9% of HBL). It has a rather uniformly dark gray brown coloration above and below, and lacks a distinctive eyering. The skull is moderately large (mean CIL = 24.4 mm), with an elongate rostrum; a narrow, posteriorly slanting zygomatic plate as in *orophilus* and *minus*; and a long maxillary tooth row (mean = 4.3 mm). Diploid numbers range from 26 in Ayacucho Department (Hsu & Benirschke, 1973; identified as *orophilus*) to 22 in the Urubamba or 24 in the Cosñipata drainages of Cusco Department (Patton *et al.*, 1990; Patton & Smith, 1992).

*Bolomys amoenus* Thomas. This species inhabits the high elevation grasslands of the Altiplano from Arequipa, Moquegua, Tacna, Cusco, and Puno Departments of Peru south to Cochabamba Department, Bolivia (see Anderson & Olds, 1989). It is easily distinguished by its somewhat large size (mean ToL = 161 mm); short and coarse fur; distinct yellow-orange suffusion dorsally, particularly around the face, eyes, legs, feet, and tail, contrasting with a white venter; long claws on the fore feet; and cranium with short rostrum but strongly proödont upper incisors. *Bolomys* has been varyingly considered a subgenus of *Akodon* or as a genus distinct from it (Table 1; Reig, 1987). It is sympatric with *A. albiventer*, *boliviensis*, *subfuscus*, and *puer*, and *C. andinus* and *jelskii* in various parts of its range. The diploid number is 34 (Gardner & Patton, 1976).

*Chroemomys jelskii* Thomas (Fig. 4). This rather large species occurs in the high elevation grasslands from Ancash and Pasco to Tacna and Puno departments of Peru south to northern Argentina (Sanborn, 1947). In southern Peru, *jelskii* is sympatric with *A. albiventer*, *subfuscus*, *boliviensis*, *puer*, *B. amoenus*, and "A". *andinus*; in central Peru, it is sympatric only with *A. juninensis*. It is readily distinguished from each of these species, however, by a combination of larger size (mean ToL = 179 mm) and highly distinctive pelage color and color pattern. In central Peru, the species is gray above with orange-tipped hairs, a paler buffy venter, and with an orange nose, face, ears, feet, and tail. In southern Peru, it has chocolate brown to reddish brown upperparts, white underparts, with an orange nose and orange tinge on the feet, but with very distinctive white thighs, pinnae, and postauricular patches that are usually confluent with white cheeks and throat. Dorsal color becomes increasingly darker and richer in southern Peru in populations from the dry western Altiplano to the wetter eastern Andean escarpment. Cranially, this species is distinguished by its large size (mean CIL = 25.3 mm), broad

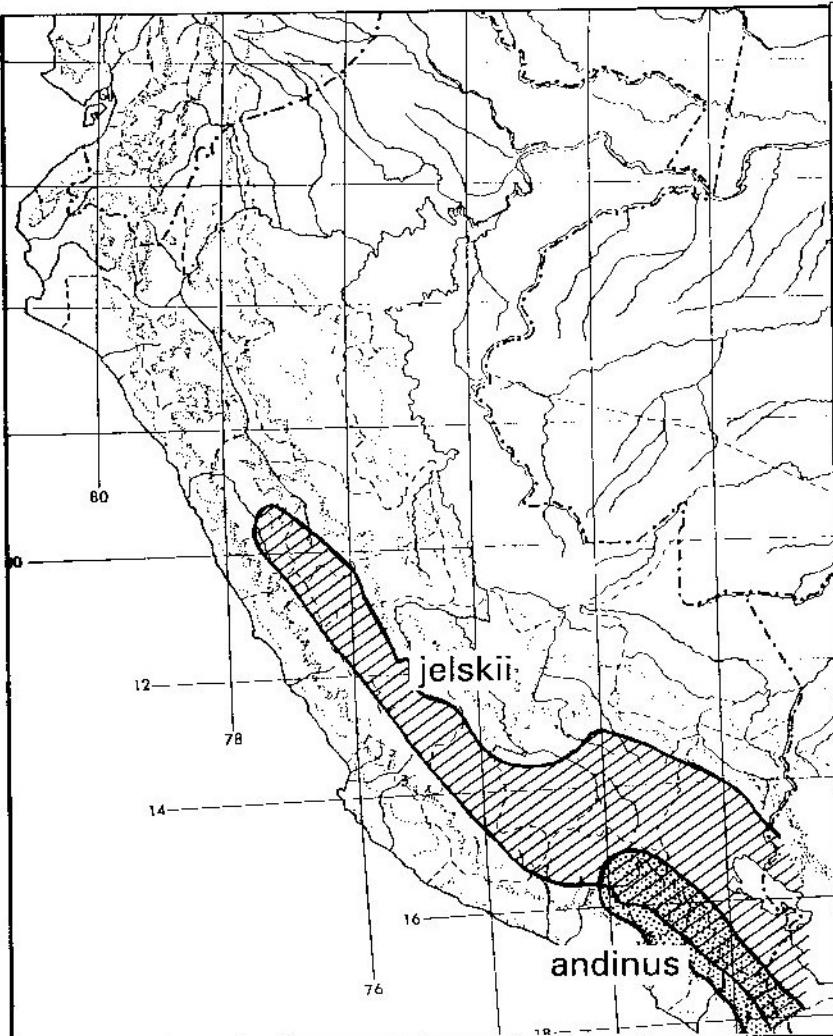


Fig. 4. Generalized distributions of *Chroemys jelskii* and its close relative "*Akodon*" *andinus* in Peru.

mesopterygoid fossa, lack of an alisphenoid strut, and relatively large auditory bullae. The male phallus of *Chroemys* is unique among all Peruvian akodonts; it is elongated and tapering with a long proximal baculum and very small tridigitate distal bacular tip (Spotorno, 1986; Spotorno *et al.*, 1990). The phallus of all *Akodon* and *Bolomys* is of the more typical "complex" type—short and barrel-shaped with short proximal and well-developed tridigitate distal baculum (general descriptions in Hooper & Musser, 1964; Myers *et al.*, 1990; Hershkovitz, 1990; Patton, unpubl. data). Northern and southern populations of *jelskii* differ so sharply in color pattern as to suggest that they are different species. The diploid number is 52 (Gardner & Patton, 1976).

"*Akodon*" *andinus* (Philippi) (Fig. 4). As with *A. albiventer*, this species is a denizen of the higher elevations of the western Altiplano of Peru in Arequipa, Moquequa, Tacna, and western Puno Departments; it ranges south as far as northern Argentina and Chile. It is found in open habitats of sparse and low-stature bunchgrass and small shrubs on hard soil pavements, in contrast to the denser and lusher swales of bunchgrass and tola shrublands characteristic of

sympatric *A. boliviensis* and *A. subfuscus* (Pearson, 1951; Myers *et al.*, 1990). This species is readily recognized by its small body size (mean Tol = 137 mm), proportionately short but well-furred tail (Tal 61% of HBL), and distinctive skull with short rostrum, broad braincase, and large, globular bullae. It has whitish as opposed to yellowish undertones to both dorsal and ventral color, a white rather than yellow eyering, and small but distinct whitish post-auricular patches. The male phallus is long and tapering as in *jelskii*, as opposed to barrel-shaped, with a very short but distinct tridigitate distal baculum (see Spotorno, 1986; Spotorno *et al.*, 1990). The diploid number is 52. This species is usually considered a member of *Akodon* s.s., but it shares strong morphological, cytological, and biochemical (Spotorno *et al.*, 1990; Smith & Patton, 1991a) relationships with *Chroemys jelskii*. While *andinus* clearly is not a member of *Akodon* s.s. and is in the same clade as *C. jelskii*, it is still rather distinct from the latter and, as such, its generic affinities are unclear at the moment (Smith & Patton, unpubl. data).

### PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS

Our views of the phylogenetic relationships among these varied taxa are primitive at best. Electromorphic and chromosomal data have been extremely useful in defining species boundaries (as in the "*boliviensis*" group [Myers *et al.*, 1990]), and, along with mitochondrial DNA sequence data, in suggesting phylogenetic affinities (Patton *et al.*, 1989; Apfelbaum *et al.*, 1989; Spotorno *et al.*, 1990; Smith & Patton, 1991a). These types of studies, however, have been of limited scope, either because of the narrow taxonomic breadth of available samples, the limited geographic area covered by the respective teams of investigators, or because of the overall great diversity of this group of mice. Suggestions regarding phylogeny have also come from morphological analyses, but mostly these are groupings of convenience, linking taxa that share sets of common features (see, for example, Myers, 1989; Myers & Patton, 1989a; Myers *et al.*, 1990) or are defined by unique attributes. It should no longer be necessary to caution that morphological similarity need not connote close relationship, or that unique traits only serve to diagnose taxa, not define them (i.e., Rowe, 1988).

### MITOCHONDRIAL DNA VARIATION

The view of phylogenetic relationships among species of *Akodon* and its relatives that we provide here is based primarily on the analysis of DNA sequence data of the mitochondrial Cytochrome *b* gene obtained by enzymatic amplification using the Polymerase Chain Reaction (PCR). The data presented are part of a continuing study; consequently, some of the relationships suggested below may require modification in the future. We employed mitochondrial sequences primarily because the high number of copies makes amplification for sequencing relatively easy, and because the relatively rapid rate of substitution provides a large number of characters for phylogenetic reconstruction. This method also offers exciting potential since DNA can be isolated and sequenced from the dried skin of specimens preserved in museum collections (Pääbo, 1989; Smith & Patton, 1991b).

### METHODS AND MATERIALS

Details of DNA extraction, amplification, and sequencing protocols are given in Smith & Patton (1991a). Data are summarized for 31 population samples representing 13 of the 15 species of Peruvian *Akodon* s.l. identified above. A list of specimens examined is given in the

**Table 2.** The number of base substitutions over the first 396 bases of the Cytochrome *b* mitochondrial gene sequence within and among Peruvian taxa of *Akodon* and its relatives. Only those taxa for which more than one geographic locality is represented are included. Data are given as mean plus/minus one standard deviation, with the range in observed values provided in parentheses. The Old World murid *Mus* was used as a comparative base.

**Intra- and inter-locality variation within species (mean  $\pm$  st. dev.):**

species	number of samples	within locality	among locality
<i>A. aerosus</i>	8	0.75 $\pm$ 1.16 (0-3)	15.77 $\pm$ 9.72 (3-28)
[ <i>Ibaliolus</i> ]	4	0.25 $\pm$ 0.50 (0-1)	0.25 $\pm$ 0.44 (0-1)
<i>A. torques</i>	4	0.0	10.11 $\pm$ 3.27 (5-14)
<i>A. subfuscus</i>	4	0.0	2.50 $\pm$ 1.93 (1-5)
<i>A. mimus</i>	2	0.0	2.00 $\pm$ 0.0
<i>A. orophilus</i>	2	1.50 $\pm$ 2.12 (0-3)	19.50 $\pm$ 0.58 (19-20)
<i>C. jelskii</i>	2	1.50 $\pm$ 2.12 (0-3)	16.00 $\pm$ 3.46 (13-19)

**comparisons within and among genera:**

comparison	mean $\pm$ st. dev.	range
within <i>Akodon</i>	37.53 $\pm$ 9.49	18-54
<i>Akodon-Bolomys</i>	51.48 $\pm$ 3.76	42-59
<i>Akodon-Chroemomys</i>	72.91 $\pm$ 4.58	63-80
<i>Akodon-Mus</i>	94.80 $\pm$ 5.51	84-101
<i>Bolomys-Chroemomys</i>	77.33 $\pm$ 2.64	73-81
<i>Bolomys-Mus</i>	91.50 $\pm$ 0.71	91-92
within <i>Chroemomys</i>	51.50 $\pm$ 1.60	50-54
<i>Chroemomys-Mus</i>	90.17 $\pm$ 1.33	89-92

**Appendix.** The level of sequence variation within populations was assessed by examining two individuals for most localities; estimates of geographic variation are available for six species. Phylogenetic estimates were obtained from trees intended to represent the most parsimonious explanation of sequence evolution. For this, we used two methods. First, a set of equally parsimonious trees was identified with PAUP (version 3.0L; Swofford, 1990) using individual nucleotide substitutions as character-states, and a 50% majority-rule consensus tree was constructed. The bootstrap method of Felsenstein (1985), as implemented in PAUP, was used to estimate the reliability of groupings found in the parsimony analysis. One hundred bootstrap replicates, with replacement, were performed. Sequence from the house mouse, *Mus* (Bibb *et al.*, 1981), was used as an outgroup for the PAUP analyses. Secondly, the neighbor-joining algorithm of Saitou & Nei (1987), which uses a triangular matrix of the percentage of overall sequence divergence, provided parsimonious agglomerative clustering solutions similar to that of the distance Wagner procedure (Farris, 1972). The NTSYS-pc package (version 1.60;

Rohlf, 1990) was used for these calculations. This analysis was restricted to the genus *Akodon* s.s., with *Bolomys* used as an outgroup.

### LEVELS OF SEQUENCE DIVERGENCE

Table 2 provides a summary of sequence divergence within and among populations of species of akodont rodents from Peru. For the 396 bp fragment of the Cytochrome *b* gene examined, nucleotide substitutions among individuals within localities are minimal, consistently <1% (maximum of 3 substitutions for each pair of individuals from the same locality). However, among those species for which geographic samples are available, there is a considerable range in divergence estimates. *Akodon aerosus*, *orophilus*, and *torques* as well as *C. jelskii* exhibit extensive differentiation among localities (10-20 substitutions; 2.5-5.1% sequence divergence), while the level of divergence among samples of *A. subfuscus* and *mimus* is 5 to 10 times less (2-2.5 substitutions). The maximal level of divergence recorded among samples of what are presumed to be single species (values for *aerosus*, for example) are within the range of those found between clearly defined species in the genus. Such high levels of sequence divergence suggest that *aerosus* (and perhaps *orophilus* and *jelskii*) represent complexes of species rather than the single biological units currently recognized. For example, the four samples of *A. aerosus baliolus* from the Río Inambarí tributaries are almost identical in sequence (range, 0-1 substitution among samples), but in comparison to other samples of this species from adjacent Cusco Department, the number of substitutions increases to 18 (4.5% sequence divergence; Machu Picchu sample) or 28 (7.1%, Cosñipata sample). Similarly, the two geographic forms of *jelskii* that are markedly distinct in color and color pattern (see above, and Sanborn, 1947) differ by an average of 16 substitutions (range, 13-19 [3.3-4.8%]).

Sequence divergence among higher taxa is also summarized in Table 2. There is a general increase in the number of substitutions in comparisons among species of *Akodon* (an average of 38 substitutions [9.6%]), between these species relative to *Bolomys amoenus* (51 substitutions [12.9%]), between both *Akodon* and *Bolomys* relative to *Chroemomys* (including "A." *andinus*; 73 [18.4%] and 77 [19.4%, respectively]), and finally between all three of these genera and *Mus* (90-95 [22.7-24.0%]). As discussed in Smith & Patton (1991a) and Patton & Smith (in press), the degree of divergence among species of *Akodon* and between them and *Bolomys* is less than the theoretical figure where convergence due to multiple substitutions at the same site is expected (*ca.* 15-18% sequence divergence; Nei, 1987). Consequently, the data were not corrected for transition bias or multiple hits in the phylogenetic analyses.

### PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS

There are 160 variable sites among the 396 bases of the Cytochrome *b* gene examined when the akodont sequences are compared with that of *Mus* (Bibb *et al.*, 1981). Thirty-one of these are unique to particular species, including 14 that define *Mus* relative to the akodonts examined. Thus, 129 sites contain potential phylogenetic information.

The PAUP analysis yielded 5 equally parsimonious trees, each with a consistency index of 0.826. The 50% majority-rule consensus tree of these five is presented in Fig. 5. Those nodes that were highly replicated (>75% of the time) in the bootstrap analysis are indicated. As is apparent, *Chroemomys* and "Akodon" *andinus* belong to a clade that is the sister-taxon to all other species examined herein, a conclusion drawn in previous molecular studies (Patton *et al.*, 1989; Smith & Patton, 1991a). This hypothesis is supported in all 100 bootstrap replicates.

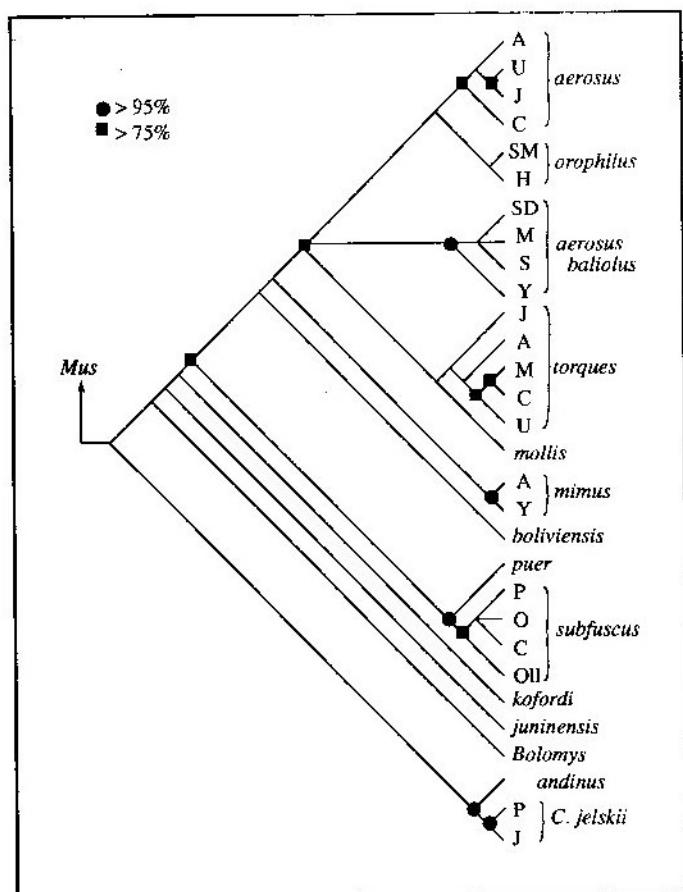
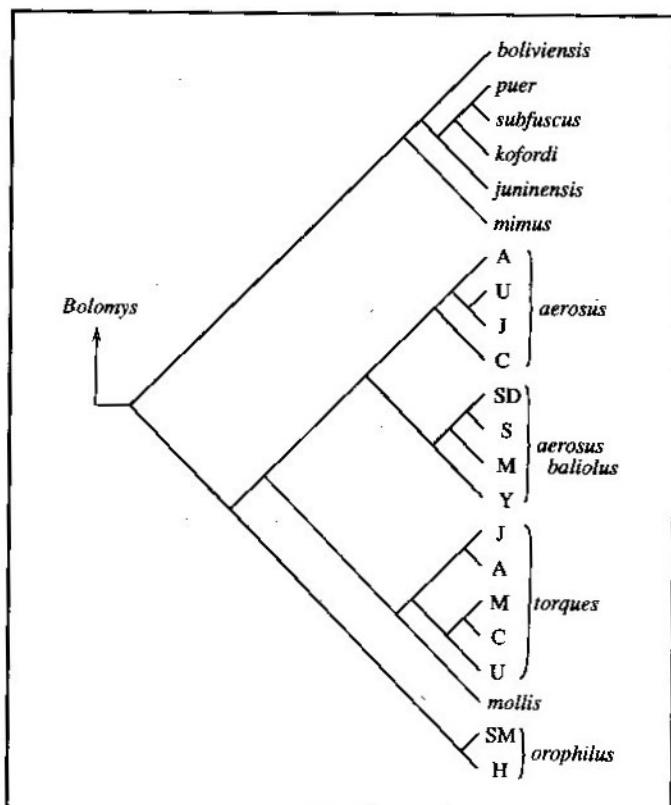


Fig. 5. Phylogenetic hypothesis for the relationship among the 13 species of akodontine rodents examined from Peru based on a 396 bp segment of the mtDNA Cytochrome *b* gene and rooted using *Mus* as an outgroup. The tree is a 50% majority-rule consensus based on 5 equally parsimonious solutions using the PAUP computer program (consistency index = 0.943). The solid circles identify internal nodes that were present in 95% or more of 100 bootstrap replicates, where each replicate represents a random sampling of sites with replacement (Felsenstein, 1985); the solid squares identify nodes supported in more than 75% of the 100 bootstraps. The letters identifying terminal branches for each species represent separate locality samples for each (see Appendix).

Similarly, *Bolomys*, as represented by the type species *amoenus*, is the sister-taxon to *Akodon s.s.*, again, as hypothesized by earlier molecular studies.

Relationships are less clear within the genus *Akodon*. For example, only two of the four species included in the "*boliviensis*" group (Myers *et al.*, 1990) form a sister relationship supported by the bootstrap analysis (*puer* and *subfuscus*); *julinensis*, which shares a similar unique male phallus with these two, is the most divergent member of the genus examined in mtDNA sequence. Significantly, those taxa that inhabit the forested slopes of the Andes (*aerous*, *mimus*, *mollis*, *orophilus*, and *torques*) appear to form a related complex, and a clade of all of these species with the exception of *mimus* is identified in >75% of the bootstrap replicates. However, relationships within and among populations of the forested slope species are not clearly defined. Only the geographic samples of the species *torques* and *mimus* associate according to their current taxonomy. Those of *aerous* are divided into two units, one of which represents *baliolus* from the Río Inambari drainage; this is not surprising considering the variance in overall sequence divergence exhibited by these population samples (see above).

The neighbor-joining tree (Fig. 6) based on the overall percentage of sequence divergence is quite similar in general features to the PAUP cladogram, but does differ in a few important ways. For one, the four species of the "*boliviensis*" group (Myers *et al.*, 1990) do form a single cluster, although included within it is *kofordi*, which has been suggested to be a relative of



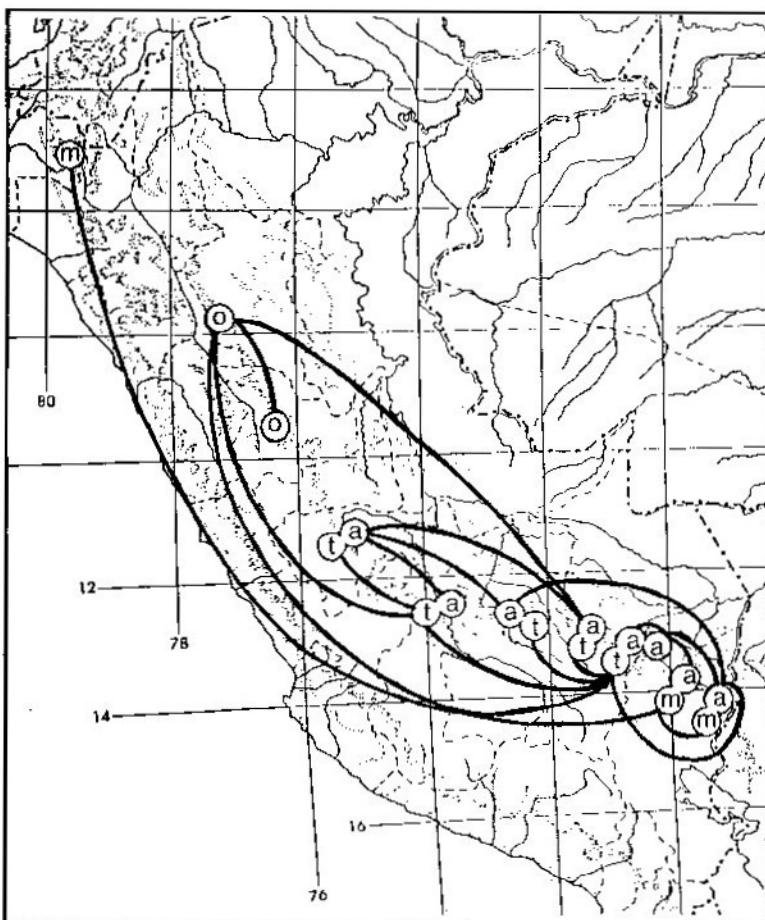
**Fig. 6.** Neighbor-joining (Saitou & Nei, 1987) tree based on the percent of sequence divergence among taxa of Peruvian species of *Akodon*, and rooted with *Bolomys amoenus* as an outgroup. Terminal branches are identified by locality designation, as in Fig. 5.

*mollis* (Myers & Patton, 1989). Secondly, samples of each of the forested slope taxa *aerosus*, *mollis*, *orophilus*, and *torques*, while again forming a collective group as in the PAUP analysis, are clustered consistent with their current taxonomy. The third difference between these two trees concerns the placement of *mimus*; either as the sister species to other forested slope taxa (Fig. 5) or clustered with the "boliviensis" group (Fig. 6). Wherever the correct relationships of *mimus* lay, clearly, however, this species has its relationships nested within *Akodon* s.s. as opposed to being a sister taxon to it, as implied by the generic or subgeneric status accorded by earlier authors.

## SUMMARY AND PROSPECTUS

The systematics of rodents of the genus *Akodon* and its close relatives have been reviewed in this paper. While these are among the more ubiquitous rodents of the high elevation Andean grasslands and forests, the boundaries of species and their resultant geographic ranges and relationships are very poorly known. Here, we have defined and characterized species as well as current information will allow, and we have provided some suggestions of phylogenetic relationships based on mitochondrial DNA sequence analysis.

Although both the PAUP and neighbor-joining methods support the hypothesis that all forested slope populations and taxa (with the possible exception of *mimus*) share a common origin, data are inadequate as yet to resolve with confidence the relationships among them. We need additional collections as well as thorough analyses of existing materials both to assess



**Fig. 7.** Minimum-spanning tree connecting those populations of *Akodon* sampled from the forested Andean slopes, based on a matrix of the percent of sequence divergence among them. The northern "m" represents *mollis*, the southern "m" *mimus*, with "o" = *orophilus*, "t" = *torques*, and "a" = *aerosus* samples.

species boundaries and to support any hypothesis of relationship. However, some tentative suggestions can be made that might provide direction for future analyses. These suggestions are derived from a minimum-spanning tree based on sequence divergence (Fig. 7).

For one, *aerosus* is probably a composite of two or more species; aside from the four samples of the Río Inambarí drainage that can be identified as *baliolus*, other samples, even those of adjacent drainages, exhibit a remarkable degree of divergence. As a result, it is not clear that this group of eight samples is monophyletic, even if more than one species is represented within it. Secondly, *torques* (with its type locality in the Río Urubamba drainage) is distinct from both *orophilus* and *mimus*, where it has been placed as a subspecies or related species by several previous authors (e.g., Cabrera (1961) and Thomas (1917), respectively). Those populations usually allocated to this species from Ayacucho and Cusco departments form a group with specimens from the elfin forests in Junín Department (considered to be *mollis* by Myers & Patton, 1989a and Myers *et al.*, 1990) and also with specimens from the Cordillera Huancabamba in Piura Department, also representing *mollis*. Thirdly, the two samples of *orophilus* from the eastern slopes in San Martín and Huánuco Departments appear rather intermediate between those of both *aerosus* and *torques*. Further refinements of the boundaries within and relationships among samples of *mollis* and *orophilus* from the forested slopes of the

central and northern Andes require additional sampling from this large and geographically complex area. The ability to extract and sequence DNA from dried museum skins will undoubtedly simplify these tasks, as well as stabilize our understanding of the taxonomy of *Akodon*, and the implications for that taxonomy to Andean biogeography.

### ACKNOWLEDGMENTS

We thank Sr. Marco Romero Pastor, Director General Forestal y de Fauna of the Ministerio de Agricultura for permission to conduct fieldwork in Peru; C. P. Patton, J. E. Cadle, R. E. Jones, E. Vivar P., D. Valc B., and M. Nachman for aid in the field; B. A. Luscombe and the staff of the Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima (especially Dr. H. de Macedo) for logistical support in Peru; C. Orrego and L. Apfelbaum for translation of the abstract; and the curators in charge of the collections whose materials we examined. Financial support for the fieldwork was provided by the National Geographic Society and the Museum of Vertebrate Zoology; that for the laboratory analyses came from National Science Foundation grant DEB-9005702. Finally, we thank Drs. Niels Valencia and Kenneth Young for the invitation to participate in this symposium and thus the opportunity to provide this synopsis.

### LITERATURE CITED

- ANDERSON, S. & N. OLDS. 1989. Notes on Bolivian mammals. 5. Taxonomy and distribution of *Bolomys* (Muridae, Rodentia). *American Museum Novitates* 2935: 1-22.
- APFELBAUM, L. I. & O. A. REIG. 1989. Allozyme genetic distances and evolutionary relationships in species of akodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 38: 257-280.
- BIBB, M. J., R. A. VAN ETEN, C. T. WRIGHT, M. W. WALBERG, & D. A. CLAYTON. 1981. Sequence and gene organization of mouse mitochondrial DNA. *Cell* 26:167-180.
- CABRERA, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 4: 309-732.
- ELLERMAN, J. R. 1941. *The Families and Genera of Living Rodents*, Vol. II. Family Muridae. British Museum (Natural History), London.
- FARRIS, J. S. 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *American Naturalist* 106: 645-668.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- GARDNER, A. L. & J. L. PATTON. 1976. Karyotypic variation in oryzomyine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the neotropical cricetine complex. *Occasional Papers, Museum of Zoology, Louisiana State University* 49: 1-48.
- GYLDENSTOLPE, N. 1932. A manual of neotropical sigmodont rodents. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlanger* 11(3): 1-164.
- HERSHKOVITZ, P. 1990. Mice of the *Akodon boliviensis* size class (Sigmodontinae, Cricetidae), with the description of two new species from Brazil. *Fieldiana, Zoology* (N.S.) 57: 1-32.
- HONACKI, J. H., K. E. KINMAN, & J. W. KOEPL. 1982. *Mammalian Species of the World*. Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas.

- HOOPER, E. T. & G. G. MUSSER. 1964. The glans penis in neotropical cricetines (Family Muridae) with comments on the classification of muroid rodents. *Miscellaneous Publication, Museum of Zoology, University of Michigan* 123: 1-57.
- HSU, T. C. & K. BENIRSCHKE. 1973. *Atlas of Mammalian Chromosomes* 7: folio 314.
- LANGGUTH, A. 1975. La identidad de *Mus lasiotis* Lund y el status de género *Thalpomys* Thomas (Mammalia, Cricetidae). *Papéis Avulsos Zoologia (São Paulo)* 29(8): 45-55.
- LOBATO, L., G. CANTOS, B. ARAUJO, N. O. BIANCHI, & S. MERANI. 1982. Cytogenetics of the South American Akodont rodents (Cricetidae). X. *Akodon mollis*: a species with XY females and B chromosomes. *Genetica* 57:199-205.
- MACEDO, R. H. & M. A. MARES. 1987. Geographic variation in the South American cricetine rodent *Bolomys lasiurus*. *Journal of Mammalogy* 68: 578-594.
- MYERS, P. 1989. A preliminary revision of the varius group of *Akodon* (A. dayi, dolores, molinae, neocenus, simulator, toba, and toba), pp. 5-54. In: Redford, K. H. & J. F. Eisenberg (Eds.), *Advances in Neotropical Mammalogy. Essays in Honor of Ralph M. Wetzel*. Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- MYERS, P. & J. L. PATTON. 1989a. *Akodon* of Peru and Bolivia—revision of the *fumeus* group (Rodentia: Sigmodontinae). *Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan* 721: 1-35.
- MYERS, P. & J. L. PATTON. 1989b. A new species of *Akodon* from the cloud forests of eastern Cochabamba Department, Bolivia (Rodentia: Sigmodontinae). *Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan* 720: 1-28.
- MYERS, P., J. L. PATTON, & M. F. SMITH. 1990. A review of the *boliviensis* group of *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae), with emphasis on Peru and Bolivia. *Miscellaneous Publication, Museum of Zoology, University of Michigan* 177: ii-104.
- NEI, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- OSGOOD, W. H. 1913. New Peruvian mammals. *Field Museum of Natural History, Zoology series* 10(9): 93-100.
- PAABO, S. 1989. Ancient DNA: extraction, characterization, molecular cloning, and enzymatic amplification. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 86: 1939-1943.
- PATTON, J. L. & M. F. SMITH. 1992. mtDNA phylogeny of Andean mice: a test of diversification across ecological gradients. *Evolution* 46: 174-183.
- PATTON, J. L., P. MYERS, & M. F. SMITH. 1989. Electromorphic variation in selected South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae), with comments on systematic implications. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 54:347-359.
- PATTON, J. L., P. MYERS, & M. F. SMITH. 1990. Vicariant versus gradient models of diversification: the small mammal fauna of eastern Andean slopes of Peru, pp. 355-371. In: Peters, G. & R. Hutterer (Eds.), *Vertebrates in the Tropics*. Museum Alexander Koenig, Bonn.
- PEARSON, O. P. 1951. Mammals of the highlands of southern Peru. *Bulletin, Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 106(3): 117-174.
- REIG, O. A. 1978. Roedores cricétidos del Plioceno superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Publicaciones del Museo Municipal Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia"* 2: 164-190.
- REIG, O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents, pp. 404-439. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- REIG, O. A. 1987. An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: Sigmodontinae). In: Patterson, B.

- D. & R. M. Timm (Eds.), *Studies in Neotropical Mammalogy: Essays in Honor of Philip Hershkovitz*. *Fieldiana, Zoology* (N.S.) 39: 346-399.
- ROHLF, F. J. 1990. *NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, version 1.60*. Exeter Software, Setauket, New York.
- ROWE, T. 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 241-264.
- SAITOU, N. & M. NEI. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406-425.
- SANBORN, C. C. 1947. Geographic races of the rodent *Akodon jelskii*. *Fieldiana, Zoology* 31: 137-142.
- SMITH, M. F. & J. L. PATTON. 1991a. Variation in mitochondrial cytochrome *b* sequence in natural populations of South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae). *Molecular Biology and Evolution* 8: 85-103.
- SMITH, M. F. & J. L. PATTON. 1991b. Identical sequences via PCR in dried skin and liver extracts from the same individual. *Trends in Genetics* 7: 4.
- SPOTORNO, A. 1986. *Systematics and evolutionary relationships of Andean phyllotine and akodontine rodents*. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley.
- SPOTORNO, A., E. Z. CARLOS A., & C. ARTURO. 1990. Evolutionary systematics and heterochrony in *Abrothrix* species (Rodentia, Cricetidae). *Evolucion Biologica* 4: 37-62.
- SWOFFORD, D. L. 1990. *PAUP, Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.0L*. Illinois Natural History Survey, Urbana, Illinois.
- TATE, G. H. H. 1932. The taxonomic history of the South and Central American akodont rodent genera: *Thalpomys*, *Deltamys*, *Thaptomys*, *Hypsomys*, *Bolomys*, *Chroeomys*, *Abrothrix*, *Scotinomys*, *Akodon* (*Chalcomys* and *Akodon*), *Microxus*, *Podoxymys*, *Lenoxus*, *Oxymycterus*, *Notiomys*, and *Blarinomys*. *American Museum Novitates* 582: 1-32.
- THOMAS, O. 1917. Preliminary diagnoses of new mammals obtained by the Yale-National Geographic Society Peruvian expedition. *Smithsonian Miscellaneous Collection* 68(4): 1-3.
- VOSS, R. S. & A. V. LINZEY. 1981. Comparative gross morphology of male accessory glands among neotropical Muridae (Mammalia: Rodentia) with comments on systematic implications. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 159: 1-41.

## APPENDIX

List of specimens examined for mitochondrial DNA sequence variation. Museum acronyms are: MVZ = Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley; LSU = Museum of Natural Science, Louisiana State University, Baton Rouge; FMNH = Division of Mammals, Field Museum of Natural History, Chicago; ZMUM = Zoological Museum, University of Montana, Missoula. Bold letters identify the geographic samples presented in figures 5 and 6; "n" is the number of individuals sampled.

**Akodon aerosus**.—Dept. Junín: 10 km WSW San Ramón, 1275 m (J, n=2, MVZ); Depto. Ayacucho: Huanhuachayo, 1660 m (A, n=1, LSU), Hda. Luisiana, Río Apurímac (A, n=1, LSU); Depto. Cusco: Machu Picchu, 1660 m (U, n=2, ZMUM); 72 km by road NE Paucartambo, 1460 m (C, n=2, MVZ); Hda. Cadena, Marcapata (M, n=2, FMNH); Depto. Puno: 4 km by road NNE Ollachea, 2380 m (S, n=2, MVZ); Santo Domingo (SD, n=2, FMNH); Abra Marrancunca, 14 km by road W Yanahuaya, 2210 m (Y, n=2, MVZ).

**boliviensis**.—Dept. Puno: 12 km S Santa Rose [de Ayaviri], 3950 m (n=2, MVZ).

**julinensis**.—Dept. Junín: 22 km N La Oroya, 4040 m (n=2, MVZ).

**lofordi**.—Dept. Puno: Agualani, 9 km by road N Limbani (n=2, MVZ).

**mimus**.—Dept. Puno: Agualani, 9 km by road N Limbani, 2840 m (A, n=2, MVZ); Abra Marrancunca, 14 km by road W Yanahuaya, 2210 m (Y, n=2, MVZ).

**mollis**.—PERU: Depto. Piura, "Machete" on Zapalache-Carmen trail, 2050 m (n=3, LSU).

**orophilus**.—PERÚ: Depto. Huánuco, Unchog, pass between Churubamba and Hda. Paty, NNW Acomayo, 3450 m (H, n=1, LSU); Depto. San Martín, Puerta del Monte, ca 30 km NE Los Alisos, 3250 m (SM, n=2, LSU).

**puer**.—PERU: Depto. Puno, 12 km S Santa Rosa [de Ayaviri], 3950 m (n=1, MVZ).

**subfuscus**.—PERU: Depto. Arequipa, 15 km S Callalli, 4150 m (A, n=2, MVZ); Depto. Cusco, 26 km NW Ollantaytambo, 3700 m (OII, n=2, MVZ), 32 km by road NE Paucartambo, 3140 m (P, n=2, MVZ); Depto. Puno, 6.5 km by road SW Ollachea, 3350 m (O, n=2, MVZ).

**torques**.—PERU: Depto. Junín; 16 km NNE Palca, 2450 m (J, n=2, MVZ); Depto. Ayacucho; Yuraccyacu (A, n=1, LSU), Puncu, ca. 30 km NE Tambo, 3370 m (A, n=1, LSU); Depto. Cusco, 3 km E Amaybamba, 2200 m (U, n=2, MVZ), 32 km by road NE Paucartambo, 3140 m (C, n=2, MVZ), Ccachubamba, 3400 m (M, n=1, FMNH), Amacho, 3350 m (M, n=1, FMNH).

**Bolomys amoenus**.—PERU: Depto. Puno, 12 km S Santa Rosa [de Ayaviri], 3950 m (n=2, MVZ).

**Chroeomys jelskii**.—PERU: Depto. Junín, 22 km N La Oroya, 4040 m (J, n=2, MVZ); Depto. Puno, 6.5 km by road SW Ollachea, 3350 m (P, n=2, MVZ).

**"Akodon" andinus**.—PERU: Depto. Arequipa, 2 km W Sumbay, 4200 m (n=2, MVZ).

# DISTRIBUCION ALTITUDINAL DE ROEDORES SIGMODONTINOS (CRICETIDAE) EN EL PARQUE NACIONAL RIO ABISEO, SAN MARTIN, PERU

por

MARIELLA LEO y MONICA ROMO

Asociación Peruana para la Conservación,  
Parque José de Acosta 187, Lima-17, Perú

## RESUMEN

Se estudió los hábitats y rangos altitudinales de los roedores de la subfamilia Sigmodontinae del Parque Nacional Río Abiseo, San Martín, Perú. Se encontró especies de amplia distribución geográfica. La información existente sugiere que estas especies se distribuyen de acuerdo a un patrón de bandas altitudinales que va de norte a sur. Se halló además especies aún no descritas, de limitada distribución altitudinal y por el momento consideradas endémicas del área de estudio. Dos de ellas estarían aparentemente restringidas al ecotono entre el bosque de neblina, los bosquecitos aislados y el pajonal de puna.

El número de especies por zona de vida varía entre cinco (pp-SAT) y ocho (bp-MT). Aparentemente, el número de especies decrece según se desciende (bmh-MT, seis especies; bmh-MBT, cinco especies) hasta llegar a la zona de transición donde éste aumenta (siete especies) apareciendo algunas especies diferentes a las de las anteriores zonas de vida.

En general, los patrones de diversidad y de distribución altitudinal de los sigmodontinos del PNRA muestran tanto similitudes como diferencias significativas con los encontrados en los bosques montanos del sureste del Perú. Las similitudes corresponden mayormente a nivel de taxa superiores y de especies o grupos de especies de amplia distribución.

La composición de la fauna de roedores sigmodontinos en el PNRA, sus similitudes y diferencias con las especies de los departamentos de Amazonas y Huánuco, y del suroriente del país, así como la presencia de otras especies de fauna endémicas del área de estudio, respaldarían la existencia de una provincia biogeográfica al oeste del río Huallaga.

Esta información biogeográfica puede ser de suma utilidad para la planificación y diseño de los parques nacionales y otras áreas naturales protegidas. Nuestros resultados apoyan la tesis de que la unidad geográfica básica para la conservación de los bosques montanos debe ser la cuenca en su totalidad, para que de este modo poder proteger el mayor número posible de bandas horizontales de hábitat y a las especies propias a estas bandas. Sin embargo, debemos considerar acciones específicas de manejo para mejorar las posibilidades de supervivencia de aquellas especies de poca amplitud altitudinal, y por ende limitada disponibilidad de hábitat potencial, en el área protegida. Quizá las alternativas más obvias son la protección y monitoreo más intensos de los hábitats de dichas especies, así como el establecimiento y protección de corredores de hábitat entre áreas protegidas adyacentes.

## ABSTRACT

The habitats and elevational ranges of rodents of the subfamily Sigmodontinae were studied in Río Abiseo National Park, San Martín, Peru. Species with large geographic distributions were found. Present information suggests that these species are distributed along north-south oriented elevational belts. There are also species in the Park that are undescribed, of limited elevational amplitude, and currently considered endemics of the study area. Two of these are apparently limited to the ecotone located between cloud forest, fragmented forests, and puna grasslands.

The number of rodent species in each life zone varied between five (Subalpine Rain Páramo) and eight (Montane Rain Forest). Apparently, the number of species decreases with lower elevations (Montane Wet Forest, six species; Lower Montane Wet Forest, five species) until the transition zone to the Premontane life zone (seven species), where new species appear.

In general, patterns of diversity and elevational distribution of the sigmodontine rodents in the Park, their similarities and differences with the species found in the departments of Amazonas and Huánuco and in southeastern Peru, plus the presence of other endemic animals from the study area support the existence of a biogeographic province to the west of the Huallaga River.

Biogeographic information can be of great usefulness for the planning and design of national parks and other natural areas. Our results support the idea that a basic geographic unit for the conservation of montane forests should be the complete watershed, in order to protect the maximum number of horizontal belts of habitat and the species restricted to those belts. However, we should also consider specific management activities to improve the survival possibilities of those species with limited elevational amplitude that, as a result, have little potential habitat within the protected area. Perhaps the most obvious alternatives are to intensify protection and monitoring of the habitats of these species, in addition to the establishment and protection of habitat corridors between neighboring protected areas.

## INTRODUCCION

Los pequeños roedores de la subfamilia Sigmodontinae constituyen más del 20 por ciento de las especies de mamíferos de América del Sur (Reig, 1986). Si bien a nivel de todo el continente sudamericano en general, los quirópteros son el grupo más diverso (*ibid.*), es muy probable que en el caso de los bosques montanos (sobre los 1000 m) sean los pequeños



Fig. 1. Ubicación del Parque Nacional Río Abiseo en el Perú.

roedores los que presenten mayor diversidad y abundancia, constituyéndose en el elemento predominante de la fauna de mamíferos de los bosques montanos (Patton, 1986; Patton & Myers, 1984; Cadle & Patton, 1988). Estos conforman uno de los grupos de roedores más diversificados y estrechamente relacionados (Gardner & Patton, 1976), por lo que han sido escogidos como modelo de estudio para patrones de distribución y especiación (Patton, 1986; Cadle & Patton, 1988).

Debido a la multiplicidad de formas, la identificación taxonómica es difícil. Es así que no existe información detallada sobre las especies ni sobre sus variaciones geográficas (Gardner & Patton, 1976), conociéndose muy poco acerca de la distribución altitudinal o latitudinal de éstas (Patton, 1986).

El presente estudio se realizó en el Parque Nacional Río Abiseo en el nororiente del Perú. Las metas fueron documentar los hábitats y rangos altitudinales de los roedores del parque, comparar estos datos con estudios hechos en otras localidades en el país, analizar las distribuciones geográficas de las especies y usar toda esta información con fines de evaluar estrategias requeridas para la mejor conservación de la fauna y sus ambientes naturales.

## AREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Río Abiseo (PNRA) se encuentra ubicado en los Andes nororientales del Perú, en el departamento de San Martín (Fig. 1), provincia de Mariscal Cáceres, distrito de Huicungo. El Parque comprende la cuenca alta del río Abiseo, aproximadamente entre los 7°15'-8°S y 76°58'-77°33'W (Fig. 2), en una extensión de 274,520 ha. La red de drenaje del PNRA comprende tres ríos principales: Montecristo, Tumac y la parte alta del río Abiseo (antes llamado Apisoncho).

Según el Mapa Ecológico del Perú (ONERN, 1976) el Parque incluye por lo menos cinco zonas de vida: Páramo Pluvial Subalpino Tropical (pp-SAT), Bosque Pluvial Montano Tropical (bp-MT), Bosque Pluvial Montano Bajo Tropical (bp-MBT), Bosque Pluvial Premontano Tropical (bp-PT) y Bosque Muy Húmedo Premontano Tropical (bmh-PT) (Holdridge, 1947; Tosi, 1960; ONERN, 1976). Estudios recientes (Young & León, 1988) sugieren la existencia adicional de dos zonas de vida: Bosque Muy Húmedo Montano Tropical (bmh-MT) y Bosque Muy Húmedo Montano Bajo Tropical (bmh-MBT).

El inventario de roedores del PNRA se realizó a lo largo de una transecta altitudinal en la cuenca del río Montecristo y en una localidad de la parte alta de la cuenca del río Tumac (Laplap). La transecta incluye una serie de localidades (Apéndice) en cuatro zonas de vida: Páramo Pluvial Subalpino Tropical (pp-SAT), Bosque Pluvial Montano Tropical (bp-MT), Bosque Muy Húmedo Montano Tropical (bmh-MT) y Bosque Muy Húmedo Montano Bajo Tropical (bmh-MBT); y una zona de transición entre el Bosque Muy Húmedo Montano Bajo y el Bosque Muy Húmedo Premontano (bmh-MBT/PT). Estas zonas de vida albergan una variedad de comunidades vegetales y asociaciones, que son complejas y diversas (Young & León, 1990).

Para fines de nuestro análisis, empleamos las divisiones siguientes: pajonal de puna, páramo de *Loricaria*, bosquecitos aislados, bosque de neblina, bosque montano, bosque montano bajo y bosque de transición a premontano.

El Páramo Pluvial Subalpino Tropical (pp-SAT) comprende valles en forma de "U", laderas y picos rocosos. Generalmente, los valles están cubiertos por pajonales en grandes manojos y son ricos en especies, mientras que laderas y picos presentan, donde existe suficiente suelo, una tenue cubierta de gramíneas (Young, 1990). Estas asociaciones (Beard, 1944), las denominan-

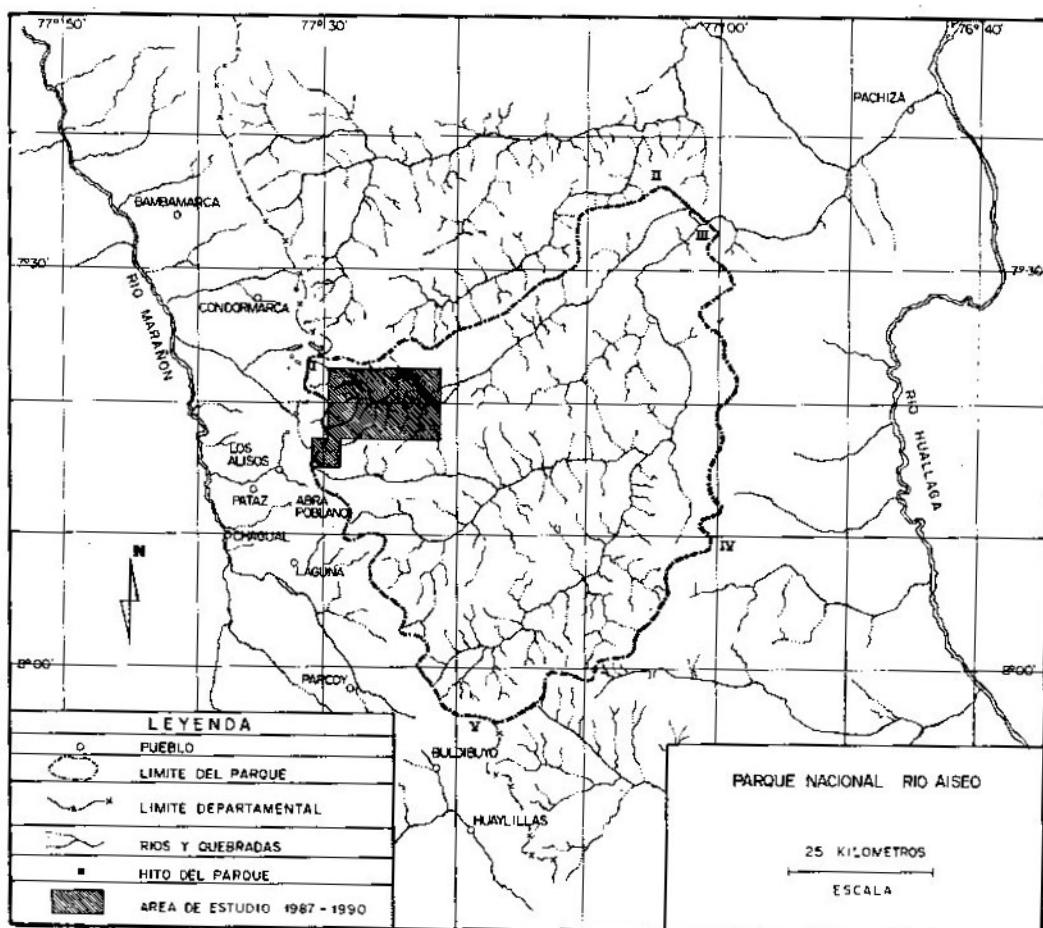


Fig. 2. Área de estudio en el P. N. Río Abiso.

mos "pajonales de puna". En la altiplanicie conocida localmente como Laplap, en la parte superior del valle del Tumac, se encuentra una asociación hídrica a la que denominamos "páramo de *Loricaria*", por ser una de las especies dominantes un arbusto de dicho género; esta asociación se desarrolla sobre terreno plano y de pobre drenaje, rodeada de pajonal de puna.

Los bosquecitos aislados ("bosque montano fragmentado", Young & León, 1990) aparecen en el límite superior de la zona de vida de Bosque Pluvial Montano Tropical (bp-MT) y, como su nombre lo indica, comprenden pequeños parches de bosque (0.5 a 5 ha) en el pajonal de las laderas de los valles en forma de "U".

El bosque de neblina es una asociación atmosférica que marca el inicio del bosque continuo, correspondiente a la zona de vida de Bosque Pluvial Montano Tropical. Se caracteriza por presentar frecuentemente nubes y nieblas, y un alto número y diversidad de plantas epífitas, especialmente musgos, hepáticas y helechos himenofiláceos (Young & León, 1991).

El bosque montano se inicia inmediatamente debajo del bosque de neblina y corresponde a la zona de vida de Bosque Muy Húmedo Montano Tropical (bmh-MT). Los árboles son más altos que en la formación anterior y la abundancia de epífitos disminuye significativamente (Young & León, 1988, 1991). Esta formación presenta una compleja combinación de hábitats,

tales como roquedales y peñas, áreas de alta pendiente con numerosos derrumbes, terrazas aluviales con árboles de más de 35 m de alto y áreas de vegetación ribereña (Young & León, 1991; obs. pers.)

El bosque montano bajo corresponde a la zona de vida de Bosque Muy Húmedo Montano Bajo Tropical (bmh-MBT). Se diferencia de la zona de vida anterior por la ausencia de helechos arbóreos y de la especie más común de bambú, *Chusquea scandens*.

El bosque de transición hacia la zona premontana correspondiente al límite inferior del bosque montano bajo, donde se observa una estructura y composición florística diferente.

## METODOS

La metodología básica del inventario de roedores en el Parque Nacional Río Abiseo (1987-90) consistió en la colecta y observación directa a lo largo de un gradiente altitudinal (Fig. 1) que incluyó al máximo posible de zonas de vida y hábitats presentes en el PNRA (Apéndice).

Se utilizaron trampas de golpe (Victor, Woodstream y Conibears) y trampas de caja (Sherman y Tomahawk), colocadas según el método de "lugares prometedores" (British Museum [Natural History], 1968). Sólo en una ocasión y en una sola parcela se colocó trampas en criba. En 1990 se utilizó además trampas "pitfall" con "cercos guía" en el pajonal de puna (Pampa del Cuy). La mayoría de los ejemplares de roedores colectada fue preparada como pieles de estudio (cf. DeBlase & Martin, 1981) y los cráneos preservados en alcohol para posterior limpieza. Un pequeño número fue preparado en líquido (inyección de formol al 10% en cavidades e inmersión en alcohol al 75%) y como esqueletos.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### DISTRIBUCION Y HABITATS DE LOS SIGMODONTINOS DEL PNRA

En el transcurso de cuatro temporadas de campo (julio a setiembre; ca. 20,000 trampas/noche) se colectó ejemplares de pequeños roedores correspondientes a 7 géneros y 14 especies (Tabla 2).

**Tabla 2.** Distribución altitudinal de roedores sigmodontinos colectados en el Parque Nacional Río Abiseo.

Especie	Rango altitudinal (m)
<i>Auliscomys pictus</i>	3850 - 3300
<i>Akodon orophilus</i>	3850 - 2100
<i>Oryzomys albicularis</i>	3200 - 2100
<i>Microryzomys minutus</i>	3850 - 2650
<i>Neacomys spinosus</i>	2375 - 2100
<i>Thomasomys incanus</i>	3850 - 2100
<i>Thomasomys ischyurus eleusis</i>	3620 - 3280
<i>Thomasomys aureus</i>	3200 - 2100
<i>Thomasomys</i> sp. nov. 1	3380 - 3120
<i>Thomasomys</i> sp. nov. 2	3380
<i>Thomasomys</i> sp. nov. 3	2680
<i>Rhipidomys</i> sp. 1	3390 - 3120
<i>Rhipidomys</i> sp. 2	2900 - 2100
<i>Rhipidomys</i> sp. 3	2150

**PHYLLOTINOS.** *Auliscomys pictus* fue la única especie de esta tribu colectada en el área de estudio. Se colectó ejemplares en la zona de vida de Páramo Pluvial Subandino Tropical (pp-SAT) en los siguientes hábitats y asociaciones: páramo de *Loricaria*, a 3850 m; en un roquedal en el pajonal de puna (3600 m - Cueva Negra, localidad vecina al PNRA); en un roquedal con arbustos vecino a un lago; y en algunos arbustos cerca a una quebrada (3300 m). Sin embargo, no fue colectado en los pajonales colindantes o cercanos a los bosquecitos aislados.

Estos resultados son semejantes a los obtenidos por otros autores. Según la literatura consultada, el hábitat típico de esta especie corresponde a paredes de rocas sueltas y roquedales (Sanborn, 1950) y a pajonales de ichu (Pearson, 1958, 1972), especialmente cerca al agua (Nowak & Paradiso, 1983). A lo largo de su rango de distribución, *Auliscomys pictus* se encuentra en simpatría con diferentes phyllotinos; en el norte del Perú con *Phyllotis andium* (Pearson, 1958). Aparentemente, esto no ocurre en el PNRA.

**AKODONTINOS.** Los ejemplares de *Akodon* del PNRA identificados por J. Patton (com. pers.) como *Akodon orophilus* del grupo *mollis*, corresponden a los colectados en el pajonal de puna, bosquecitos aislados, bosque de neblina y bosque montano bajo, en un rango altitudinal de 3650 a 2500 m. Tentativamente asumimos que los especímenes colectados a 3850 m en el páramo de *Loricaria*, y debajo los 2500 m, en el bosque en transición de montano bajo a premontano, corresponden también a esta especie o grupo de especies, de amplia distribución en los diferentes tipos de hábitats.

**ORYZOMINOS.** *Oryzomys albicularis* fue colectado sólo en el bosque continuo, desde su inicio en el bosque de neblina (3200 m), en bosque de árboles bajos en terrazas de arena (2650 m), en vegetación ribereña en una playa de arena (2100 m) y en bosque de árboles altos y sotobosque ralo entre 2000 y 2100 m. Su distribución altitudinal comprende tres zonas de vida (bp-MT, bmh-MT, bmh-MBT) y una zona de transición (bmh-MBT/PT).

La distribución altitudinal de esta especie en el PNRA coincide a grandes rasgos con la reportada para Venezuela, donde se encuentra mayormente entre los 1050 y 2500 m, aunque es posible encontrarla hasta los 3080 m (Handley, 1976). Es probable que esta especie se encuentre en el Parque a altitudes menores.

*Microryzomys minutus* fue colectado en el páramo de *Loricaria* (3850 m); en los bosquecitos aislados (3300-3200 m); en el bosque montano bajo (2700-2650 m), tanto en áreas boscosas en terrazas con sotobosque de *Chusquea*, como en bosque de árboles bajos sobre terrazas de arena, también en vegetación ribereña, sobre cantos rodados y arena, así como bosque en ladera. Las localidades de colecta corresponden a tres zonas de vida: pp-SAT, bp-MT, bmh-MBT.

Si comparamos la distribución altitudinal de *Microryzomys minutus* del PNRA con la reportada para el sureste del Perú (Patton & Myers, 1984; Cadle & Patton, 1988), encontramos que esta especie presenta una distribución más amplia en nuestra área de estudio en cuanto a rango altitudinal y a las diferentes formaciones vegetales reconocidas.

*Neacomys spinosus* fue colectado en una sola línea de trampas, a lo largo de vegetación ribereña en playa de arena (2100 m), inclusive en trampas colocadas sobre cañas y enredaderas a pocos centímetros del suelo. Sólo un ejemplar, de los nueve colectados, fue capturado en el bosque de ladera, en un sotobosque denso (2375 m). Las localidades de colecta corresponden a la zona de transición de bosque montano bajo a premontano. Estas colectas exceden altitudinalmente a los rangos reportados en la literatura, que indican como límite superior del

género entre 1100 m (Nowak & Paradiso, 1983) y 1875 m (Emmons, 1990), pero coinciden en cuanto a presencia en bosque maduro.

**THOMASOMYNOS.** *Thomasomys incanus* fue colectado en el páramo de *Loricaria*; roquedal en pajonal y roquedal con arbustos; en los bosquecitos aislados; en el bosque de neblina; en el bosque en ladera de la zona de vida Muy Húmeda Montano Bajo; en el bosque en terraza aluvial; en el bosque de árboles bajos sobre terraza de arena; en vegetación ribereña, sobre playa de cantos rodados, y sobre playa de arena. El rango altitudinal de distribución fue de 3850 a 2100 m y comprende las cuatro zonas de vida y la zona de transición muestradas. Anteriormente ha sido colectado en hábitats arbustivos, cerca a riachuelos o bajo rocas, en Junín (ca. 3450 m), y Huánuco (ca. 3660 m; Gyldenstolpe, 1932; Handley, com. pers.).

*Thomasomys ischyrus eleusis* fue colectado en un rango altitudinal de 3620 a 3280 m en el pajonal de puna, en laderas, en roquedales con y sin arbustos, o colindantes con bosquecitos aislados, en zonas arbustivas al lado del río y en el borde del bosque continuo. Estos hábitats se encuentran en dos zonas de vida, el Páramo Pluvial Subandino Tropical y el Bosque Pluvial Montano Tropical. En el departamento de Amazonas, la subespecie *eleusis* se halla en el bosque muy húmedo (Thomas, 1926a), mientras que otras subespecies han sido colectadas en quebradas con arbustos, arbustos en roquedales, al borde y en bosque denso (Thomas, 1926a; Handley, com. pers.).

*Thomasomys aureus* fue colectado en el bosque continuo, desde sus inicios en el bosque de neblina, el bosque montano (con árboles de hasta 20 m cerca a riachuelo), en el bosque montano bajo (bosque en ladera), y en el bosque de transición de montano bajo a premontano (con abundancia de *Asplundia* sp.). Fue encontrado en un rango altitudinal de 3200 a 2100 m, que corresponde al límite superior del bosque continuo y límite inferior de nuestro muestreo, respectivamente. En la cordillera Oriental al sur del Perú ha sido reportado desde los 3540 m hasta los 1460 m (Patton & Myers, 1984), rango que comprendería bosques enanos ("elfin forest") y el bosque de neblina (Patton, 1986; Cadle & Patton, 1988).

*Thomasomys* sp. nov. 1 fue colectada en el ecotono entre el pajonal y el bosque (pajonal con arbustos), junto a un riachuelo con vegetación arbustiva, en los bosquecitos aislados y en los inicios del bosque continuo (riachuelo en sotobosque denso de *Chusquea*). Estas colectas comprende un rango altitudinal de 3380 a 3120 m en la zona de vida de Bosque Pluvial Montano Tropical.

*Thomasomys* sp. nov. 2 fue colectada en un roquedal, en un pajonal vecino a uno de los bosquecitos aislados en la Pampa del Cuy (3380 m).

*Thomasomys* sp. nov. 3 fue colectada en el bosque con árboles bajos sobre terraza de arena a 2680 m.

*Rhipidomys* sp. 1 fue colectada principalmente en los bosquecitos aislados. Un ejemplar fue colectado en un roquedal vecino a un bosquecito aislado y otro en el bosque de neblina. La especie se encontró en un rango altitudinal de 3300 a 3120 m, en la zona de vida de Bosque Pluvial Montano Tropical.

*Rhipidomys* sp. 2 fue colectada en el bosque montano; en la vegetación ribereña del bosque montano bajo; y en la zona de transición de montano bajo a premontano, en el bosque de lomada y en el bosque con árboles espaciados y sotobosque denso con *Asplundia*. Estos hábitats se ubican en un rango altitudinal desde 2900 hasta los 2000 m, y en las zonas de vida de Bosque Muy Húmedo Montano Tropical, Bosque Muy Húmedo Montano Bajo Tropical, y Bosque Muy Húmedo Montano Bajo Tropical en transición a premontano.

El rango altitudinal de estas dos especies de *Rhipidomys* corresponde mayormente al de algunas especies de este género propias del norte del neotrópico, tales como *R. latimanus* (1160 a 2420 m, desde Venezuela al sur del Ecuador) y *R. venustus* (3160 m, Venezuela; Handley, 1976). Además, la descripción general y medidas de *R. latimanus* (Eisenberg, 1989) guardan cierta similitud con nuestra *Rhipidomys* sp. 1.

*Rhipidomys* sp. 3 fue colectada en la zona de transición entre el bosque muy húmedo montano bajo y premontano, a 2100 m en la localidad de Las Palmas.

## PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL.

Se ha propuesto que muchas especies de vertebrados en las vertientes orientales de los Andes se distribuyen a lo largo de estrechas bandas horizontales que se extienden a la misma elevación a través de varias cuencas (Patton *et al.*, 1990), en un eje norte-sur (Young, 1992). Aparentemente, los roedores sigmodontinos presentan este mismo patrón de distribución.

Estudios sobre los patrones de distribución de las comunidades de roedores sigmodontinos en los bosques montanos sólo se han realizado en la vertiente oriental del sureste del Perú (Patton, 1986; Cadle & Patton, 1988; Patton & Myers, 1984; Patton *et al.*, 1990). Se ha reportado aproximadamente 35 especies de sigmodontinos provenientes de diferentes valles de Cusco y Puno, entre 5000 y 500 m de altitud, de las cuales no menos de 11 especies se encuentran bajo los 2000 m. Nuestro trabajo en el PNRA, a pesar de haber sido realizado sólo en un valle y en el rango altitudinal de 3800 a 2100 m, nos permite hacer algunas comparaciones generales.

Al igual que en las vertientes orientales del sureste, en el PNRA encontramos los cuatro grandes grupos taxonómicos: phyllotinos, akodontinos, oryzomynos y thomasomynos.

La mayor diversidad de sigmodontinos en el sureste del Perú se encuentra en el pajonal de puna (hasta 13 especies en una sola localidad) y en los bosques a baja elevación (11 especies; Cadle & Patton, 1988). Los phyllotinos y akodontinos son los que contribuyen con más especies a la diversidad del pajonal de puna del sureste del Perú, mientras que en el PNRA están representados sólo por una especie en cada caso. Debido en parte a la baja diversidad de estas tribus, en el PNRA encontramos una mayor diversidad en los bosques montano y montano bajos (11 especies, 3200-2100 m) que en la puna (6 especies, 3850-3200 m). De éstas últimas, cuatro se distribuyen tanto en la puna como en el bosque (*Akodon orophilus*, *Microryzomys minutus*, *Thomasomys incanus*, y *T. ischyrus eleusis*). Otra especie ha sido colectada sólo en el pajonal de puna rodeando los bosquecitos aislados (*Thomasomys* sp. nov. 2), mientras que la última (*A. pictus*) es exclusiva del pajonal de puna y páramo de *Loricaria*.

En el grupo de oryzominos encontramos tres especies (*Oryzomys albicularis*, *Microryzomys minutus*, y *Neacomys spinosus*), notándose que *O. albicularis* ocupa un rango altitudinal similar al de *O. levipes* en el sureste del Perú. *Neacomys spinosus* aparece a mayor altitud que en el sureste, pero siempre en el bosque montano. *Microryzomys minutus* se extiende hasta el páramo de *Loricaria*. Su distribución altitudinal corresponde al rango de las dos especies de este género (*M. minutus* y *M. altissimus*); aunque no se le colectó en la porción inicial del bosque continuo (bosque de neblina), consideramos que su distribución altitudinal probablemente es continua y que este aparente "vacío" sería resultado del muestreo todavía incompleto.

En el grupo taxonómico de thomasomynos se observan patrones de distribución altitudinal y composición de especies bastante diferentes que lo reportado para los bosques montanos del sureste del Perú. Según Patton *et al.* (1990), las especies de *Thomasomys* del sureste se restringen al bosque enano ("elfin forest") y al bosque de neblina, sobre los 1800 m. En el PNRA

encontramos especies de este género que son propias o se extienden hasta el pajonal de puna (*T. ischyrus eleusis*, *T. incanus*, *Thomasomys* sp. nov 2). Así mismo, encontramos cuatro especies de *Thomasomys* de distribución altitudinal muy restringida y dos de distribución amplia, patrón similar al reportado al sureste del Perú. Sin embargo, a nivel de especies, es probable que las similitudes se limiten a la presencia en ambas áreas de *T. aureus*, pero aparentemente se trata de diferentes subespecies.

El género *Rhipidomys* se presenta desde los bosquecitos aislados (3390 m), mientras que en los bosques montanos del sureste aparece recién alrededor de los 1000 m (Patton *et al.*, 1990). Según Emmons (1990) el límite superior para el género se encuentra alrededor de los 2400 m, mientras que Eisenberg (1989) lo considera "una forma típica de tierras bajas".

## DISTRIBUCION MACROGEOGRAFICA

Un breve análisis de los patrones de distribución macrogeográfica de los géneros y, en algunos casos, especies de sigmodontinos presentes en el PNRA, nos permite entender mejor sus patrones de distribución altitudinal.

**PHYLLOTINOS.** La distribución conocida para *Auliscomys pictus* en las alturas andinas abarca desde el departamento de La Paz, en Bolivia, hasta el departamento de La Libertad, en el Perú (Pearson, 1958, 1972). El límite norte corresponde a la localidad de Quiruvilca (Pearson, 1972), en la cordillera Central, 130 km al suroeste del PNRA.

Nuestro registro amplia el rango de distribución conocido de esta especie hacia el norte sobre la Cordillera Oriental de los Andes peruanos, en los departamentos de La Libertad y San Martín.

Por la literatura consultada (Pearson, 1958, 1972; Cabrera, 1961) aparentemente no se conoce de la distribución de otros phyllotinos en las vertientes orientales de los Andes al norte del área de estudio, excepto los reportes de *Phyllotis andium* para las alturas de los valles interandinos del río Utcubamba y del Marañón en el departamento de Amazonas (Osgood, 1914; Thomas, 1926b).

**AKODONTINOS.** El género *Akodon* es de muy amplia distribución en América del Sur, desde el norte de Venezuela hasta Tierra del Fuego (Emmons, 1990). La presencia de una sola especie (o grupo de especies) de *Akodon* en el PNRA concuerda con el perfil de densidad de especies de este género, que decrece tanto latitudinalmente hacia la línea ecuatorial, como altitudinalmente del altiplano al bosque montano (Myers *et al.* 1990). Es probable que *A. orophilus* corresponda al grupo de especies *mollis* (*sensu* Myers *et al.*, 1990). Se cita a *A. mollis* (*sensu lato*) para los Andes de Perú y Bolivia (Nowak & Paradiso, 1983).

**ORYZOMINOS.** *Oryzomys albicularis* (Tomes, 1860) presenta una amplia distribución, desde Costa Rica hasta el noroeste de Bolivia, y hacia el este se encuentra en los Andes de Venezuela (Nowak & Paradiso, 1983; Eisenberg, 1989). Gardner & Patton (1976) han identificados dos cariotipos básicos, correspondientes a especímenes de Venezuela y Colombia (2n=66), y del Perú (2n=88), estos últimos correspondientes a Junín y Ayacucho. En base a estos resultados, sugirieron que *O. albicularis* realmente comprende un grupo de especies cercanamente relacionadas. No habiéndose estudiado las características cromosómicas de especímenes del PNRA, no es posible por el momento determinar si éstos pertenecen a alguno de los cariotipos señalados. Sin embargo, ejemplares de *O. albicularis* del PNRA, a diferencia de los colectados de Junín y Ayacucho, presentan vientres blanco grisáceos.

Mediante estudios de electroforesis, Patton (1986) presenta las relaciones cladísticas entre especies y poblaciones del grupo *albigularis* en el Perú. *O.levipes* y *O. keaysi* se encuentran en Cusco y Puno, el primero sobre los 2000 m siendo reemplazado debajo de esta altitud por el segundo (Patton, com. pers.); *O. keaysi* se encuentra también en el centro del país y al norte en el departamento de Amazonas donde sería sustituido, entre los 1600 y 2400 m (Thomas, 1926b), por *O. albigularis*.

*Microryzomys* es un género andino que se distribuye desde el norte de Venezuela, a través de Colombia, Ecuador y Perú, hasta Bolivia central entre los 800 y 4300 m (Carleton & Musser, 1989). En el Perú, *M. minutus* ha sido reportado para la cordillera occidental del noroeste, la cordillera oriental y sus vertientes orientales (*ibid.*). Ha sido registrado en los vecinos departamentos de Amazonas y Huánuco, en los que además se le ha encontrado en simpatría o parapatría con *M. altissimus* en una localidad en cada departamento (Balsas/Tambo Jenes en Amazonas; Huánuco en el departamento del mismo nombre). Este género no había sido previamente reportado para el departamento de San Martín, probablemente debido a la escasa colecta en la cordillera oriental de este departamento.

El género *Neacomys* se distribuye en América Central y América del Sur. *Neacomys spinosus* abarca la cuenca amazónica desde Colombia hasta el centro de Brasil. En el Perú está reportada en Poco Tambo (probablemente Puca Tambo), Huambo y Yambrasbamba (todos en Amazonas), Moyobamba (San Martín), Minas Inca (Puno); río Cayumba en la cuenca del Huallaga; Pozuzo y Utcuyacu (Lawrence, 1941; Thomas, 1927), Chivita (Huánuco; Thomas, 1928), San Pedro (Cusco), Hacienda Erika (Madre de Dios; Patton & Myers, 1984) y Jenaro Herrera (Loreto; Pacheco, 1991).

**THOMASOMYNOS.** *Thomasomys* es un género propio de los bosques andinos, con muchas especies hacia el norte (Ecuador y Colombia) disminuyendo su número hacia el sur en Perú y Bolivia. Coincidente con este patrón, el PNRA presenta una especie más que el número reportado para el sureste en el mismo rango altitudinal.

*Thomasomys incanus* (= *T. fraternus*) es una especie endémica del Perú, citada por Cabrera (1961) para los Andes del centro del Perú (Junín y Huánuco; Gyldenstolpe, 1932; Handley, com. pers.).

*Thomasomys ischyrus* se distribuye en la cordillera occidental de Ecuador y, en el Perú, en las cordilleras central y oriental del departamento de Amazonas (Honacki *et al.*, 1982), y en Junín (Handley, com. pers.). La subespecie *eleusis* ha sido antes reportada en Amazonas, en Tambo Jenes (*ca.* 3600 m), y montañas de Balsas, al este del río Marañón (*ca.* 3000 m). En el mismo departamento y hacia el norte se encuentra *T. ischyrus ischyrus*, mientras que otra subespecie aun no definida ha sido reportada en Junín (Handley, com. pers.).

*Thomasomys aureus* se distribuye desde Colombia (cordilleras occidental y central), y Venezuela (cordillera oriental) hasta Ecuador y el oriente de Perú (Eisenberg, 1989). En Venezuela ha sido reportado en bosque de neblina a 2400 m (Handley, 1976) y en Colombia a 3400 m (Eisenberg, 1989). En el Perú ha sido colectado en Torontoy (*ca.* 3200 m) y el valle de Occobamba (*ca.* 2700 m) en el Cusco, y en río Palca, en Junín.

El género *Rhipidomys* se distribuye desde Venezuela hasta el noroeste de Argentina, y al este de Brasil. La literatura revisada (Cabrera, 1961; Handley, 1976; Eisenberg, 1989; Emmons, 1990; Thomas, 1927, 1928; Osgood, 1914; Honacki *et al.*, 1982; Cadle & Patton, 1988) parece indicar que las especies andinas propias del sur de este rango se encuentran generalmente bajo los 1200 m, mientras que algunas del norte alcanzan un límite superior cercano a los 3200 m.

## APLICACIONES PARA LA CONSERVACION

En el PNRA se encuentran especies de roedores de amplia distribución geográfica y aparentemente también confluyen especies y formas de aparente distribución limitada. La información existente sugiere que estas especies se distribuyen de acuerdo al patrón propuesto de bandas altitudinales norte-sur. Se presentan además especies aún no descritas, de limitada distribución altitudinal y por el momento consideradas endémicas a esta zona. Dos de ellas estarían aparentemente restringidas al ecotono entre el bosque de neblina, los bosquecitos aislados y el pajonal de puna.

La composición de la fauna de roedores sigmodontinos en el PNRA, sus similitudes y diferencias con las especies de los departamentos de Amazonas y Huánuco, y del oriente del país, así como la presencia de otras especies de fauna endémicas de la zona respaldaría la existencia de una provincia biogeográfica al oeste del Huallaga, concordante con la propuesta de seis provincias para los bosques montanos orientales del Perú planteada por Young (1992).

La información biogeográfica recogida puede ser de suma utilidad para la planificación y diseño de los parques nacionales y otras áreas naturales protegidas. Nuestros resultados apoyan la tesis que la unidad geográfica básica para la conservación de los bosques montanos debe ser la cuenca en su totalidad, para de este modo proteger el mayor número posible de bandas horizontales y las especies propias de éstas. Sin embargo, debemos considerar acciones específicas de manejo para mejorar las posibilidades de supervivencia de aquellas especies de poca amplitud altitudinal y por ende limitada disponibilidad de hábitat potencial en el área protegida. Quizá las alternativas más obvias son la protección y monitoreo más intensos de los hábitats de dichas especies, así como el establecimiento y protección de corredores de hábitat entre áreas protegidas adyacentes.

Es aparente que áreas que presenten confluencia de faunas y simultáneamente una fauna endémica deben ser de especial importancia para la conservación de la diversidad biológica y podrían ser también de particular interés para dilucidar eventos históricos climáticos y ambientales.

## AGRADECIMIENTOS

La realización del inventario de roedores en el Parque Nacional Río Abiseo fue posible gracias al generoso apoyo del Proyecto de Investigación del Parque Nacional Río Abiseo, de la Universidad de Colorado, Boulder (1987-90), The David and Lucile Packard Foundation (1987-89), la Pew Charitable Trust (1989-90) y Conservation International (1990). Nuestro especial reconocimiento a estas instituciones, que hicieron posible cuatro temporadas de trabajo de campo estudiando aves, mamíferos, anuros, reptiles, peces e insectos, con la participación de 18 peruanos (biólogos, estudiantes y técnicos). A Patti Moore, de la Universidad de Colorado, por toda su colaboración y apoyo desde el inicio de este proyecto.

Estamos en deuda con los doctores Charles O. Handley Jr. y Alfred Gardner, quienes compartieron con nosotros su amplio conocimiento y experiencia; el Dr. Gardner participó en la primera temporada de campo, y colectó el único ejemplar de la especie *Thomasomys* sp. nov. 2. Agradecemos también al Dr. James Patton, quien identificó dos especies de mamíferos.

Agradecemos así mismo, el apoyo del Programa de Becas para Visitas Cortas y al Programa BIOLAT ambos de la Smithsonian Institution, Washington, D.C., a la Dirección General Forestal y de Fauna, Lima, y en especial al jefe del PNRA, Sr. Esteban Alayo y al cuerpo de guardaparques, siempre prestos a colaborar y participar en el trabajo. A los pobladores de

Pataz y Los Alisos, por su asistencia en el campo y por brindarnos su amistad. A Abby Bravo, por su dedicación y ayuda tanto en la colecta y preparación de especímenes, como en el cuidado de la colección. Al Sr. Daniel Latorre, buen guía y mejor amigo, por ayudarnos con fidelidad y alegría. Al Zoológico de Apenheul (Holanda) por financiar la adquisición de un microscopio estereoscópico que facilitó enormemente el trabajo de identificación.

## LITERATURA CITADA

- BEARD, J. S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25: 127-158.
- BRITISH MUSEUM (NATURAL HISTORY). 1968. *Instructions for Collectors, No. I - Mammals (Non-marine)*. Sixth Edition. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- CABRERA, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* (Zoología) 4: 309-732.
- CADLE, J. & J. PATTON. 1988. Distribution patterns of some amphibians, reptiles and mammals of the Eastern Andean slopes of Southern Perú, pp. 225-244. In: Heyer, W. R. & P. E. Vanzolini (Eds.), *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro.
- CARLETON, M. & G. MUSSER. 1989. Systematic studies of Oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): A synopsis of Microryzomys. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 191: 1-83.
- DEBLASE, A. F. & R. E. MARTIN. 1981. *A Manual of Mammalogy with Keys to Families of the World*. W. C. Brown Company, Dubuque, Iowa.
- EISENBERG, J. 1989. *Mammals of the Neotropics, vol. 1 (The Northern Neotropics)*. University of Chicago Press, Chicago.
- EMMONS, L. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals, a Field Guide*. University of Chicago Press, Chicago.
- GARDNER, A. & J. PATTON. 1976. Karyotypic variation in Oryzomyine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the neotropical cricetine complex. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, Louisiana State University* 49: 1-48.
- GYLDENSTOLPE, N. 1932. A manual of neotropical sigmodont rodents. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlanger* 11(3): 1-164.
- HANDLEY, C. O. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin (Biological Series)* 20(5): 1-85.
- HERSHKOVITZ, P. 1962. Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the Phyllotine group. *Fieldiana, Zoology* 46: 1-511.
- HOLDRIDGE, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.
- HONACKI, J. H., K. E. KINMAN & J. W. KOEPLL. 1982. *Mammal species of the world. The association of Systematics Collections*, Lawrence, Kansas.
- LAWRENCE, B. 1941. *Neacomys* from northwestern South America. *Journal of Mammalogy* 22: 418-427.
- MYERS, P., J. PATTON & M. SMITH. 1990. A review of the *boliviensis* group of *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae), with emphasis on Perú and Bolivia. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* 177:1-104.
- NOWAK, R. & J. PARADISO. 1983. *Walker's Mammals of the World, Vol. II*. Ed.4. John Hopkins University Press, Baltimore.

- ONERN (OFICINA NACIONAL DE EVALUACION DE RECURSOS NATURALES) 1976. *Mapa Ecológico del Perú*. Lima.
- OSGOOD, W. F. 1914. Mammals of an expedition across northern Perú. *Field Museum of Natural History, Zoology series* 10(12): 143-185.
- PACHECO, V. 1991. A new species of *Scolomys* (Muridae: Sigmodontinae) from Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M. (A)* 37: 1-3.
- PATTON, J. 1986. Patrones de distribución y especiación de fauna de mamíferos de los bosques nublados andinos del Perú. *Anales del Museo de Historia Natural (Valparaíso)* 17: 87-94.
- PATTON, J. & P. MYERS. 1984. *Reporte de las colectas de mamíferos del este de Perú comprendidas entre abril y junio de 1984*. Manuscrito presentado a la Dirección General Forestal y de Fauna, Ministerio de Agricultura, Lima.
- PATTON, J. L., P. MYERS, & M. F. SMITH. 1990. Vicariant versus gradient models of diversification: the small mammal fauna of eastern Andean slopes of Peru, pp. 355-371. In: Peters, G. & R. Hutterer (Eds.), *Vertebrates in the Tropics*. Museum Alexander Koenig, Bonn.
- PEARSON, O. 1958. A taxonomic revision of the rodent genus *Phyllotis*. *University of California Publication in Zoology* 56(4): 391-496.
- PEARSON, O. 1972. New information on ranges and relationships within the rodent genus *Phyllotis* in Perú and Ecuador. *Journal of Mammalogy* 53: 677-686.
- REIG, O. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents, pp. 404-438. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- SANBORN, C. 1950. Small rodents from Perú and Bolivia. *Publicaciones del Museo de Historia Natural "Javier Prado" (Zoología)* 5: 1-16.
- THOMAS, O. 1926a. The Godman-Thomas expedition to Perú, II. On mammals collected by Mr. R. Hendee in north Perú between Pacasmayo and Chachapoyas. *Annals and Magazine of Natural History* 9(17): 610-616.
- THOMAS, O. 1926b. The Godman-Thomas expedition to Perú, III. On mammals collected by Mr. R. Hendee in the Chachapoyas Region of north Perú. *Annals and Magazine of Natural History* 9(18): 156-167.
- THOMAS, O. 1927. The Godman-Thomas expedition to Perú, VI. On mammals from the upper Huallaga and neighbouring highlands. *Annals and Magazine of Natural History* 9(20): 594-608.
- THOMAS, O. 1928. The Godman-Thomas expedition to Perú, VII. The mammals of the Rio Ucayali. *Annals and Magazine of Natural History* 10(2): 249-265.
- TOSI, J., JR. 1960. *Zonas de Vida Natural en el Perú*. Organización de Estados Americanos, Lima.
- YOUNG, K. R. 1990. *Biogeography and Ecology of a Timberline Forest in North-Central Perú*. Ph.D. dissertation. University of Colorado, Boulder.
- YOUNG, K. R. 1992. Biogeography of the montane forests zone of the eastern slopes of Perú. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* 21:119-140.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1988. Vegetación de la zona alta del Parque Nacional Río Abiseo, San Martín. *Revista Forestal del Perú* 15(1): 3-20.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1990. Catálogo de las plantas de la zona alta del Parque Nacional Río Abiseo, Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M. (B)* 34: 1-37.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1991. Diversity, ecology and distribution of high-elevation pteridophytes within Río Abiseo National Park, north-central Perú. *Fern Gazette* 14: 25-39.

## APENDICE

Zonas de vida y localidades muestreadas en el PNRA. La secuencia de localidades corresponde a la ruta habitual de acceso al PNRA, por la cuenca del río Montecristo; Los Chochos corresponde a un afluente hacia el norte. El asterisco indica localidades vecinas al Parque en el departamento de La Libertad. Las zonas de vida son según Young & León (1988).

Localidades	Rango altitudinal (m)	Zona de Vida	Formación Vegetal
LAPLAP ca. 11 km E Pataz	3800 - 3850	pp-SAT	páramo
CUEVA NEGRA ca. 13 km NE Pataz	3600 - 3650	pp-SAT (*)	puna
CHIRIMACHAY ca. 13 km NE Pataz	3600 - 3700	pp-SAT (*)	puna
MANACHAQUI ca. 14 km NE Pataz	3400 - 3450	pp-SAT (*)	puna
LA EMPEDRADA PAREDONES ca. 22 km NE Pataz	3252	pp-SAT	puna
LOS CHOCOS (L. Negra, L. del Pato, Q. Chochos) ca. 18 km NE Pataz	3100 - 3400	pp-SAT bp-MT	puna bosquecitos
PAMPA DEL CUY ca. 24 km NE Pataz	3190 - 3380	pp-SAT bp-MT	puna bosquecitos
PUERTA DEL MONTE ca. 26 km. NE Pataz	3190 - 3275	pp-SAT bp-MT bp-MT	ecotonio bosquecitos b. néblina
EL MIRADOR ca. 26 km NE Pataz	3000	bp-MT	b. néblina
RIO COLORADO ca. 27 km NE Pataz	2930	bmh-MT	b. montano
RIO MONTECRISTO ca. 28 km NE Pataz	2720	bmh-MT	b. montano
VILCABAMBA DEL PAJATEN ca. 31 km NE Pataz	2800	bmh-MT	b. montano
LA PLAYA ca. 28 km NE Pataz	2660	bmh-MBT	b. montano
LAS PAPAYAS ca. 30 km NE Pataz	2600	bmh-MBT	b. montano
EL SUSTO ca. 30 km NE Pataz		bmh-MBT	b. montano
MACEDONIO ca. 31 km NE Pataz	2630	bmh-MBT	b. montano
PINCHUDOS ca. 31 km NE Pataz	2650	bmh-MBT	b. montano
LAS PALMAS ca. 31 km NE Pataz	2050 - 2400	bmh-MBT/PT	transición

## BIOGEOGRAPHY OF THE MONTANE FOREST ZONE OF THE EASTERN SLOPES OF PERU

by

KENNETH R. YOUNG

*Department of Geography, University of Colorado,  
Boulder, CO 80309, U.S.A.*

### ABSTRACT

The Eastern Cordillera's general orientation is north-south, and elevations are from 4000 to 5000 m, which result in many biotic distributions on the Eastern Slopes that are oriented north-south in corridors of a width associated with the degree of elevational amplitude of the particular species. In addition, there are important subregional differences related to edaphic factors, in turn affected by changes in bedrock, and to climatic factors, associated with latitudinal changes or by river orientations, which produce localized areas of low precipitation in some of the watersheds.

Consequences of these characteristics for the eastern-slope forests, and in particular for the montane forest zone, can be summarized in terms of the patterns and processes of three phenomena: north-south connectivity, elevational gradients, and intraregional or latitudinal differences. These phenomena have been studied in several ways. One is to examine directly the effect of elevation. Another is to use a variety of parameters to define subregions or biotic provinces, and to attempt then to explain differences encountered. In addition, the speciation of selected groups can be studied, relating past and present environmental factors to evolution and phylogeny. Here I suggest that all of these are valuable approaches, but it is also important that integrated studies be done that use speciation models informed by changes in elevation and latitude, and by differences in vagility of the species.

The Eastern Slopes of the Andes of Peru are occupied by more than a million people that have changed and will continue to change biotic distributions. Because of limited agricultural importance, elevations from 2000-3500 m receive direct impacts mostly near highways and in the timberline zone, which is affected by fires set in the puna grasslands. Major deforestation is occurring at 500-2000 m, especially in the area of the Huallaga, Perené, and Apurímac Rivers, and in the province of La Convención, Cusco. This suggests that species restricted to areas less than 2000 m are particularly at risk given the apparent incompatibility between the plans and activities of humans and the necessities of wild plants and animals.

### RESUMEN

La Cordillera Oriental tiene una orientación general de norte a sur y su elevación bordea los 4000 a 5000 m, lo que resulta en muchas distribuciones bióticas orientadas norte-sur en la vertiente oriental, en corredores de un ancho relacionado con el grado de amplitud altitudinal de cada especie particular. Además, hay importantes diferencias subregionales relacionadas a factores edáficos debidos a diferencias en la roca madre, y a factores climáticos vinculados con la latitud, u otros causados por la orientación de los ríos que producen, en algunas cuencas, áreas locales de baja precipitación.

El resultado de las características antes mencionadas, para los bosques de las vertientes orientales, y en particular para la zona del bosque montano, puede resumirse en términos de los patrones y procesos de tres fenómenos: conectividad norte-sur, gradientes altitudinales, y diferencias intra-regionales o latitudinales. Estos fenómenos se han estudiado de varias maneras. Una de ellas consiste en evaluar directamente el efecto de la elevación. Otra es usar diversos parámetros para definir subregiones o provincias bióticas y luego tratar de explicar las diferencias intra-regionales. También se puede estudiar la especiación de grupos escogidos, relacionando los factores ambientales pasados y presentes con la

filogenia y evolución. Sugiero aquí que todos estos enfoques son valiosos, pero también se debe realizar estudios integrados que utilicen modelos de especiación que incluyan los cambios altitudinales y latitudinales, además de diferencias en la motilidad de las especies.

La vertiente oriental de los Andes del Perú está habitada por más de un millón de personas, que han cambiado y cambiarán aún más las distribuciones bióticas. En el caso de la zona de 2000-3500 m de altitud, debido a su poca importancia agrícola, hay impacto directo solamente cerca de las carreteras y en el límite superior del bosque, que es afectado por incendios producidos en los pajonales de la puna. Mayores cambios se originan de 500-2000 m, donde hay notable deforestación, especialmente en la zona de los ríos Huallaga, Perené y Apurímac, y la provincia de La Convención, Cusco. Esto sugiere que las especies restringidas a áreas bajo los 2000 m están particularmente amenazadas, dada la aparente incompatibilidad entre las actividades y planes del ser humano con las necesidades de la flora y fauna silvestres.

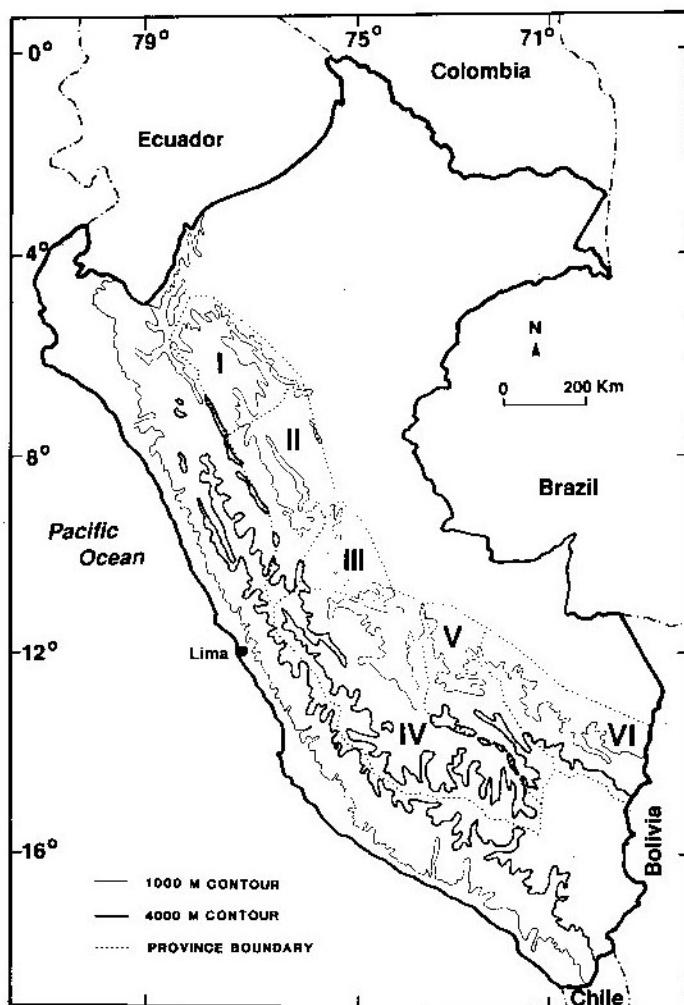
## INTRODUCTION

The humid forested region of the eastern slopes of the Peruvian Andes is traditionally known in Spanish as "ceja de montaña" or "ceja de selva". This roughly translates as "eyebrow of the jungle" and refers romantically to the elevational juxtaposition of the forests of the Andean slopes above those of the Amazon basin. This region is large, almost 1500 km long, though only 50 to 250 km wide, and thus warrants study based on size alone. However, the Eastern Slopes also form one of the most physically and biologically diverse areas in Peru, containing much of value for conservationists. Besides "ceja", this area has also been called in Spanish "selva alta" or "yungas" (Brack, 1986), and at lower elevations Weberbauer (1945) called it "montaña". I limit most of my discussion here to the elevational zone where montane and lower montane forests (*sensu* the Holdridge Life Zone system: Tosi, 1961; ONERN, 1976) grow; this is approximately 1500-3500 m, and I refer to this as the "montane forest zone".

My goal is to present a summary of information I believe necessary to explain distribution patterns of plants and animals in this zone, including physiography, climate, vegetation, and human-caused impacts and modifications. I attempt to synthesize a diverse array of data, and offer some suggestions on how revealed patterns and processes might influence conservation planning for the zone.

## METHODS

For purposes of summarizing general trends and intraregional differences in human population size and land-use systems, I defined the montane forest zone of the eastern-slope region as that area found between the 1500 and 3500 m contours in the departments of Amazonas, San Martín, Huánuco, Pasco, Junín, Ayacucho, Cusco, and Puno. I separated out 15 political provinces that were within the study area and were mostly located above 1000 m but below 4000 m. This allowed me to use population and agricultural census data available at provincial levels (Maletta & Bardales, n.d.; Maletta & Makhlouf, n.d.). The provinces used were Bongará, Chachapoyas, Rodríguez de Mendoza, Huallaga, Mariscal Cáceres, Huánuco, Oxapampa, Chanchamayo, Huanta, La Mar, La Convención, Urubamba, Calca, Carabaya, and Sandía. The agricultural census data is from 1972 when Chanchamayo was still a part of Tarma, so data from Tarma is used instead. This technique has the obvious limitation that elevation zones, towns, and agricultural systems from outside the defined study area are included within the data I present; the value of these data is to show general trends, but they should be interpreted with caution.



**Fig. 1.** The six physiographic provinces of the Eastern Slopes of Peru, where  
 I = Chachapoyan province;  
 II = western Huallaga River province;  
 III = upper Pachitea River province;  
 IV = Tambo River province;  
 V = Urubamba River province;  
 VI = Madre de Dios province.

## PHYSIOGRAPHY

The Eastern Slopes of the Peruvian Andes form a complex, but fairly natural geographical and biological unit that faces eastward into the Amazon, descending from the eastern Andean cordillera over a 3500-4500 m elevational gradient (Fig. 1). Similar topography is present on the Andean slopes oriented toward the Amazon basin from Venezuela to northern Bolivia, from about 400 m elevation in lowland tropical forest to often more than 3500 m. In Peru there is a natural northern barrier formed by the Marañon River at about 5°S, between the northern and central Andes, the Huancabamba Deflection or Depression (Vuilleumier, 1977; Duellman, 1979), and this forms the northern limit of the eastern-slope region defined here. I arbitrarily place the southern limit along the political boundary between Peru and Bolivia.

During the Precambrian and Paleozoic eras the study area was mostly an offshore marine depositional environment. What is now the northern portion began to suffer some vulcanism and the laying down of intrusive rock already in the Paleozoic. However, this increased in all the study area during the late Triassic and into the early Cretaceous as an extensional geologic

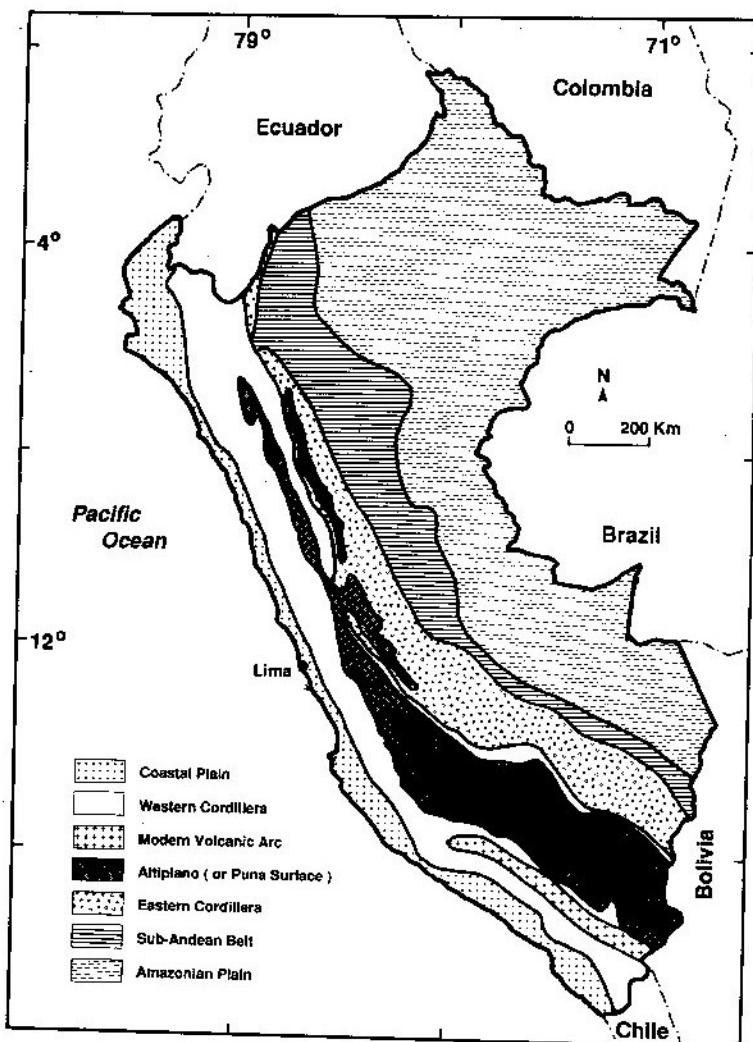


Fig. 2. Major geological structures in Peru.  
Adapted from  
Peñaherrera (1989).

regime developed due to the separation of South America from Africa; there was much vulcanism and the accumulation of volcanic rock (Ramos, 1989). In the middle Cretaceous, about 100 million years ago, with Africa and South America completely separated, a compressive-tectonic geologic regime developed, associated with the subducting of the Pacific ocean's crust, in addition to the collision of terranes (Feininger, 1987; Jordan *et al.*, 1983; Ramos, 1989). The Andes began to rise intermittently and episodically, with the most recent major uplift occurring at the end of the Pliocene, although minor uplift continues today. About 2.5 million years ago, a great faunal exchange between North and South America occurred when the landbridge formed between the continents (Marshall, 1988). The flora and fauna available for colonization of the study area thus result from a long history of upland organisms evolving from indigenous lowland elements, in addition to the arrival of those that could have migrated from the north or south, along the rising mountains that would be the Andes (e.g., Simpson, 1983; Luteyn, 1989; Taylor, 1991).

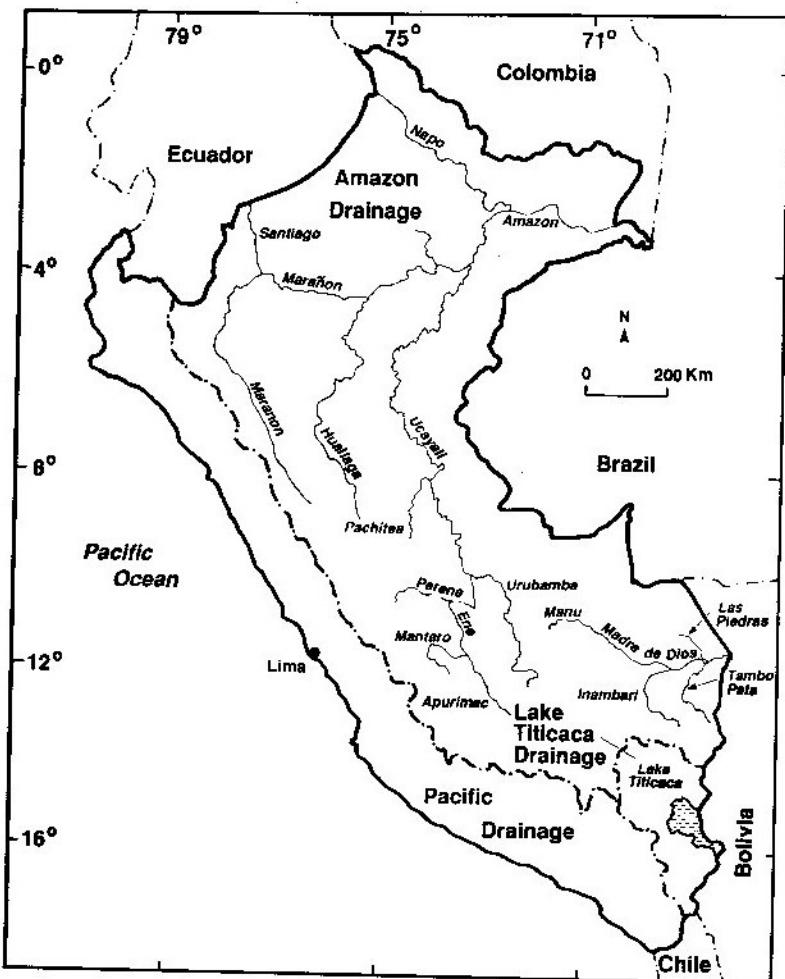


Fig. 3. Major rivers in the Amazon drainage of Peru.

Elevational gradients are steep, being usually 3000-4000 m of change in altitude over horizontal distances of less than 100 km, and descend generally to the east. Garner (1959) observed that the present day geomorphology of the Eastern Slopes could be understood only as a result of both present and past climatic regimes acting on a variable geological structure. Major structural units present are the north-south trending Eastern Cordillera and an intimately associated subandean belt laying to the east (Fig. 2). Major rivers do not flow directly eastward because of this orientation, being diverted either to the north or south (Fig. 3). The geological history is complex, and many intraregional differences in rock types are present.

However, two major geological subdivisions can be distinguished. One stretches from 6-11°S and consists largely of a Precambrian sedimentary rock mass, mostly metamorphized, with some areas of Tertiary-Quaternary vulcanism, some of Paleozoic intrusives, and some sedimentary formations of upper Triassic-Jurassic, Tertiary, and Quaternary ages. The other section extends from 11-15°S and consists mostly of Lower Paleozoic sedimentary rocks, often locally metamorphized, with significant portions of Permian-Triassic intrusives and Tertiary sedimentary and metamorphic rocks (Peñaherrera, 1989). In the transition zone between,

located at 11°S, large intrusive blocks are present amid a complex mixture of sedimentary and metamorphic rock types. A preliminary division of the Peruvian eastern slopes into six physiographic provinces or subregions (Fig. 1) was made using the locations of the two complex geological sectors, the transition zone between, and modern topography:

I. The Chachapoyan physiographic province extends from 4.5-7°S, and consists of a series of northwest-trending mountain ranges.

II. The western Huallaga River province extends from 7-9.5°S and contains two parallel mountain chains, one the eastern cordillera of the Andes and the other the Cordillera Azul; this province is located in the upper watershed of the Huallaga River.

III. The upper Pachitea River province, located from 9-11°S, includes two mountain ranges originating from the Cerro de Pasco area, in addition to the rivers draining into the Pachitea River.

IV. The Tambo River province, from 11-13.5°S, includes the headwaters of the Perené and Ene Rivers.

V. The Urubamba River province, from 11-14°S, is in the drainage basin of the Cusco highlands.

VI. The Madre de Dios province is located from 12-14.5°S and includes the watershed of the Madre de Dios River.

## CLIMATE

The climate of the Eastern Slopes of Peru has been little studied, and long-term records of precipitation and temperature do not exist. Based on extrapolated isolines of median temperatures and annual rainfall (SENAMHI, n.d.), it appears that local climatic regimes vary from 9-25°C and 500-7000 mm, respectively. The zone from 1500-2500 m has median temperatures of 17-21°C, while the zone from 2500-3500 m has cooler temperatures, of 11-17°C; annual precipitation for both zones is mostly on the order of 1500-4000 mm. Circulation is generally from east to west, out of the Amazon basin, and most rainfall occurs from November to April, when the equatorial trough is to the south of the Equator. In southern Peru, circulation patterns are also affected by fronts originating in southern South America during the southern-hemisphere winter (Nobre *et al.*, 1991). Extrapolations of available climatic data have been used within the Holdridge Life Zone system to designate about 25 life zones for this area (Tosi, 1960; ONERN, 1976), separated by latitude (tropical to the north of 12°S and subtropical to the south), humidity province (dry, moist, wet, pluvial), and elevation. The drier life zones are in rain shadows in deep north-south trending valleys, while the perhumid zones occur where the cloud belt forms: 1500-2500 m in the south, often 2500-3000 m in the north, except on lower peaks or mountain ranges.

Climate change has been a constant in this region, at least during the last several million years. These changes must have affected the elevations at which different vegetation types were to be found, although they probably also affected the species in different ways, implying that vegetation types did not migrate elevationally in unison. Markgraf (1989) has recently attempted a review of late Pleistocene-Holocene climate change in South America based on evidence from fossil pollen. Data from Peru is particularly limited, consisting of the studies of Hansen, Wright, and colleagues at several sites in Junín (Hansen *et al.*, 1984; Wright *et al.*, 1989). At the most recent full glacial, 14-20 thousand years BP (before present), precipitation was apparently less and mean temperatures were about 5°C lower than at present. By 10,000 BP temperature and moisture were near modern levels. At 5,000-6,000 BP conditions could have

been somewhat more arid (Markgraf, 1989) or perhaps warmer than at present (Hansen *et al.*, 1984). By 3,000 BP environmental conditions were similar once more to those today. Human impact appears in the fossil record starting at 2,000 BP, as seen in decreases in tree pollen and increases in pollen from weedy plant species. The result has been changes of perhaps 600 to more than 1000 m in the location of timberline and related, but complex and still poorly documented changes in the elevation and composition of other forest types in the study area.

## VEGETATION

Today, lowland tropical or subtropical forest is found on the Eastern Slopes from 200-500 m; premontane forest occurs roughly from 500-1500 m; lower montane forest formations are located from 1500-2500 m; and upper montane forests are found from approximately 2500 m to local timberline, located at 3000-4000 m, with the highest elevations of forest occurring in the south and in areas not repeatedly burnt by fires originating in adjacent high-elevation grasslands in the tropical alpine zone. The physiognomy of a particular forest and its species composition depend greatly on the local precipitation regime. Trees in forests located within the cloud belt or on thin soils tend to be smaller in stature.

Each of the six physiographic provinces are unique in terms of the relative importance of these vegetation formations. The three northern provinces include elevations from 400-4000 m, while the southern provinces range from 400-5000 m and can be up to a third covered by grasslands in their highest elevations. The Chachapoyan province includes some dry forest on its western and northern boundaries with the Marañon River, but was originally covered mostly by moist premontane and lower montane forests. The western Huallaga River province is about half covered by moist-to-wet montane forests, with the lower elevations originally dominated by dry-to-moist premontane and lowland forests. The upper Pachitea River province is an extremely humid area, with moist, wet and pluvial forests occurring at all elevations. The Tambo River province once had extensive areas of dry-to-moist premontane and montane forests, but much has long been deforested and utilized in highland agronomic and animal-husbandry systems; the remaining forests are located mostly at lower elevations and in more humid areas; one sizeable lowland area, called the Gran Pajonal, is a savanna maintained by human-induced burning (Scott, 1978). The Urubamba River province is more than fifty percent lowland forest, part of which has been cleared for agriculture, and the rest is rugged terrain with dry-to-pluvial premontane and montane forests. The Madre de Dios province is about equally divided between lowland forests and premontane-to-montane forests.

Only the most preliminary floristic information is available for the zone. Preliminary species lists have been published by Young & León (1990) for Río Abiseo National Park in San Martín, Foster (pers. com.) for Yanachaga-Chemillén National Park in Pasco; Tupayachi & Galiano (1990) for Machu Picchu Historical Sanctuary in Cusco, and Foster (1987) for Manu National Park in Cusco and Madre de Dios. Foster (1990) made general floristic observations about Manu National Park, though he concentrated on floodplain forest at 380 m, while Young (1990) described vegetation change in Río Abiseo National Park, but only for the timberline zone above 3200 m. A preliminary floristic description at the family and generic level for the entire study area is attempted by León *et al.* (1992); in addition, diversity of vascular plants was estimated by Young (1991a). Detailed studies of forest structure, composition, and dynamics have yet to be done for the montane forest zone. General observations suggest that much change can be associated with elevation (e.g., Terborgh, 1971; Peyton, 1986a), but this is not

uniform from north to south, and changes associated with the presence of different soils overlying the changing bedrock are to be expected.

## BIOGEOGRAPHY

In summary, the critical environmental factors affecting the present-day biota of the montane forest zone are the climate, soils, and vegetation, which themselves are products of the nature of the bedrock and the shape and orientation of the topographic features. However, biogeographical patterns also have an important historical element due to changes in those environmental factors through time, and to dispersal and speciation of the species involved. As a step in the elucidation of biogeographical processes for the study area, I suggest that distributions be examined in terms of connectivity, with most distributions likely to be oriented north-south along corridors and limited by partial or complete barriers, elevation and latitudinal gradients, or intraregional variations. Three general ways that these aspects have been studied in the montane forest zone are by examining change in composition along elevational gradients; by defining biogeographic provinces and comparing composition within and among the resulting provinces; and by studying the relation between speciation and distribution of particular groups. Each type of study offers unique perspectives and information.

Studies dealing with elevation gradients in the study area include the following: Gentry (1992) has discussed the decline in diversity of flowering plants with increases in elevation for montane forests of Peru, and in general for tropical sites (Gentry, 1982, 1988). However, León & Valencia (1988) and Young & León (1991) demonstrated that this is not the case for pteridophytes, which show greatest diversity in the highest elevation forests sampled. Graham (1983) reported high correlations between bat-species diversity measures and elevation in the study area; apparently bats at higher elevations are not only few in species, but occur at much lower population densities than in low-elevation forests. Cadle & Patton (1988) summarized elevational ranges for several east-slope amphibians, reptiles, and mammals. Peyton (1980, 1986b) documented important seasonal changes in elevational zone, habitat, and diet for the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*).

Terborgh (1971, 1977) has carried out the most sustained research program to date on the effect of elevation gradients in the study area. Working in Cusco, he found many more bird species at the lower end of a 3000 m elevational gradient, where vegetation was taller and more complex; this was especially the case for the insectivorous species. Using these data and a comparative study (Terborgh & Weske, 1975) on an isolated mountain range (Cerros or Cordillera del Sira) located between the departments of Huánuco and Ucayali, he suggested that diffuse competition and not environmental factors were most important in restricting the amplitude of elevation ranges. However, still unresolved is the importance of altitudinal migrations among mobile taxa, especially frugivores and nectarivores. If these migrations are as common in Peru as they are in Costa Rica (Stiles, 1983; Loiselle & Blake, 1991) then Terborgh has underestimated the sizes of the elevational ranges of birds in these trophic levels.

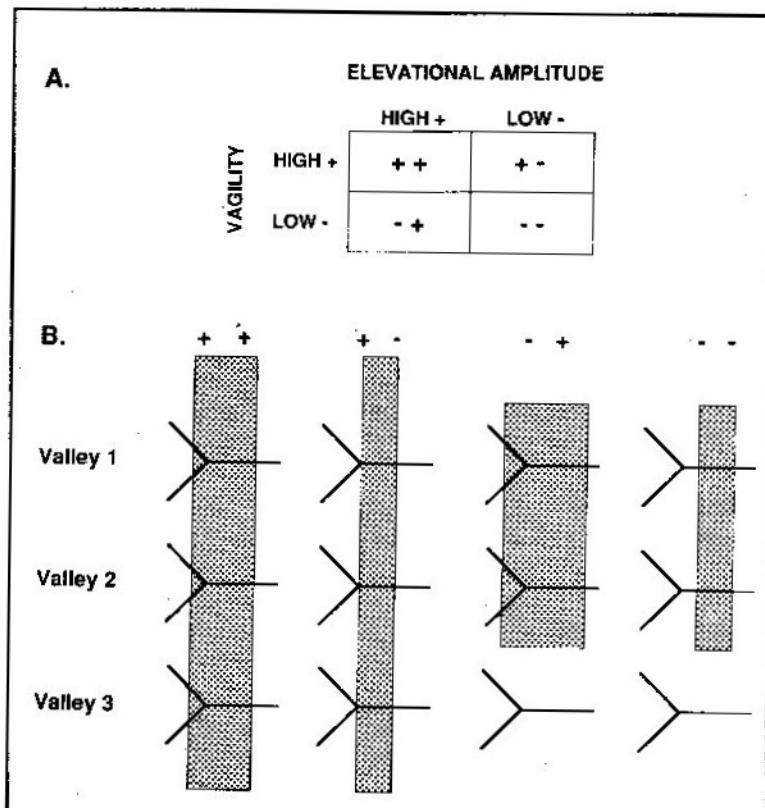
The second major set of studies define and analyze biogeographic provinces. A preliminary division of Peru into 48 units was made by Lamas (1982), who based his system on the distributions of endemic butterfly species and subspecies. Unfortunately, no other researcher has tried to define biogeographic provinces in the Eastern Slope region at this scale. Brack (1986) used eight regions when discussing general distribution patterns of vertebrates for the entire country; Fjeldså (1992) used map overlays of 25 x 25 km in the puna zone of Peru; while Cracraft (1985) and Cadle (1985) put the Eastern Slopes in one province when analyzing

distribution of birds and snakes, respectively, for all of South America. I suggest that the six physiographic provinces described earlier in this article could be used for this type of analysis, especially since they were defined using topographic and geological information independent of biotic distributions.

León *et al.* (1992) began this process with the vascular plant families, although they lumped the six provinces into three sectors—northern, central, and southern, respectively. The southernmost area of the study area, consisting of the Urubamba River and Madre de Dios provinces, was the most unique in terms of composition of plant families; this was not due to the presence of endemic families, but to the existence of a less diverse flora (i.e., fewer plant families) in the south. It remains to be seen if these patterns also exist at generic and species levels for numerous groups. Berry (1982) found a major break in floristic patterns in the same area for one genus of the plant family Onagraceae, and suggested that it was caused by the presence of the Apurímac Valley, which is an important biogeographical barrier (e.g., Fjeldså, 1992). Berry found 22 *Fuchsia* species in an area that corresponds to the four northernmost physiographic provinces and ten species in an area that includes the two southern provinces and part of Bolivia, but he found only four species in common between both areas.

The third major type of study that has been done for the Eastern Slopes is also one of the most active research areas in biogeography, namely the study of relations of taxonomic and phylogenetic information to geographical space, with the twin goals of explaining current distributions and examining the processes and mechanisms of speciation. Much attention has been directed toward testing the importance of the Huancabamba Deflection as a biogeographical barrier. It has proven important for reptiles and amphibians in general (Duellman, 1979), and for several frog genera in particular—*Gastrotheca* (Scanlon *et al.*, 1980; Duellman & Trueb, 1988) and *Phyllomedusa* (Cannatella, 1982)—and for birds (Villeumier & Simberloff, 1980) and some plant groups (Bauman, 1988) found above timberline. Traylor (1988) found it was not an important barrier for *Cistothorus* wrens. Molau (1988) claimed it was important for the plant genus *Calceolaria*, but some of his evidence is the product of circular reasoning as the species concepts used for distinguishing among closely related species pairs include the presence of the Depression, but he then uses the species pairs as evidence for the importance of the Depression as a barrier. Knapp (1989) used cladistic techniques to avoid this problem, comparing an area cladogram to the species cladogram (see Nelson and Platnick, 1980a, 1980b; eg., Crisci *et al.*, 1991). Interestingly, she found that the three clades or subclades examined in the *Solanum nitidum* species group gave three different biogeographic hypotheses. Thus dispersal, vicariance, and speciation are complex and can produce different results in closely related lineages. This is seen in the examples discussed by Remsen (1984) for Andean birds and by Hillis (1985) for an Andean lizard genus (*Pholidobolus*) where spatially proximal species or subspecies were often not closely related. Allopatric speciation, rather than parapatric speciation along environmental gradients (Endler, 1977), was recently shown to be important for two genera of Amazonian birds (Cracraft & Prum, 1985) and sigmodontine rodents from the Eastern Slopes of Peru (Patton *et al.*, 1990; Patton & Smith, 1992).

I suggest the following could serve as a tool for explaining distributions in the study area that combines some aspects of all of the above approaches, but which uses simple natural history observations: Distributions are affected by two natural history characteristics that could be studied in many organisms using distributional and observational data, namely vagility (or dispersability) and elevational amplitude. As illustrated in Figure 4, there are four combinations possible of low or high vagility and small or large elevational amplitude each of which is associated with an expected distribution of a particular shape and size in the study



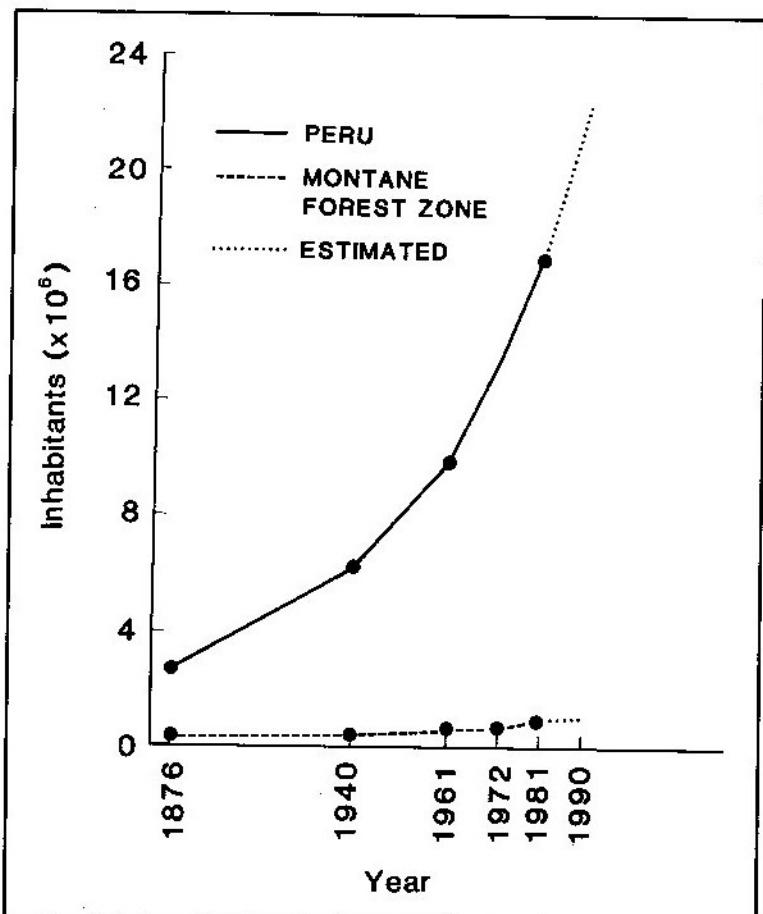
**Fig. 4.** Given relatively high or low vagility and great or small elevational amplitude (A), four different distributions are to be expected in the study area (B), differing in latitudinal and elevational ranges.

area. I hypothesize that current distributions can be at least in part explained in terms of these traits. Speciation could occur over environmental gradients associated with changes in latitude, elevation, and climate; or it could result from divisions of ranges by climate or topographic changes. Allopatric speciation is to be expected in the study area for species with little elevational amplitude, irregardless of their vagility because of the increased likelihood of range disruptions; parapatric speciation is more likely with species found over large elevational ranges. By substituting other types of habitat specialization for that of elevation amplitude, such as degree of edaphic or trophic specialization, it should be possible to further extend this model.

Conservationists require information from many different kinds of studies. Physiographic techniques particularly lend themselves to regional planning (e.g. Scott *et al.*, 1987), while speciation and elevation studies may be organism-specific and thus need to be done for a number of groups before generalities may be found.

### HUMAN LAND USE AND IMPACT

Biogeographical patterns and processes cannot be understood apart from the direct impacts of humans and their indirect impacts through land-use systems. This zone has long supported human populations, although not at the levels of the Peruvian highlands and coast. The Chachapoyan cultural group lived in what are now forest-covered slopes in the departments of Amazonas and San Martín; they persisted for some four thousand years, disappearing shortly



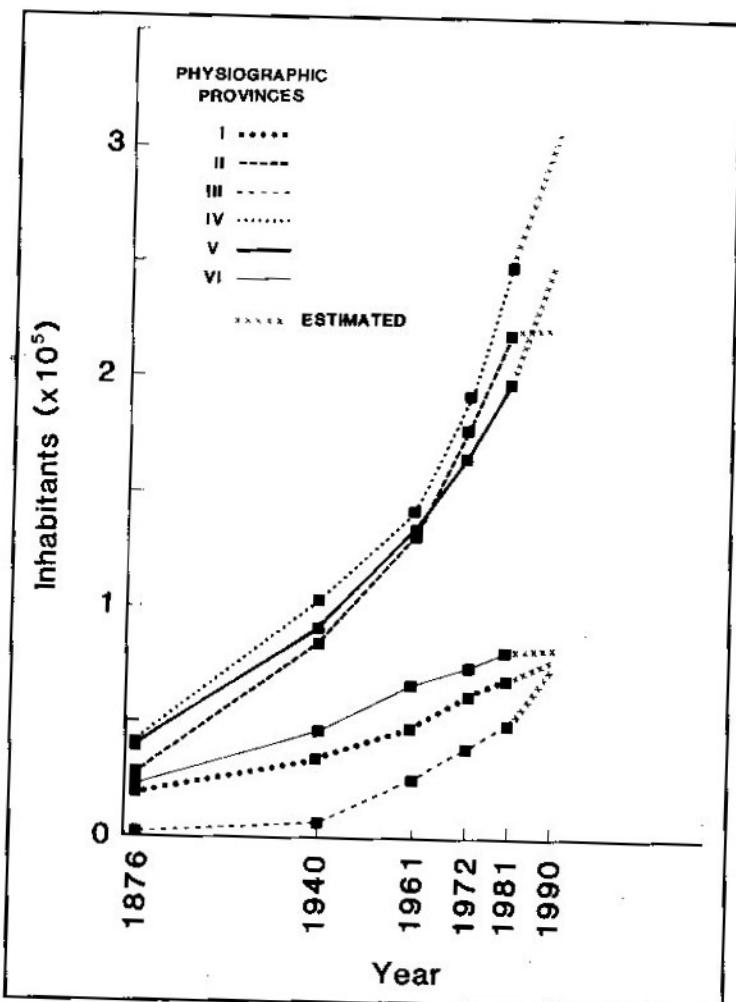
**Fig. 5.** Population trends of all of Peru compared to that of the montane forest zone of the Eastern Slopes region.

after Europeans arrived on the continent (Bonavia, 1968; Lennon *et al.*, 1989). Archaeological sites are known from the montane forest zone of Cusco and Puno, including Machu Picchu (Bingham, 1948), and extensive terracing in Puno (Isbell, 1968; Donkin, 1979); these were generally abandoned following Spanish conquest. At the start of the present century, there were some large plantations in the zone, or just below it, growing coca, coffee, and fruits. There was also considerable extraction of cinchona bark from 1890-1910, and on a much smaller scale from 1941-1945.

Currently several groups of tribal peoples are present in the area, mostly using land below 800 m elevation, and including, from north to south, the Aguaruna, Nantipa, Chayahuita, lowland Quechua, Cashibo, Amuesha, Machiguenga, Huachipaire, Mashcos, and Arasaire. Only in Manu National Park, and to a lesser extent near Yanachaga-Chemillén National Park, are tribal lands and hunting grounds protected in a natural state.

Much of the area above 2000 m should be classified as protection forest because of steep slopes and the need to protect the upper watersheds. Below that elevation, and especially in the dry or moist life zones, are important areas for raising cattle, and growing crops. Portions of the physiographic provinces that have been most transformed by humans are the lower elevations of the western Huallaga River and Urubamba River provinces; middle elevations of the Chachapoyan province; and the higher elevations of the Tambo River province.

Approximately 1,500,000 people live in the eastern-slope region, or <10% of the population of Peru. I estimated change in population size for the montane forest zone using data from the fifteen political provinces occurring mostly within the zone (see Methods). Throughout the last 114 years only 4.5 to 5.9% of Peru's total population has ever been found in this zone. Furthermore, as Peru's population has begun to increase exponentially at >2.5% annually, the population of the montane forest zone appears still to be increasing arithmetically (Fig. 5). Much of the rapid population buildup in Peru is taking place in Lima. Although this appears to bode well in general for conservation of the study area, the growth of a huge urban population will undoubtedly increase demand for extraction of resources from the zone. In addition, three out of the six physiographic provinces, the western Huallaga, the Tambo, and the Urubamba River provinces, all show exponential growth when examined separately (Fig. 6), demonstrating that intraregional differences are of great importance. These three physiographic provinces were the recipients of most of the government-sponsored development projects of the 1960's and 1970's.



**Fig. 6.** Population trends for each of the six physiographic provinces illustrated in Figure 1 and described in the text.

**Table 1.** Agricultural land use, tenure, and technology of the montane forest zone compared to that of the entire country. Numbers given are percentages. Data are from the 1972 agricultural census, and are based on sample sizes of 129,262 farms using 2,469,942 ha in the montane forest zone, and 1,390,877 farms using 23,545,147 ha in the entire country. Relative importance of the montane forest zone is calculated as the percentage of farms or surface area in that zone compared to those of the entire country.

	Montane forest zone	Peru	Relative importance of montane forest zone
Area in transitory crops or fallow	10	13	8
Area in permanent crops	6	2	29
Area in pasture or rangeland	44	64	7
Farms with legal titles	29	40	7
Farms directly controlled	52	53	11
Farms rented or shared	14	10	9
Farms with irrigation	21	30	6
Farms with use of tractors	1	5	1
Farms using commercial fertilizers	12	15	7
Farms using purchased seed	14	19	7

Many of the overall trends of Peru's agriculture, as revealed in the 1972 census, were also true for the montane forest zone (Table 1): much of agricultural land was used as either pasture or rangeland; fewer than half of the farmers had legal titles to their land; about half of the farms were directly controlled by the farmers involved; and few had tractors, used fertilizers, or purchased seed. About 18% of the entire country, and 19% of the montane forest zone was used for animal husbandry or field crops. Only in the percentage of area dedicated to permanent crops was the montane forest zone unusually important at a national level, while it was particularly impoverished in the use of tractors (Table 1). All of these trends are probably still true today, although comparative data are not readily available. As in other parts of Latin America (Anderson, 1990), land ownership rights are often dependent on the demonstration that land is being usefully occupied by keeping it in crops or pasture for livestock.

Important crops for the montane forest zone in 1972 were maize, barley, potatoes, coffee, and coca (Table 2); barley and potatoes, and coffee and coca probably owe their prominence here because of the inclusion of, respectively, some higher elevations and some lower elevations within the "montane forest" provinces (see Methods). At a national level, the montane forest zone was particularly important in the relative area and number of farms growing beans, banana/plantains, avocados, oranges, coffee, coca, and tea (Table 2). The major change that has occurred since 1972 has been the increased importance of rice and coca, although mostly below 1500 m. The most important agricultural zone is in the north, in the department of San Martín, where much of the harvest of maize and rice is lost because of the difficulty and expense of transporting grains to markets on the coast of Peru. There were substantial numbers of livestock, especially cattle, sheep, and hogs in the zone in 1972, although at a national level it was not particularly important for any of the large livestock groups (Table 3).

**Table 2.** Agricultural crops in the montane forest zone compared to those of the entire country. Numbers given are percentages. Data is from the 1972 agricultural census; relative area used for each crop was calculated from the area of farmland at the time of the census in fallow or used for transitory and permanent crops (see Table 1); sample sizes are 129,262 farms using 412,480 ha in the montane forest zone, and 1,390,877 farms using 36,965,888 ha in the entire country.

Crops	Montane forest zone		Peru		Relative importance of montane forest zone	
	Area	# Farms	Area	# Farms	Area	# Farms
Maize	9	35	12	35	8	9
Wheat	2	8	4	17	4	4
Barley	2	10	6	25	3	4
Rice	1	2	3	2	2	7
Potato	5	29	7	34	7	8
Bean	1	8	1	4	12	19
Broad bean	1	8	1	11	6	7
Pea	<1	2	1	4	3	5
Banana/plantain	.3	9	2	5	16	16
Avocado	1	2	<1	<1	59	44
Oranges	1	2	<1	<1	36	45
Sugar cane	<1	<1	1	<1	<1	4
Coffee	18	24	4	5	47	41
Coca	4	10	1	1	75	70
Tea	1	1	<1	<1	77	92
Cotton	<1	<1	3	1	<1	2

Large development projects in the 1960's and 1970's in the Huallaga Valley and the Tingo María-Pucallpa area, and mostly at lower elevations than the montane forest zone (Aramburú *et al.*, 1982; CNP & CIPA, 1984), left behind deforestation, a poorly designed and maintained highway system, and social conditions conducive to turning them into what are now the world's leading suppliers of illegal coca leaves, later processed into cocaine. More recent development projects carried out in the 1980's in the Selva Central sector, departments of Pasco and Huánuco, and since virtually abandoned, will almost certainly have the same fate. The coca variety most used for the narcotic trade is grown chiefly from 500-1500 m (Plowman, 1984; Morales, 1989) and occupies at least 200,000-300,000 ha of the eastern slopes of Peru (Dourojeanni, 1989; MacGregor, 1990; INADE-APODESA, 1991). Another sector currently affected is that of the Perené River in the departments of Ayacucho and Junín, and there is little doubt that the La Convención and Madre de Dios areas in the south will be dramatically changed over the next five years unless the demand for cocaine should drop.

There is considerable net migration into the region, although most colonists bypass the montane forest zone itself and settle at lower elevations. Many are from highland communities

**Table 3.** Livestock of the montane forest zone compared to that of the entire country. Data is from the 1972 agricultural census; sample sizes are 129,262 farms in the montane forest zone and 1,390,877 farms in the entire country.

	Montane forest zone	Peru	Relative importance (%) of montane forest zone
Farms with cattle (%)	37	50	7
Number of cattle	281229	3821130	7
Farms with sheep (%)	32	48	6
Number of sheep	694853	12828907	5
Farms with goats (%)	10	14	6
Number of goats	80897	1873703	4
Farms with hogs (%)	35	40	8
Number of hogs	143231	1704438	8
Number of horses, mules, burros	94492	1563815	6

where possibilities for land acquisition and social services are even more limited than they will face in a frontier environment. Very few of these spontaneous colonists bring with them agricultural techniques appropriate to the ecological conditions of their new home. The departments of Amazonas and San Martín receive many colonists each year from the highlands of Cajamarca; the Selva Central sector, especially the department of Pasco, and the lowlands of the department of Ayacucho have received hundreds of campesinos from the highlands of Junín and Ayacucho, respectively, who fled the violence associated with the activity of guerrilla groups. The department of Madre de Dios has numerous spontaneous colonists from the highlands of Cusco, in addition to some 25,000 placer-gold miners.

The high elevation grasslands of the tropical alpine zone, which border upon the forests of the montane forest zone at their elevational limit, probably have been burnt for centuries in order to improve grazing and access (Young, 1990); burning is usually done at two to five year intervals when associated with the husbandry of cattle, horses, or sheep. A more intensive use of these lands for grazing implies shorter intervals between fires and more extensive areas affected. Fire rarely crosses over from the grasslands into the forest, often burning instead right up to the forest's edge and killing woody plants invading the grasslands. However, given low atmospheric humidity, a hot fire can enter forest and cause catastrophic tree mortality. The overall impact is to lower the elevational limit of closed montane forest, leaving behind shrublands or, with more frequent burning, grasslands.

Because the agronomic value of land from 2000-3500 m is limited, the major sets of forces currently acting to destroy forest cover originate from outside that elevational zone. The patchwork-pattern associated with forest clearing and field establishment at 500-2000 m is driven by the market value of coca/cocaine, although land is also cleared for coffee, maize, and other crops. Frontier expansion tends to disperse deforestation into more isolated valleys, onto

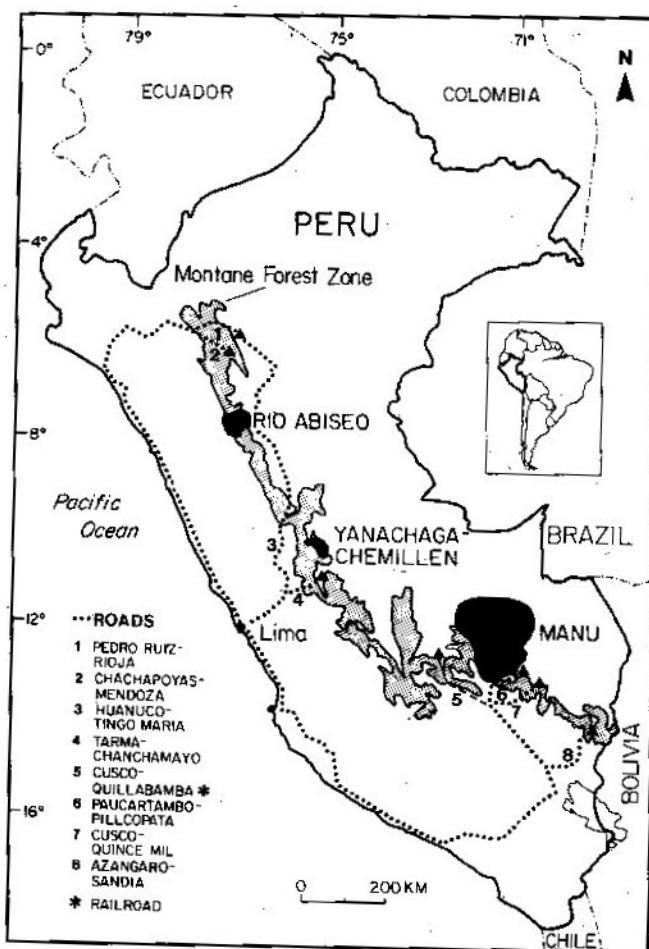


Fig. 7. The three national parks (Río Abiseo, Yanachaga-Chemillén, and Manu) protecting portions of the eastern-slope montane forest zone in relation to the transportation network.

steeper slopes, and up to higher elevations. In turn, more intensive animal husbandry in the tropical alpine zone tends to push closed forest downslope. The result is that forest cover is reduced from both directions simultaneously.

The destruction of forest cover within the montane forest zone is usually associated with highways, from which clearing expands. All the roads were designed for entrance to and extraction from the Amazon basin, so they cross the maximum possible vertical distance in the minimum horizontal distance (Fig. 7).

The first phase of degradation after the road is built is often high grading, which is the removal of all accessible, large timber trees. This can be followed by continued timber extraction and the establishment of small fields or pastures, which over several years leave behind a scrubby and interrupted vegetation. Rhizomatous plants often come to dominate, with *Chusquea* bamboos mostly above 2300 m, especially *Chusquea scandens* (Young, 1991b), and bracken fern, *Pteridium aquilinum*, below about 2300 m. The road itself is a continuing source of environmental damage because the rubble from road construction and maintenance is simply pushed off the roadside, covering downslope vegetation and increasing slope instability.

## CONSERVATION IMPLICATIONS

Three functioning national parks, Río Abiseo ( $8^{\circ}$ S), Yanachaga-Chemillén ( $10.5^{\circ}$ S), and Manu ( $11.5$ - $13^{\circ}$ S) protect about 5% of the montane forest zone of the eastern slopes (Fig. 7). However, that protection is mostly passive, achieved by the parks' inaccessibility. Only about 35 parkguards are employed to cover this vast area, or 570,000 ha/parkguard. Several reserves and sanctuaries exist on paper, but receive little protection (Tambopata-Candamo) or are far too small (Ampay, Machu Picchu). Tingo María National Park ( $10^{\circ}$ S) has probably disappeared since it is in the midst of the coca fields of the upper Huallaga River Valley.

Biogeographical patterns are produced by the interaction of historical events, the particular biologies of the plants and animals, and the realities of topography, climate, and other physical factors. In the case of the montane forest zone, major trends can be discussed in terms of the connectivity of distributions along north-south trending corridors, the effects of elevation, and intra-regional differences in local climate and bedrock. The studies that have specifically addressed these trends, however, are so few that a major priority for conservation has to be the completion of more biogeographical, ecological, and taxonomic studies of the region; more data are particularly needed on the relations between distributions and the elevational amplitude and dispersability of the species. Meanwhile, it is clear that the protection of entire watersheds is absolutely essential in order to permit dispersal and migration along elevational gradients and to provide a buffer for probable shifts in vegetation zonation produced by climate change. The demonstrated importance of intra-regional differences implies that better coverage of the Eastern Slopes is needed within the park and reserve system of Peru; I would particularly suggest that a new protected area is needed in the department of Amazonas, and that Ampay and Machu Picchu Sanctuaries should be dramatically expanded in size. The six physiographic provinces defined here could be considered as preliminary biogeographic provinces for purposes of evaluating how well current parks and reserves protect the biota. Furthermore, the predominance of long, but narrow biotic distributions in the region suggest that much more attention needs to be given to the protection or establishment of corridors that permit movement between watersheds along the eastern slopes. Human land use and resulting direct and indirect impacts on the biota constitute another important area of research in biogeography. Humans have interacted with the plants and animals of the montane forest zone for the last 10,000 years, but impacts have been notable the last 2,000 years, at least as suggested in the fossil pollen record and by the number of archaeological sites, particularly in Amazonas and San Martín. The relative importance of permanent tree crops in modern-day agriculture in the zone and the low rate of population increase in the montane forest zone compared to that of the entire country are good news for conservation. This is in contrast to conclusions reached in studies that include the eastern-slope montane forest zone with the lowland and premontane forest zones where most deforestation is occurring (Aramburú *et al.*, 1982; CNP & CIPA, 1984). Presently deforestation appears to be particularly important in the physiographic provinces that have had the greatest increases in population: the western Huallaga, Tambo, and Urubamba River provinces. In turn, population increases are due to government-sponsored development projects of the last 30 years, highway construction, and the recent increase in value of coca leaves for the illegal narcotic trade. These particularities, and the fewer direct impacts in elevations above 2000 m, except for the burning of timberline forests, mean that plants and animals requiring large tracts of intact forest at altitudes of 500-2000 m in the subregions suffering deforestation are particularly at risk.

There appears to be little hope for conservation in areas in which the government does not exert control, such as those parts impacted by coca-cocaine production or those occupied by guerrilla groups. In other areas, regional interests in building highways, exploiting the timber, and then speculating with land values, are much stronger than any local or international conservation group. Legal mechanisms recently established in Peru, such as the obligatory use of environmental impact evaluations before implementation of development projects and the holding of middle- and upper-level managers liable for environmental damages offer one way to equalize the forces at play and lessen the polarization between those who would develop and those who would conserve.

### ACKNOWLEDGEMENTS

I thank the John D. and Catherine T. MacArthur Foundation for financial support and Gabriel Ballón, Gerardo Lamas, Mariella Leo, Blanca León, Víctor Pacheco, Carlos Reynel, Diana Silva, and Niels Valencia for comments on the manuscript.

### LITERATURE CITED

- ANDERSON, A. B. (Ed.). 1990. *Alternatives to Deforestation: Steps Toward Sustainable Use of the Amazon Rain Forest*. Columbia University Press, New York.
- ARAMBURU, C. E., E. BEDOYA, & J. RECHARTE. 1982. *Colonización en la Amazonia*. Ediciones CIPA, Lima.
- BAUMANN, F. 1988. Geographische Verbreitung und Oekologie Südamerikanischer Hochgebirgspflanzen. *Physische Geographie* (Zürich) 28: 1-206.
- BERRY, P. E. 1982. The systematics and evolution of *Fuchsia* Sect. *Fuchsia* (Onagraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 1-198.
- BINGHAM, H. 1948. *The Lost City of the Incas*. New York.
- BONAVIA, D. 1968. *Las Ruinas del Abiseo*. Universidad Peruana de Ciencias y Tecnología. Lima.
- BRACK, A. 1986. Ecología de un país complejo, pp. 175-319. In *Gran Geografía del Perú: Naturaleza y Hombre*. Vol. 2. Manfer-Juan Mejía Baca, Barcelona.
- CADLE, J. E. 1985. The Neotropical colubrid snake fauna (Serpentes: Colubridae): lineage components and biogeography. *Systematic Zoology* 34: 1-20.
- CADLE, J. E. & J. L. PATTON. 1988. Distribution patterns of some amphibians, reptiles, and mammals of the eastern Andean slope of southern Peru, pp. 225-244. In Heyer, W. R. & P. E. Vanzolini (Eds.), *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro.
- CANNATELLA, D. C. 1982. Leaf-frogs of the *Phyllomedusa perinesos* group (Anura: Hylidae). *Copeia* 1982: 501-513.
- CNP & CIPA. 1984. *Población y Colonización en la Alta Amazonía Peruana*. Consejo Nacional de Población y Centro de Investigación y Promoción Amazónica, Lima.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism, pp. 49-84. In Buckley, P. A., M. S. Foster, E. S.

- Morton, R. S. Ridgely, & F. G. Buckley (Eds.), *Neotropical ornithology. Ornithological Monographs* 36.
- CRACRAFT, J. & R. O. PRUM. 1985. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* 42: 603-620.
- CRISCI, J. V., M. M. CIGLIANO, J. J. MORRONE & S. ROIG-JUÑENT. 1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology* 40: 152-171.
- DONKIN, R. A. 1979. Agricultural Terracing in the Aboriginal New World. *Viking Fund Publications in Anthropology* 56.
- DOUROJEANNI, M. J. 1989. *Impactos ambientales del cultivo de la coca y la producción de cocaína en la Amazonía peruana*, pp. 281-299. In: León, F. R. & R. Castro (Eds.), *Pasta Básica de Cocaína: Un estudio multidisciplinario*. CEDRO, Lima.
- DUELLMAN, W. E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities. *Monographs of the Museum of Natural History* (Lawrence) 7: 371-459.
- DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB. 1988. Cryptic species of hylid marsupial frogs in Peru. *Journal of Herpetology* 22: 159-179.
- ENDLER, J. A. 1977. *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton University Press, Princeton.
- FEININGER, T. 1987. Allochthonous terranes in the Andes of Ecuador and northwestern Peru. *Canadian Journal of Earth Sciences* 24: 266-278.
- FIELDSA, J. 1992. Un análisis biogeográfico de la avifauna de los bosques de queñoa (*Polylepis*) de los Andes y su relevancia para establecer prioridades de conservación. In Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú*. *Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (Lima) 21:207-221.
- FOSTER, R. B. 1987. *Plantas del Parque Manu: 1987 checklist*. Unpublished report.
- FOSTER, R. B. 1990. The floristic composition of the Río Manu floodplain forest, pp. 99-111. In Gentry, A. H. (Ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- GARNER, H. F. 1959. Stratigraphic-sedimentary significance of contemporary climate and relief in four regions of the Andes mountains. *Bulletin of the Geological Society of America* 70: 1327-1368.
- GENTRY, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- GENTRY, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- GENTRY, A. H. 1992. Diversity and floristic composition of Andean forests of Peru and adjacent countries: implications for their conservation. In Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú*. *Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (Lima) 21:11-29.
- GRAHAM, G. L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64: 559-571.
- HANSEN, B. C. S., H. E. WRIGHT & J. P. BRADBURY. 1984. Pollen studies in the Junín area, central Peruvian Andes. *Bulletin of the Geological Society of America* 95: 1454-1465.
- HILLIS, D. M. 1985. Evolutionary genetics of the Andean lizard genus *Pholidobolus* (Sauria: Gymnophthalmidae): phylogeny, biogeography, and a comparison of tree construction techniques. *American Zoologist* 34: 109-126.

- INADE-APODESA. 1991. *Sistema de Información Geográfica de la Selva Alta del Perú: resultados primer etapa.* Instituto Nacional de Desarrollo, Proyecto: Apoyo a la Política de Desarrollo Selva Alta. Lima.
- ISBELL, W. H. 1968. New discoveries in the montaña of southeastern Peru. *Archaeology* 21: 108-114.
- JORDAN, T. E., B. L. ISACKS, R. W. ALLMENDINGER, J. A. BREWER, V. A. RAMOS, & C. J. ANDO. 1983. Andean tectonics related to geometry of subducted Nazca plate. *Bulletin of the Geological Society of America* 94: 341-361.
- KNAPP, S. 1989. A revision of the *Solanum nitidum* group (section *Holophylla* pro parte): Solanaceae. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Botany)* 19: 63-112.
- LAMAS, G. 1982. A preliminary zoogeographical division of Peru, based on butterfly distributions (Lepidoptera, Papilionoidea), pp. 336-357. In: Prance, G. T. (Ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- LENNON, T. J., W. B. CHURCH & M. CORNEJO G. 1989. Investigaciones arqueológicas en el Parque Nacional Río Abiseo, San Martín. *Boletín de Lima* 62: 43-56.
- LEON, B. & N. VALENCIA. 1988. Pteridophytes of Zarate, a forest on the western side of the Peruvian Andes. *Fern Gazette* 13: 217-224.
- LEON, B., K. R. YOUNG, & L. BRAKO. 1992. Análisis de la composición florística del bosque montano oriental del Perú. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (Lima) 21:141-154.
- LOISELLE, B. A. & J. G. BLAKE, 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevation gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- LUTEYN, J. L. 1989. *Speciation and diversity of Ericaceae in neotropical montane vegetation*, pp. 297-310. In Holm-Nielsen, L. B., I. C. Nielsen, & H. Balslev (Eds.), *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, London.
- MACGREGOR, F. E. 1990. *Cocaina: problema y soluciones andinos*. Asociación Peruana de Estudios e Investigaciones para la Paz, Lima.
- MALETTA, H. & A. BARDALES. No date. *Perú: las provincias en cifras 1876-1981. Volumen I. Población y migraciones*. Ediciones AMIDEP, Universidad del Pacífico, Lima.
- MALETTA, H. & K. MAKHLOUF. No date. *Perú: las provincias en cifras 1876-1981. Volumen III. Estructura agraria*. Ediciones AMIDEP, Universidad del Pacífico, Lima, Peru.
- MARKGRAF, V. 1989. Palaeoclimates in Central and South America since 18,000 BP based on pollen and lake-level records. *Quaternary Science Reviews* 8: 1-24.
- MARSHALL, L. 1988. Land mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76: 380-388.
- MOLAU, U. 1988. Scrophulariaceae—Part I. Calceolarieae. *Flora Neotropica Monograph* 47.
- MORALES, E. 1989. *Cocaine: White Gold Rush in Peru*. University of Arizona Press, Tucson.
- NELSON, G & N. PLATNICK. 1980a. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York.
- NELSON, G & N. I. PLATNICK. 1980b. A vicariance approach to historical biogeography. *Bioscience* 30: 339-343.
- NOBRE, C. A., P. J. SELLERS & J. SJUKLA. 1991. Amazonian deforestation and regional climate change. *Journal of Climate* 4: 957-988.
- ONERN. 1976. *Mapa Ecológico del Perú y Guía Explicativa*. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales, Lima.

- PATTON, J. L., P. MYERS & M. F. SMITH. 1990. Vicariant versus gradient models of diversification: the small mammal fauna of eastern Andean slopes of Peru, pp. 355-371. In: Peters, G. & R. Hutterer (Eds.), *Vertebrates in the Tropics: Proceedings of the International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the tropics, Bonn, June 5-8, 1989*. Alexander Koenig Zoological Research Institute and Zoological Museum, Bonn.
- PATTON, J. L. & M. F. SMITH. 1992. mt-DNA phylogeny of Andean mice: a test of diversification across ecological gradients. *Evolution* 46: 174-183.
- PEÑAHERRERA, C. 1989. *Atlas del Perú*. Instituto Geográfico Nacional, Lima.
- PEYTON, B. 1980. Ecology, distribution, and food habits of spectacled bears, *Tremarctos ornatus*, in Peru. *Journal of Mammalogy* 61: 639-652.
- PEYTON, B. 1986a. A method for determining habitat components of the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*). *Vida Silvestre Neotropical* 1: 68-78.
- PEYTON, B. 1986b. *Uso de hábitat por el oso frontino en el Santuario Histórico de Machu Picchu y zonas adyacentes en el Perú*, pp. 23-31. In: Aguilar, P. G. (Ed.), *Symposio Conservación y Manejo Fauna Silvestre Neotropical*. APECOP, Lima.
- PLOWMAN, T. 1984. The ethnobotany of coca (*Erythroxylon* spp., Erythroxylaceae). *Advances in Economic Botany* 1: 62-111.
- RAMOS, V. A. 1989. The birth of southern South America. *American Scientist* 77: 444-450.
- REMSEN, Jr., J. V. 1984. High incidence of "leapfrog" pattern of geographic variation in Andean birds: implications for the speciation process. *Science* 224: 171-173.
- SCANLON, B. E., L. R. MAXSON & W. E. DUELLMAN. 1980. Albumin evolution in marsupial frogs (Hylidae: *Gastrotheca*). *Evolution* 34: 222-229.
- SCOTT, G. 1978. Grassland development in the Gran Pajonal of eastern Peru. *Hawaii Monographs in Geography* 1: 1-187.
- SCOTT, J. M., B. CSUTI, J. D. JOCOBI & J. E. ESTES. 1987. Species richness: a geographical approach to protecting future biological diversity. *Bioscience* 37: 782-788.
- SENAMHI. No date. *Atlas Climático del Perú*. Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología, Lima. Unpublished.
- SIMPSON, B. B. 1983. An historical phytogeography of the high Andean flora. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 109-122.
- STILES, F. G. 1983. *Cambios altitudinales y estacionales en la avifauna de la vertiente Atlántica de Costa Rica*, pp. 95-103. In: Stiles, F. G. & P. G. Aguilar F. (Eds.), *Primer Simposio de Ornitología Neotropical*. APECOP, Lima.
- TAYLOR, D. W. 1991. Paleobiogeographic relationships of Andean angiosperms of Cretaceous to Pliocene age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 88: 69-84.
- TERBORGH, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- TERBORGH, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.
- TERBORGH, J. & J. S. WESKE. 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56: 562-576.
- TOSI, J., Jr. 1960. *Zonas de Vida Natural en el Perú*. Organización de Estados Americanos, Lima.
- TRAYLOR, Jr., M. A. 1988. Geographic variation and evolution in South American *Cistothorus platensis* (Aves: Troglodytidae). *Fieldiana (Zoology) (N.S.)* 48.

- TUPAYACHI, A. & W. GALIANO. [1989]. Flora del Santuario Histórico de Machupicchu: Huiñay-Huayna. *Biota* 14: 33-41.
- VUILLEUMIER, F. 1977. Barrières ecogéographiques permettant la spéciation des oiseaux des hautes Andes, pp. 29-51. In: Descimon, J. (Ed.), Biogéographie et Evolution en Amérique Tropicale. Publication du Laboratoire de Zoologie, Ecole normale supérieure (Paris) 9.
- VUILLEUMIER, F. & D. SIMBERLOFF. 1980. Ecology versus history as determinants of patchy and insular distributions in high Andean birds. *Evolutionary Biology* 12: 235-379.
- WEBERBAUER, A. 1945. *El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos*. Ministerio de Agricultura, Lima.
- WRIGHT, Jr., H. E., G. O. SELTZER & B. C. S. HANSEN. 1989. Glacial and climatic history of the central Peruvian Andes. *National Geographic Research* 5: 439-445.
- YOUNG, K. R. 1990. *Biogeography and ecology of a timberline forest in north-central Peru*. Ph.D. dissertation, University of Colorado, Boulder.
- YOUNG, K. R. 1991a. Floristic diversity on the eastern slopes of the Peruvian Andes. *Candollea* 46: 125-143.
- YOUNG, K. R. 1991b. Natural history of an understory bamboo (*Chusquea* sp.) in a tropical timberline forest. *Biotropica* 23: 542-554.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1990. Catálogo de las plantas de la zona alta del Parque Nacional Río Abiseo, Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (B) 34:1-37.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1991. Diversity, ecology, and distribution of high-elevation pteridophytes within Rio Abiseo National Park, north-central Peru. *Fern Gazette* 16: 2-5 - 39.

## **ANALISIS DE LA COMPOSICION FLORISTICA DEL BOSQUE MONTANO ORIENTAL DEL PERU**

**por**

**BLANCA LEON**

*Museo de Historia Natural,  
Universidad Nacional Mayor de San Marcos,  
Apartado 14-0434, Lima-14, Perú*

**KENNETH R. YOUNG**

*Department of Geography, University of Colorado,  
Boulder, Colorado 80309, U.S.A.*

**y**

**LOIS BRAKO**

*Missouri Botanical Garden,  
P. O. Box 299, St. Louis, MO 63166, U.S.A.*

### **RESUMEN**

La flora vascular del bosque montano oriental del Perú, entre los 1500 y 3500 m de altitud, alberga 163 familias, 688 géneros y más de 3000 especies. Se presenta un análisis de esta flora a nivel principalmente supraspecífico, referidos a distribución geográfica, a grupos taxonómicos y a formas de vida. La flora del área de estudio está compuesta mayormente por dicotiledóneas, con la presencia marcada de familias herbáceas; esta flora está dominada por familias de amplia distribución; y la mayor diversidad ocurre en el rango de 1500 a 2500 m. El análisis de la flora empleando sólo una categoría taxonómica revela la importancia de este tipo de análisis, pero al mismo tiempo la necesidad de datos de las demás categorías para poder realizar generalizaciones mejor fundamentadas. Las similitudes existentes entre el bosque montano estudiado y otros bosques húmedos neotropicales deben servir para entender el vínculo que existe entre ellos.

### **ABSTRACT**

The vascular flora of the eastern montane forest in Peru, between 1500 and 3500 m elevation, consists of 163 families, 688 genera, and more than 3000 plant species. An analysis of this flora recognized patterns mainly at superspecific levels, having to do with geographic distribution, taxonomic groups and lifeforms. The study area's flora is mostly composed of dicots, with an important presence of herbaceous families; the flora is dominated by widely distributed families; and most diversity occurs between 1500-2500 m. Analyses of this flora using one taxonomic category reveal the importance of this type of study, but also reveal the need for data about other categories in order to make better supported generalizations. The similarities that exist between the montane forest studied here and other neotropical forests should help to understand the ties among them.

## INTRODUCCION

Los estudios sobre las características saltantes de la flora del bosque montano oriental del Perú en cuanto a composición, riqueza de taxa y/o variaciones en su distribución son escasos, como sucede en toda zona tropical. Sin embargo, gracias al interés durante los últimos 50 años por documentar esta flora en el Perú a través de colecciones botánicas y publicaciones dispersas, la información disponible tiene, hoy en día, un nivel que permite realizar el tipo de análisis del presente artículo.

Una perspectiva general del bosque montano oriental en el Perú se obtiene de los trabajos de Weberbauer (1945) y de Goodspeed & Stork (1955), donde se mencionan algunos componentes resaltantes de la flora y los rasgos de la vegetación. Aspectos florísticos del bosque montano a nivel local, especialmente aquellos referentes a su composición o aspectos de la

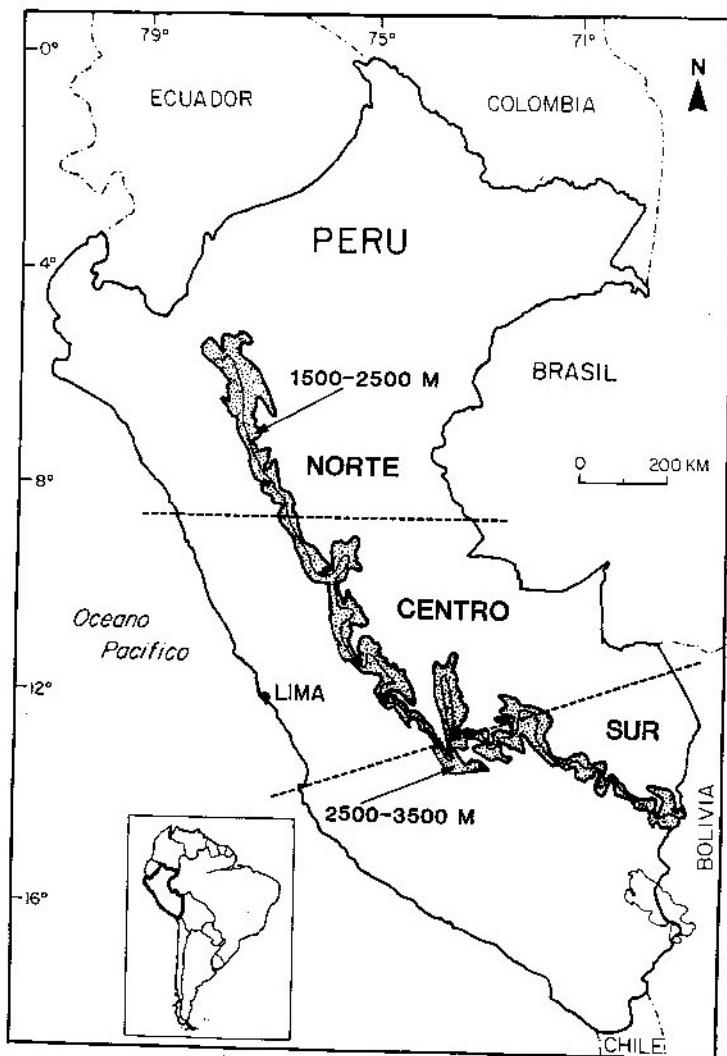


Fig. 1. Localización del área de estudio (área sombreada). Las líneas partidas limitan las subregiones latitudinales. La línea continua en el centro del área sombreada señala el límite altitudinal de 2500 m para las zonas altitudinales.

vegetación, han sido brevemente descritos por varios autores, entre ellos Vargas (1957) para Apurímac; Ferreyra (1960) para el valle del Huallaga, San Martín; Terborgh (1971) para el valle del Apurímac; Peyton (1986) y Tupayachi & Galiano (1989) para Machu Picchu, Cusco; y en mayor detalle por Young & León (1988, 1990) para el Parque Nacional Río Abiseo, San Martín.

La alta diversidad de especies del bosque montano en general ha sido mencionada en varias publicaciones (e.g., Prance & Campbell, 1988; Gentry, 1992) y recientemente documentada para el bosque montano oriental en el Perú por Young (1991). Falta sin embargo, actualizar y señalar los rasgos generales de la composición florística de la región en su conjunto, examinados en relación a diferentes categorías taxonómicas, sumadas a variables biológicas y geográficas, con los propósitos de conocer cuales son las tendencias y patrones, especialmente a nivel supraespecífico. Con estos fines, el presente artículo examina la flora entre los 1500 y 3500 m de altitud y discute en forma breve y comparativa con otras áreas geográficas.

## METODOS

El área de estudio es la misma que la descrita por Young (1991, 1992). En ella se reconocen tres subregiones latitudinales: norte, centro y sur (Fig. 1). La del norte comprende los departamentos de Amazonas y San Martín, la del centro los de Huánuco, Pasco, Junín y Ayacucho y la del sur los de Cusco, Madre de Dios y Puno. Además se consideran dos zonas altitudinales: de 1500 a 2500 m y de 2500 a 3500 m.

El análisis florístico está basado en la información obtenida de la literatura, especialmente trabajos monográficos de familias y géneros importantes en la región (e.g., Molau, 1988; Berry, 1982; Todzia, 1988; Pennington, 1990); de las colecciones realizadas por los autores en varias localidades del área de estudio y de otras similares depositadas en varios herbarios (F, MO, NY, US, USM).

El sistema taxonómico adoptado para las familias y géneros de los pteridófitos es el de Tryon & Tryon (1982), con algunas modificaciones en base a Tryon & Stolze (1989a, 1989b, 1990). Para las plantas con flores, se reconocen las familias y géneros citados por Mabberley (1987), con excepción de las familias Amaryllidaceae y Musaceae que se tratan en sentido taxonómico amplio, Alzateaceae que se reconoce en lugar de Crypteroniaceae, Celastraceae que se trata en sentido taxonómico restringido, Moraceae que incluye a Cecropiaceae, y Loranthaceae que incluye a Eremolepidaceae y Viscaceae. Además, se emplean los nombres Apiaceae, Arecaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Clusiaceae, Lamiaceae y Poaceae en vez de Umbelliferae, Palmae, Compositae, Cruciferae, Guttiferae, Labiateae y Gramineae, respectivamente.

Las formas de vida atribuidas a las familias están basadas en la información a nivel de los géneros que ocurren en el bosque montano, proveniente de las etiquetas de herbario y/o de las observaciones realizadas por los autores. En base a cinco formas de vida (hierbas, epífitos, lianas, arbustos y árboles), se reconocieron once categorías. Diez de ellas definen a las familias caracterizadas por una forma de vida o dos afines, como por ejemplo hierba/arbusto. Bajo la categoría denominada "otras" se incluye a las familias con combinaciones de formas biológicas muy opuestas como hierba/árbol o con más de dos tipos de formas de vida.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### COMPOSICION FLORISTICA

La flora vascular del bosque montano oriental del Perú está integrada por 163 familias, 688 géneros y más de 3000 especies (Apéndice), de acuerdo con la información actual disponible. La riqueza de la flora es notable si se compara con lo reducido del área que ocupa, como fue señalado por Young (1991). A nivel específico, esta flora representa aproximadamente el 15% del total de la flora del Perú.

Las características saltantes de la composición florística a nivel de familia son 1) la presencia dominante de dicotiledóneas (117 familias), 2) la contribución casi similar de monocotiledóneas (22 familias) y pteridófitos (23 familias) y 3) la ocurrencia de sólo una familia de gimnospermas (Apéndice).

Otra de las características del bosque montano oriental es el predominio de las familias representadas por diez o menos géneros, las que constituyen cerca del 94% del total (Tabla 1 y Apéndice). Estas familias menos diversas a nivel genérico corresponden principalmente a las dicotiledóneas, seguidas por las monocotiledóneas, pteridófitos y gimnospermas. Las dicotiledóneas con esta característica están representadas por 109 familias, entre ellas se encuentran las más comunes del área de estudio, como por ejemplo Araliaceae, Aquifoliaceae, Chloranthaceae, Cunoniaceae, Meliaceae, Myrsinaceae, Piperaceae y Symplocaceae para la zona sobre los 2500 m, como señala Young (1990) y las Annonaceae, Clusiaceae, Flacourtiaceae, Lauraceae, Moraceae y Sapindaceae para la zona por debajo de los 2500 m, como encuentra Gentry (1992). En el caso de las monocotiledóneas, la mayoría de las familias (20) están representadas por menos de diez géneros, entre ellas tenemos a las Araceae, Arecaceae, Bromeliaceae y Cyclanthaceae, que constituyen elementos conspicuos de la flora del bosque montano oriental. Por otra parte, los pteridófitos presentan como las monocotiledóneas la mayoría de las familias con menos de diez géneros; entre ellas tenemos a las Aspleniaceae, Polypodiaceae y Thelypteridaceae.

Entre las familias menos diversas a nivel genérico y que están representadas por sólo un género se encuentran paradójicamente algunas de las más diversas a nivel de especie. Entre ellas tenemos a las Aspleniaceae (*Asplenium*); Cunoniaceae (*Weinmannia*), Oxalidaceae (*Oxalis*), Passifloraceae (*Passiflora*) y Thelypteridaceae (*Thelypteris*).

**Tabla 1.** Número de familias según su diversidad de géneros.

Número de géneros	Número de familias				Total
	Dico.	Monoc.	Pterid.	Gimn.	
1-5	94	16	18	1	129
6-10	16	4	3	0	23
>10	7	2	2	0	11

Las familias con más de diez géneros son la minoría (Tabla 1 y Apéndice). Estas mismas familias mantienen por lo general una alta diversidad a nivel de especie. Las familias más diversas con sus números aproximados de géneros y especies son: las Orchidaceae (64/700), Asteraceae (41/85), Poaceae (30/57), Rubiaceae (29/90), Dryopteridaceae (18/116), Fabaceae (18/51), Ericaceae (15/61), Solanaceae (14/51), Melastomataceae (14/92), Loranthaceae (12/28) y Pteridaceae (12/59).

A nivel genérico las características son casi similares que a nivel familiar, así las dicotiledóneas se mantienen como el grupo taxonómico más grande estando representadas por 446 géneros, que constituyen el 65% del total (Apéndice). El 35% restante está conformado principalmente por géneros de monocotiledóneas (159), de pteridófitos (81) y gimnospermas (3).

Los datos a nivel de especie son aún preliminares, dado el estado de conocimiento de la flora, sin embargo pueden delinearse algunas tendencias generales: las dicotiledóneas constituyen el grupo más diverso con más de 1400 especies. Un carácter de la flora examinada a este nivel es que la mayoría de las especies (ca. 1600) provienen de los grupos menos diversos a nivel de género y familia (Apéndice), cuales son las monocotiledóneas y los pteridófitos. Las especies de monocotiledóneas y de pteridófitos juntas constituyen más del 50% de la flora del bosque montano oriental. Entre las familias más diversas de monocotiledóneas se encuentran las Orchidaceae, Poaceae y Bromeliaceae; para el caso de los pteridófitos se tiene a las Dryopteridaceae, Polypodiaceae y Thelypteridaceae.

## FORMAS DE VIDA

La fisionomía del bosque montano oriental en el Perú se ha discutido mayormente en función de sus elementos leñosos (Gentry, 1992; Young, 1990, 1992). En este artículo se hace un bosquejo general de las características fisionómicas de todas las plantas vasculares de este tipo de bosque, con énfasis en el nivel supragénérico.

**Tabla 2.** Número de familias en el bosque montano oriental de acuerdo a sus formas de vida y a su distribución altitudinal (m).

Formas de vida	1500-2500	2500-3500	1500-3500
Epífitos	2	1	2
Epífitos y hierbas	9	9	9
Hierbas	35	33	39
Hierbas/lianas	11	11	11
Hierbas/arbustos	8	7	8
Lianas	12	7	13
Lianas/arbustos	4	3	4
Arbustos	4	4	5
Arbustos/árboles	17	14	17
Arboles	30	22	30
Otras	23	22	25

De las 163 familias botánicas reconocidas en el bosque montano oriental, la mayoría de ellas están ubicadas en cinco categorías (Tablas 2 y Apéndice). Las hierbas incluyen el 24% de las familias, los árboles el 19%, los árboles/arbustos el 10%, las lianas el 8% y las hierbas/lianás el 7%.

Las hierbas representan la forma de vida predominante en el bosque montano oriental (Tabla 2), carácter similar a otros tipos de bosques tropicales (Foster, 1990; Gentry, 1990; Hammel, 1990). A lo largo de todo el rango altitudinal ocurren 39 familias de hierbas (Tabla 2); la mayoría de ellas son monocotiledóneas y pteridófitos. Estos dos grupos taxonómicos también dominan en bosques neotropicales bajos (Foster, 1990; Hammel, 1990). Entre las familias más representativas de esta categoría por su diversidad genérica y/o específica se encuentran las Poaceae, Cyperaceae, Commelinaceae y Zingiberaceae para las monocotiledóneas y las Aspleniaceae, Dennstaedtiaceae, Pteridaceae y Thelypteridaceae para los pteridófitos. Entre las familias de dicotiledóneas se encuentran por ejemplo Begoniaceae, Haloragidaceae y Apiaceae. Las diferencias latitudinales que ocurren en la composición de las hierbas son mínimas (Tabla 3); sólo siete familias están restringidas a una o dos subregiones latitudinales, entre ellas las Droseraceae, Primulaceae y Typhaceae.

Los árboles constituyen la forma de vida más notoria y la que mayor atención genera en los estudios sobre el área (e.g., Young, 1990; Gentry, 1992). En el área de estudio ocurren 30 familias de árboles, de las cuales sólo una es gimnosperma y las demás son dicotiledóneas (Tablas 2, 3 y Apéndice). Entre las familias importantes por su diversidad genérica o de especies se encuentran Cunoniaceae, Meliaceae, Moraceae, Lauraceae, Myrsinaceae y

**Tabla 3.** Porcentaje de las familias de acuerdo a su forma de vida en relación a su distribución latitudinal y altitudinal en el bosque montano oriental.

FORMAS DE VIDA	NORTE			CENTRO			SUR		
	1500	2500	1500	1500	2500	1500	1500	2500	1500
	2500	3500	3500	2500	3500	3500	2500	3500	3500
	m	m	m	m	m	m	m	m	m
Epífitos	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Epífitos/hierbas	6	7	6	7	7	6	6	8	6
Hierbas	23	20	24	21	25	23	21	21	23
Hierbas/lianás	9	9	7	7	7	7	6	8	7
Hierbas/arbustos	5	4	5	6	6	5	6	6	6
Lianas	8	4	8	9	5	8	7	7	7
Lianas/arbustos	1	2	3	3	2	3	2	2	2
Arbustos	1	2	3	2	3	3	2	2	2
Arbustos/árboles	8	11	10	11	10	10	11	10	11
Árboles	20	18	18	19	17	18	17	15	17
Otras	17	20	16	18	18	16	20	21	18

Sapotaceae. Entre las dos zonas altitudinales se presenta algunas diferencias en el número de familias con esta forma de vida (Tabla 2), debido a que algunas familias están restringidas a una de las zonas altitudinales. Para esta forma de vida, ocho son las familias que no ocurren en la zona alta y que por tanto están restringidas a la zona por debajo de los 2500 m; ellas son Alzateaceae, Bombacaceae, Cornaceae, Cyrillaceae, Magnoliaceae, Olacaceae, Rutaceae y Sapotaceae.

La categoría árboles/arbustos constituye la tercera más numerosa (Tabla 2 y Apéndice). En esta categoría se incluye a las Arecaceae, la única familia de monocotiledóneas. Las familias más diversas son Annonaceae, Flacourtiaceae, Melastomataceae y Myrtaceae.

Otro elemento importante en la estructura del bosque lo constituye las lianas, que aquí incluye a toda planta trepadora. En el bosque montano oriental las lianas son relativamente diversas, con 13 familias, dos de ellas monocotiledóneas (Dioscoreaceae y Smilacaceae) y las demás dicotiledóneas (Tabla 2 y Apéndice). Entre las familias de lianas que destacan por su diversidad se encuentran las Cucurbitaceae y Convolvulaceae. La distribución latitudinal de esta categoría presenta marcadas diferencias en el número de familias que ocurre en cada zona altitudinal (Tabla 2). Estas diferencias pueden interpretarse por la distribución restringida de seis familias a la zona de 1500-2500 m, cuales son Aristolochiaceae, Convolvulaceae, Dichapetalaceae, Hippocrateaceae, Menispermaceae y Rhamnaceae.

La categoría hierbas/lianas incluye sólo una pteridófita (Gleicheniaceae) y mayormente familias de plantas con flores, entre las importantes están Amaryllidaceae, Ranunculaceae y Valerianaceae.

Un grupo especial está constituido por la categoría "otras" con 25 familias (Tabla 2). En esta categoría se encuentran las familias Asteraceae y Fabaceae, que incluyen géneros y/o especies que concuerdan con cuatro de las formas de vida básicas empleadas en este análisis. También en esta categoría se encuentran familias que destacan por su diversidad genérica o de especies, entre ellas Clusiaceae, Ericaceae, Loranthaceae, Onagraceae, Piperaceae, Rubiaceae y Solanaceae.

Otras categorías de formas de vida (Tabla 2) están integradas por un número reducido de familias, entre esas categorías se encuentran los epífitos. Esta forma de vida cuando se le analiza al nivel de familia pierde importancia debido a que muchas de las familias que incluyen géneros y especies epífitos, presentan también representantes en el bosque montano que concuerdan con otras categorías.

La comparación de la composición por formas de vida entre cada subregión latitudinal no muestra variaciones significativas (Tabla 3). En forma similar, cada zona altitudinal comparada dentro de cada subregión latitudinal presenta variaciones mínimas de las formas de vida, las que han sido señaladas en párrafos anteriores (Tabla 3). Esta variación reducida podría probablemente ser diferente si se examinara comparativamente entre datos locales, como ocurre para los bosques bajos, por ejemplo cuando se coteja información de Costa Rica (Hammel, 1990) con Panamá (Foster & Hubbell, 1990) o con Perú (Foster, 1990), debido probablemente a la influencia de factores ecológicos que actúan en una escala espacial más fina.

## PATRONES DE DISTRIBUCION

Las diferencias en fisionomía y diversidad del bosque montano en relación a factores altitudinales han sido discutidas a nivel de especie en general por Gentry (1988), por Balslev (1988) para Ecuador y en particular para el bosque montano oriental del Perú por Young (1991). Estos estudios demuestran la disminución de la diversidad por encima de los 2000 o

2500 m de altitud. A nivel de familia, esta tendencia persiste y aquí se discute con mayor detalle.

En el bosque montano oriental las dos zonas altitudinales (1500-2500 y 2500-3500 m) difieren en su composición florística (Tabla 4). Estas diferencias se explican por la distribución del 17% de las familias botánicas en una sola zona altitudinal. Las familias que no han sido registradas por encima de la zona 1500 y 2500 m son de las dicotiledóneas Alzateaceae, Apocynaceae, Annonaceae, Aristolochiaceae, Bombacaceae, Convolvulaceae, Cornaceae, Cactaceae, Cyrillaceae, Dichapetalaceae, Erythroxylaceae, Hippocrateaceae, Lacistemaeeae, Magnoliaceae, Malpighiaceae, Menispermaceae, Olacaceae, Rhamnaceae, Rutaceae, Santalaceae, Sapotaceae, Sterculiaceae y Winteraceae; de las monocotiledóneas las Mayacaceae, Musaceae, Typhaceae y Zingiberaceae; y de los pteridófitos Marattiaceae y Osmundaceae. En cambio, aquellas familias que ocupan sólo la zona altitudinal de 2500-3500 m son Berberidaceae, Droseraceae, Geraniaceae y Primulaceae de las dicotiledóneas; y Loxomataceae de los pteridófitos.

**Tabla 4.** Distribución altitudinal y latitudinal de las familias botánicas por grupos taxonómicos en el bosque montano oriental.

Subregión latitudinal y zonas altitudinales	NUMERO DE FAMILIAS				
	Pteridó- fitos	Gimnos- permas	Monoco- tiledóneas	Dicoti- ledóneas	Todos los grupos
<b>NORTE</b>					
1500-2500 m	21	1	22	104	148
2500-3500 m	18	1	13	87	119
1500-3500 m	22	1	22	112	157
<b>CENTRO</b>					
1500-2500 m	22	1	17	96	136
2500-3500 m	18	1	15	80	114
1500-3500 m	23	1	19	111	154
<b>SUR</b>					
1500-2500 m	21	1	16	87	125
2500-3500 m	19	1	12	74	106
1500-3500 m	23	1	18	100	142
<b>TODO EL PAÍS</b>					
1500-2500 m	22	1	22	113	158
2500-3500 m	21	1	18	95	135
1500-3500 m	23	1	22	117	163

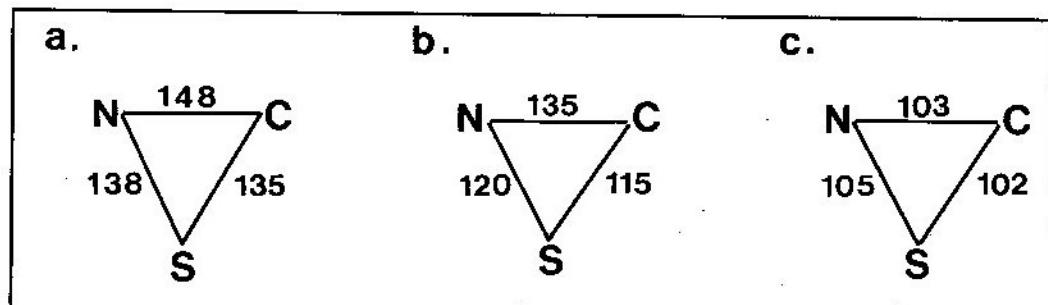


Fig. 2. Número de familias compartidas entre las subregiones latitudinales en relación a la altitud: a.) para toda el área (1500-3500 m); b.) para la zona entre 1500 y 2500; c.) para la zona entre 2500 y 3500 m.

En cuanto a la distribución latitudinal se encuentra que la diversidad disminuye de norte a sur y en forma paralela en ambas zonas altitudinales. Este fenómeno podría deberse a las condiciones climáticas más estacionales que se presentan hacia las partes meridionales del área de estudio.

Las familias que ocurren en las tres regiones latitudinales constituyen el 82% del total. En estas familias se encuentran 94 dicotiledóneas, una gimnosperma, 16 monocotiledóneas y 22 pteridófitos. Ninguna familia es única al área; la ausencia de familias endémicas es notable para una zona conocida por sus endemismos a nivel principalmente de especie (Prance & Campbell, 1988; Gentry, 1992).

Las familias con distribución latitudinal restringida suman 29, en ellas pueden reconocerse dos grupos: las que ocurren en sólo una subregión y las que ocurren en dos. El primer grupo está conformado por siete familias, de ellas cinco se presentan solamente en el norte y tres en el centro. En el norte las familias son Cornaceae, Cyrillaceae, Primulaceae, y Typhaceae; de todas ellas la familia Primulaceae está restringida a la zona altitudinal de 2500-3500 m, mientras que las demás ocurren en la zona de 1500-2500 m. En el centro las familias son Droseraceae, Lacistemaeeae y Santalaceae, de las cuales y en forma similar a la región norte, sólo una de ellas, Droseraceae, ocurre en la zona altitudinal de 2500 y 3500 m y el resto en la zona de 1500-2500 m.

El segundo grupo que ocurre en dos subregiones está integrado por 22 familias. Las que ocurren en el norte y centro son 14 (Alzateaceae, Burmanniaceae, Cactaceae, Cyclanthaceae, Dichapetalaceae, Geraniaceae, Hippocrateaceae, Juglandaceae, Liliaceae, Magnoliaceae, Polemoniaceae, Rhamnaceae, Rutaceae, Simaroubaceae, Staphyleaceae y Tovariaceae). Mientras las familias que ocurren en el centro y sur son tres (Bombacaceae, Erythroxylaceae y Loxomataceae). Por último, las que ocurren sólo en el norte y sur son cinco (Caricaceae, Columelliaceae, Eriocaulaceae, Mayacaceae y Olacaceae).

Estos patrones de distribución restringida pueden explicarse por la intervención de factores biológicos, edáficos, contemporáneos e históricos; por ejemplo, en el caso de las Droseraceae que ocupa un hábitat especializado o de las Cornaceae y Primulaceae cuyas distribuciones en América del Sur se extiende hasta el norte del Perú. Para los casos de Typhaceae y Santalaceae debe considerarse la ausencia de colecciones más detalladas en las diversas zonas del área de estudio.

Examinando el número de familias compartidas en base a las zonas altitudinales y las subregiones latitudinales (Fig. 2) un detalle notorio es la presencia de un número mayor de familias compartidas entre las subregiones norte y centro que entre centro y sur. Esta tenden-

cia en toda el área se cumple también en la zona de 1500-2500 m. Sin embargo, en la zona de 2500-3500 el número de familias compartidas entre cada subregión son muy similares, que se explica por la disminución hacia el sur de la diversidad a nivel de esta categoría taxonómica.

## COMPARACIONES CON OTRAS REGIONES GEOGRAFICAS

En el Perú, las dos vertientes andinas se diferencian en clima, impacto humano, historia y cobertura vegetal. Los bosques de la vertiente occidental son muy distintos en área de cobertura, composición y características de la flora (Cano & Valencia, 1992; Valencia, 1992); aunque los bosques del extremo norte del Perú (discutidos por Gentry, 1992) parecen presentar similitudes con el bosque aquí tratado.

La diversidad del bosque montano oriental en el Perú puede parcialmente compararse con los resultados de Ulloa (1990) para todas las vertientes andinas en Ecuador sobre los 2400 m. Ella encontró un total de 73 familias con representantes leñosos, mientras que acá se registra cerca de 60 para el Perú, con una concordancia en las familias más diversas.

El análisis de la flora del bosque montano oriental al nivel de familia revela en forma similar a otros tipos de bosques tropicales que las hierbas y no las plantas leñosas son las predominantes (Gentry, 1990). En el bosque montano oriental del Perú las Orchidaceae, Asteraceae y Poaceae son las familias más importantes numéricamente, a diferencia por ejemplo de las Fabaceae, Moraceae y Rubiaceae como señala Foster (1990) para el bosque amazónico bajo en el Parque Nacional Manu o de las Fabaceae, Sapotaceae y Rubiaceae listadas por Prance (1990) para la Reserva Ducke en Brasil.

Así mismo, en forma similar a los datos observados por Hammel (1990) y Foster (1990) para bosques tropicales bajos, los pteridófitos y las monocotiledóneas contribuyen notoriamente en la diversidad de especies del bosque montano oriental en el Perú. Sin embargo, a nivel de las plantas leñosas, las familias de árboles son en general menos especiosas (Tabla 2 y Apéndice), carácter mencionado por Forero & Gentry (1988) para Colombia.

Las relaciones inversas entre altitud y diversidad están basadas en el Perú sobre observaciones realizadas en aves (Terborgh, 1977) y murciélagos (Graham, 1983). Para la flora del bosque montano similar observación ha sido registrada por Balslev (1988) para Ecuador y por Gentry (1992) para bosques por debajo de los 2500 m en varias partes de los Andes. En este estudio, se obtiene que a nivel de familia la mayor diversidad está presente en la zona de 1500 y 2500 m. Este carácter, sin embargo, no es constante para todos los grupos de organismos, como han señalado Churchill (1991) para los musgos en Colombia y Young & León (1991) para los pteridófitos en Perú.

## CONCLUSIONES

El bosque húmedo montano oriental en el Perú ubicado mayormente en pendientes, se le asocia con un clima de alta humedad atmosférica y constante precipitación, aunque estas generalizaciones no son homogéneas ni simples (Young, 1992). En forma similar, las características de la flora que alberga son heterogéneas y complejas.

El bosque montano oriental como aquí se define es en el Perú una de las zonas más diversas en sus componentes florísticos. Los resultados de este análisis a nivel supragenérico muestran que la flora del área está compuesta mayormente de dicotiledóneas, con la presencia remarcable

de familias herbáceas sobre otras formas de vida; que esta flora está dominada por familias de amplia distribución y que carece de endémicas; que la mayor diversidad ocurre en la zona de 1500 y 2500 m; y que se presentan diferencias en composición, estructura y diversidad entre cada una de las subregiones reconocidas.

La riqueza de especies entre grupos de plantas mayormente herbáceas como las monocotiledóneas y los pteridófitos resalta la necesidad de considerarlas en todo tipo de estudios relacionados a la flora y/o vegetación del área que se discute en el presente trabajo.

El análisis de la flora empleando, como en este estudio, una categoría taxonómica supraespecífica revela que es importante realizarlo, pues brinda nuevas características para definir la flora de la zona estudiada, pero al mismo tiempo los resultados muestran que se requiere datos de las demás categorías para poder realizar generalizaciones mejor fundamentadas.

El bosque montano estudiado y el bosque neotropical bajo comparten muchas similitudes florísticas, pero a su vez cada uno de ellos presenta particularidades. El vínculo que existe entre ellos debe ser empleado en los esfuerzos por proteger ambos ambientes, cuando se fundamentan a nivel de la flora y vegetación.

## AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro agradecimiento al Departamento de Botánica del Field Museum of Natural History de Chicago por su hospitalidad y facilidades para la consulta del herbario; así como al Missouri Botanical Garden, la Smithsonian Institution y al New York Botanical Garden. Por el apoyo económico para la realización de este trabajo agradecemos a la John D. & Catherine T. MacArthur Foundation.

## LITERATURA CITADA

- BALSLEV, H. 1988. Distribution patterns of Ecuadorean plant species. *Taxon* 37: 567-577.
- BERRY, P. E. 1982. The systematics and evolution of *Fuchsia* sect. *Fuchsia* (Onagraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 1-199.
- CANO E., A. & N. VALENCIA. 1992. Composición florística de los bosques nublados secos de la vertiente occidental de los Andes peruanos. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural U.N.M.S.M.* (Lima) 21:171-180.
- CHURCHILL, S. P. 1991. The floristic composition and elevational distribution of Colombian Mosses. *Bryologist* 94: 157-167.
- FERREYRA, R. 1960. Algunos aspectos fitogeográficos de Perú. *Revista Instituto de Geografía* 6: 41-88.
- FOSTER, R. B. 1990. *The floristic composition of the Rio Manu floodplain forest*, pp. 99-111. In: Gentry, A. H. (Ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- FOSTER, R. B. & S. P. HUBBELL. 1990. *The floristic composition of the Barro Colorado Island forest*, pp. 85-98. In: Gentry, A. H. (Ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- GENTRY, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34

- GENTRY, A. H. 1990. *Floristic similarities and differences between southern central American and upper and central Amazonia*, pp. 141-157. In: Gentry, A. H. (Ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- GENTRY, A. H. 1992. Diversity and floristic composition of Andean forests of Peru and adjacent countries: implications for their conservation. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural U.N.M.S.M.* (Lima) 21:11-29.
- GOODSPEED, T. H. & H. E. STORK. 1955. The University of California Botanical Garden expeditions to the Andes (1935-1952), with observations on the phytogeography of Peru. *University of California Publications, Botany* 28: 79-142.
- GRAHAM, G. L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64: 559-571.
- HAMMEL, B. 1990. *The distribution of diversity among families, genera, and habit types in the La Selva flora*, pp. 75-84. In: Gentry, A. H. (Ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- MABBERLEY, D. J. 1987. *The Plant-Book*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MOLAU, U. 1988. Scrophulariaceae-Part I. Calceolarieae. *Flora Neotropica Monographs* 35: 1-290.
- PENNINGTON, T. D. 1990. Sapotaceae. *Flora Neotropica Monographs* 52: 1-770.
- PEYTON, B. 1986. A method for determining habitat components of the spectacled bear, *Tremarctos ornatus*, in Peru. *Vida Silvestre Neotropical* 1: 68-78.
- PRANCE, G. T. 1990. *The floristic composition of the forests of central Amazonian Brazil*, pp. 112-140. In: Gentry, A. H. (Ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- PRANCE, G. T. & D. G. CAMPBELL. 1988. The present state of tropical floristics. *Taxon* 37: 519-548.
- TERBORGH, J. 1971. Distribution on environment gradients theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- TERBORGH, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.
- TODZIA, C. A. 1988. Chloranthaceae: *Hedyosmum*. *Flora Neotropica* 48: 1-139.
- TRYON, R. M. & A. F. TRYON. 1982. *Ferns and Allied Plants, with Special Reference to Tropical America*. Springer Verlag, New York.
- TRYON, R. M. & R. G. STOLZE. 1989a. Pteridophyta of Peru. Part I. 1. Ophioglossaceae-12. Cyatheaceae. *Fieldiana (Botany)* (N.S.) 20.
- TRYON, R. M. & R. G. STOLZE. 1989b. Pteridophyta of Peru. Part II. 13. Pteridaceae-15. Dennstaedtiaceae. *Fieldiana (Botany)* (N.S.) 22.
- TRYON, R. M. & R. G. STOLZE. 1990. Pteridophyta of Peru. Part IV. *Fieldiana (Botany)* (N.S.)
- TUPAYACHI HERRERA, A. & W. GALIANO. [1989]. Flora del Santuario Histórico de Machupicchu: Huiñay-Huayna. *Biota* 14: 33-41.
- ULLOA U., C. 1990. Trees and shrubs of the high Andes of Ecuador, p. 46. In: Laegard, S. & F. Borchsenius (Eds.), *Nordic Botanical Research in the Andes and Western Amazonia. Aarhus University Reports* 25.
- VALENCIA, N. 1992. Los bosques nublados secos de la vertiente occidental del Perú. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural U.N.M.S.M.* (Lima) 21:155-170.

- VARGAS C., C. 1957. Comunidades vegetales de Abancay y sus alrededores. *Revista Universitaria (Cusco)* 13: 9-35.
- WEBERBAUER, A. 1945. *El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos*. Ministerio de Agricultura, Lima.
- YOUNG, K. R. 1990. *Biogeography and Ecology of a Timberline Forest in North-Central Peru*. Ph.D. Tesis, Universidad de Colorado, Boulder.
- YOUNG, K. R. 1991. Floristic diversity on the eastern slopes of the Peruvian Andes. *Candollea* 46: 125-143.
- YOUNG, K. R. 1992. Biogeography of the montane forest zone of the eastern slopes of Peru. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural U.N.M.S.M.* (Lima) 21:119-140.
- YOUNG, K. R. 1993. Woody and scandent plants on the edges of an Andean timberline. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, en prensa.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1988. Vegetación de la zona alta del Parque Nacional Río Abiseo, San Martín. *Revista forestal del Perú* 15: 3-20.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1990. Catálogo de las plantas del Parque Nacional Río Abiseo. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (B)34: 1-37.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1991. Diversity, ecology and distribution of high-elevation pteridophytes within Rio Abiseo National Park, north-central Peru. *Fern Gazette* 14: 25-39.

## APÉNDICE

Lista de familias del bosque montano oriental del Perú, con números aproximados de géneros y especies, más las formas de vida predominantes (e = epífito, hemi-epífito; h = hierba; l = planta trepadora, liana; s = arbusto; t = árbol, palmera, helecho arbóreo).

Grupo taxonómico y familia	Número de géneros	Número de especies	Formas de vida	Grupo taxonómico y familia	Número de géneros	Número de especies	Formas de vida
PTERIDÓFITOS							
Aspleniacae	1	41	h	Convolvulaceae	4	8	j
Blechnaceae	1	14	h	Coriariaceae	1	1	s
Cyatheaceae	6	28	lt	Cornaceae	1	1	l
Davalliacae	1	3	eh	Cucurbitaceae	6	9	l
Dennstaedtiaceae	9	25	h	Cunoniaceae	1	25	t
Dicsoniaceae	2	3	lt	Cyniliacae	1	1	t
Dryopteridaceae	18	11	eh	Dichapetalaceae	1	2	l
Equisetaceae	1	3	h	Dioscoreaceae	1	1	h
Gleicheniaceae	2	15	hl	Elaeocarpaceae	1	1	st
Hymenophyllaceae	2	43	eh	Ericaceae	15	61	es
Lophosoriaceae	1	1	b	Erythroxylaceae	1	2	st
Loxolomataceae	1	1	h	Euphorbiaceae	9	22	het
Lycopodiaceae	3	35	eh	Fabaceae	18	51	het
Martelliacae	2	4	h	Flacourtiaceae	6	12	st
Ophioglossaceae	2	7	h	Gentianaceae	7	9	hs
Osmundaceae	1	2	h	Geraniaceae	1	2	h
Plagiopteridaceae	1	1	h	Gesneriaceae	9	12	ehs
Polyodiaceae	9	113	eh	Halonidiaceae	1	4	l
Penidiaceae	12	59	h	Hippocrateaceae	2	5	l
Schizaeaceae	2	9	h	Icacinaceae	2	4	t
Salvinialesceae	1	16	h	Juglandaceae	1	1	t
Thelepteridaceae	1	60	h	Lacistemataceae	2	3	st
Vitariaceae	2	9	e	Lamiaceae	3	16	hs
GIMNOSPERMAS				Lauraceae	8	40	l
Podocarpaceae	3	7	t	Lenibulariaceae	1	1	eh
MONOCOTILEDONEAS				Loasaceae	3	6	hl
Amaryllidaceae	3	31	hi	Loganiaceae	3	4	st
Anacae	5	26	eh	Loranthaceae	12	28	est
Arecaceae	7	18	si	Lyticeae	2	3	hs
Bromeliaceae	6	72	ch	Magnoliaceae	1	1	t
Burniatiaceae	5	1	h	Malpighiaceae	4	7	het
Catimaceae	1	2	h	Melastomaceae	4	7	hs
Comelinaceae	8	14	h	Marcgraviaceae	4	6	ls
Cyclanthaceae	3	4	hl	Melastomataceae	14	92	st
Cyperaceae	10	22	h	Meliaceae	4	13	t
Dioscoreaceae	1	10	l	Menispermaceae	2	3	l
Eriocaulaceae	2	6	h	Monimiaceae	2	10	t
Iridaceae	2	4	h	Moraceae	10	28	t
Liliaceae	2	3	h	Myricaceae	1	1	st
Mayacaceae	2	2	h	Mysinaceae	7	22	l
Musaceae	1	1	h	Myrtaceae	4	10	st
Orchidaceae	64	700	eh	Nyctaginaceae	2	3	hl
Poaceae	30	57	h	Oleaceae	2	3	t
Smilacaceae	1	1	l	Onagraceae	3	38	ehs
Typhaceae	1	1	h	Oxalidaceae	1	17	h
Xyridaceae	1	3	h	Papaveraceae	1	3	t
Zingiberaceae	3	6	h	Passifloraceae	1	14	l
DICOTILEDONEAS				Piperaceae	2	52	ehs
Acanthaceae	7	9	hl	Plantaginaceae	1	1	h
Actinidiaceae	1	9	l	Potamogetonaceae	2	2	ls
Araliaceae	1	1	t	Polygonaceae	2	15	hs
Amaranthaceae	2	4	hl	Polygonaceae	4	6	h
Anacardiaceae	3	9	t	Primulaceae	1	1	h
Arnoniacae	4	6	st	Proteaceae	3	6	st
Apiaceae	4	14	h	Ramnaceae	3	6	hi
Apocynaceae	3	6	ls	Rhamnaceae	2	2	t
Aquifoliaceae	1	13	st	Rosaceae	8	24	het
Araliaceae	2	21	elt	Rubiaceae	29	90	het
Aristolochiaceae	1	1	l	Rutaceae	3	4	t
Asclepiadaceae	2	3	l	Sabiaceae	1	5	t
Asteraceae	41	85	het	Santalaceae	1	1	s
Balanophoraceae	3	3	h	Sapindaceae	6	22	het
Regoniacae	1	11	h	Sapotaceae	5	5	t
Berberidaceae	1	5	s	Saxifragaceae	4	9	het
Betulaceae	1	1	t	Serpulariaceae	6	53	hi
Bigoniaceae	5	6	st	Simarubaceae	2	2	st
Bombacaceae	2	2	t	Solanaceae	14	51	het
Boraginaceae	6	10	het	Staphyleaceae	2	3	ts
Burseraceae	3	3	h	Sterculiaceae	2	4	hs
Buxaceae	1	9	t	Syrnaceae	1	4	t
Cactaceae	1	1	t	Symplocaceae	1	5	t
Campanulaceae	3	41	hl	Thymelaeae	3	10	st
Capparidaceae	3	10	hs	Thymelaeae	2	4	hs
Caprifoliaceae	2	8	ls	Tovariaceae	1	1	s
Caricaceae	1	1	s	Tropaeolaceae	1	5	l
Caryophyllaceae	3	6	hl	Ulmaceae	2	2	t
Celastraceae	2	7	st	Urticaceae	7	35	hs
Chloranthaceae	1	13	t	Valerianaceae	1	4	h
Clethraceae	1	4	t	Verbenaceae	6	14	het
Cistaceae	7	16	est	Violaceae	2	7	hs
Columelliaceae	1	1	st	Vitaceae	1	4	l
				Winteraceae	11	1	s

# LOS BOSQUES NUBLADOS SECOS DE LA VERTIENTE OCCIDENTAL DE LOS ANDES DEL PERÚ

por

**NIELS VALENCIA**

*Museo de Historia Natural,  
Universidad Nacional Mayor de San Marcos,  
Apartado 14-0434, Lima-14, Perú*

## RESUMEN

La Vertiente Occidental de los Andes se extiende a lo largo de casi todo el rango latitudinal del Perú y está delimitada por la divisoria de aguas y por el cambio marcado y abrupto de las condiciones climáticas típicas de la costa. La topografía de esta vertiente es muy accidentada y tiene un gran rango altitudinal, siendo su parte norte considerablemente más baja. Numerosos valles se presentan en esta vertiente, muchos de los cuales son muy profundos y parecen haber jugado un papel importante en la distribución de organismos. La precipitación y la temperatura en la vertiente siguen dos gradientes muy pronunciadas, altitudinal y latitudinal.

Los bosques nublados secos se presentan en un rango altitudinal entre 2500 y 3200 m, donde la presencia de neblinas es muy frecuente durante la estación húmeda. Estos bosques se encuentran desde el extremo norte del Perú hasta el grado 13 aproximadamente, la mayoría en pendientes elevadas. En el norte del país son más abundantes, extensos y densos que en la zona central. Estudios sobre la distribución de estos bosques y de la influencia humana sobre la vertiente occidental, revelan que la actual distribución en forma de manchas, especialmente en la parte central del Perú, es consecuencia de las condiciones climáticas y topográficas más que el producto de las actividades del hombre. Sin embargo, el impacto humano ha mostrado ser muy antiguo y aún continúa hasta la actualidad, con efecto marcado sobre la vegetación.

## ABSTRACT

The western slope of the Andes extends along almost the whole latitudinal range of Peru and is considered to be delimited by the summits of the western Andes and the strong and abrupt change of the climatic conditions which characterize the coast. It has a complex topography and great altitudinal range except in the extreme north, where it is notably lower. Many rivers run the slopes from east to west, several of which form very deep valleys and seem to play an important role in the distribution of the organisms. Rainfall and temperature follow two markedly steep gradients, altitudinal and latitudinal.

Dry cloud forests are present between 2500 to 3200 m, following a patchy distribution, at an altitude where mist is frequent during the wet season. Latitudinally, the forests extend from extreme northern Peru to 13°S, most of them occurring on very steep slopes. In the north, these forests are more abundant, larger and denser than those found in the central parts of Peru. Studies on forest distribution and human influence on the western side of the Andes, show that today's distribution pattern, especially in central Peru, is a direct consequence of climatic and topographic conditions, rather than the product of human activities. However, man's influence has been shown to be old and also to have strong impact on the vegetation.

## INTRODUCCION

Los Andes dividen al Perú longitudinalmente en tres grandes regiones. Al lado este de esta cadena montañosa se encuentra la húmeda cuenca del Amazonas, al lado oeste la árida cuenca del Pacífico, y finalmente, los altos Andes, que con su variada topografía contribuyen también a crear un sinnúmero de combinaciones de condiciones de humedad y temperatura, donde se presentan las más húmedas selvas montañosas, frías punas y los más áridos desiertos.

Las condiciones áridas que predominan en la mayor parte de la vertiente occidental de los Andes determinan que los bosques estén restringidos a ciertas áreas. En el extremo norte de la vertiente, donde las condiciones de humedad son mayores que en el resto, los bosques están distribuidos en un amplio rango altitudinal, desde lugares bajos colindantes con la costa hasta las grandes alturas, donde son reemplazados por la vegetación típica de la puna. Hacia el sur de la vertiente occidental, los bosques se hallan restringidos a una angosta franja ubicada en altitudes intermedias, donde se dan condiciones de temperatura y humedad más favorables. Estos, llamados bosques nublados secos, debido a que se hallan en la zona donde las nieblas son frecuentes, son los que tienen mayor rango latitudinal de distribución en la vertiente occidental.

El presente trabajo señala las principales características topográficas y climáticas que determinan las condiciones ecológicas prevalentes en estos bosques nublados, y que tienen implicancia en su biogeografía. Además, tratará de resumir los principales estudios realizados en ellos hasta la fecha.

**Tabla 1.** Área y porcentaje de la vertiente occidental

Departamento	Área (Km <sup>2</sup> )	%	Zona
Piura	5280	3.2	Norte
Lambayeque	960	0.6	13.2%
Cajamarca	8270	5.0	
La Libertad	7290	4.4	
Ancash	19350	11.7	Centro
Lima	23980	14.5	26.2%
Ica	6090	3.7	
Huancavelica	7050	4.3	
Ayacucho	11530	7.0	
Apurímac	150	0.1	Sur
Arequipa	50860	30.8	60.8%
Moquegua	13700	8.3	
Puno	1720	1.0	
Cuzco	60	0.03	
Tacna	8900	5.4	
<b>Total</b>	<b>165190</b>		

## CARACTERISTICAS DEL AMBIENTE

La Vertiente Occidental es una banda que se extiende a lo largo de casi todo el rango latitudinal del Perú, cuyos límites altitudinales pueden considerarse la línea divisoria de aguas en su parte superior, y el cambio marcado y abrupto de las condiciones climáticas típicas de la costa, en la inferior. Este último se presenta a los 1000 m de altitud aproximadamente y ha sido considerado como tal desde hace mucho tiempo atrás (Weberbauer, 1945; Koepcke, 1954). Este límite inferior es relativamente bien definido, característica que diferencia a esta vertiente de la oriental, que presenta un cambio continuo hasta llegar a la selva baja tropical. La costa se caracteriza por presentar gran influencia del Océano Pacífico. Los vientos Alisios bajos, fríos y persistentes, corren en forma más o menos paralela a la costa y no penetran al interior del continente, debido a la presencia de los altos Andes. Estos vientos dan origen a una inversión térmica muy estable que alcanza los 1000 m aproximadamente, produciendo dos ambientes climáticamente diferentes. La costa presenta un invierno muy húmedo, con nieblas persistentes y un verano relativamente seco, mientras la vertiente presenta un invierno muy seco y un verano húmedo. Este límite puede ser visto claramente desde altitudes superiores a 2000 m en los meses de invierno, como un manto de nubes que cubre toda la costa. En el extremo norte, el límite inferior es menos notorio, siendo difícil establecerlo por observación. El límite superior de la vertiente, la línea divisoria de aguas, presenta altitudes muy variadas desde 2150 hasta 6768 m, siendo el promedio alrededor de 4500 m.

La vertiente occidental (arriba de los 1000 m) tiene un área total de 170,000 km<sup>2</sup> aproximadamente, distribuida en casi todos los departamentos que colindan con el mar. Además, los departamentos de Cajamarca, Huancavelica y Ayacucho, también contribuyen parte considerable de la vertiente, hasta casi un tercio de su superficie. Otra parte muy pequeña corresponde a los departamentos de Cusco y Puno, cuyas mayores extensiones pertenecen a las cuencas del Amazonas y del Lago Titicaca respectivamente (Tabla 1). La vertiente occidental es una banda

**Tabla 2.** Distancias por carretera y en linea horizontal entre pueblos del litoral y puntos más altos de la vertiente occidental.

Pueblo	Punto más alto	Carretera (km)	Horizontal (km)
San José (Lambayeque)	- Abra Porculla (Lambayeque)	142	116
Chimbote (Ancash)	- Abra Cahuacóna (Ancash)	240	115
Paramonga (Lima)	- Abra Conococha (Ancash)	113	84
Callao (Lima)	- Abra Anticona (Lima)	130	116
Pto. San Juan (Ica)	- Abra Condorcenza (Ayacucho)	175	120
Mollendo (Arequipa)	- Abra Pucasaya (Arequipa)	221	128
Santa Rosa (Tacna)	- Abra Livini (Tacna)	199	137

muy estrecha en el norte, que se amplía hacia el sur, y cuyo ancho varía entre 40 y 200 km aproximadamente.

La principal característica topográfica de la vertiente es ser muy accidentada, presentando pendientes muy marcadas, entre 30 y 40 grados en promedio. Sin embargo, es frecuente encontrar lugares relativamente planos, llamados comúnmente pampas. El ascenso en altitud de la vertiente es muy rápido, debido a las fuertes pendientes. Las distancias por carretera entre los pueblos del litoral y las abra cercanas al límite superior de la vertiente ilustran claramente esta característica. Estas distancias oscilan entre 100 y 250 km aproximadamente (Tabla 2). Es decir que, en un viaje terrestre desde cualquier puerto en el litoral, podríamos llegar a las cumbres en alrededor de dos horas. Las distancias en línea recta horizontal son obviamente más cortas, variando entre 84 y 137 km.

Raimondi (1902) señala 42 pasos para la Cordillera Occidental, de los cuales 27 quedan al sur de Huamachuco (departamento de La Libertad). El paso más bajo entre Colombia y Chile

Tabla 3. Longitud de los ríos (km) en tres rangos altitudinales.

Río	Costa	Vertiente occidental	
	0-1000m	0-3000m	1000-3000m
Chira	150	170	20
Piura	230	245	15
Reque	110	160	50
Jequetepeque	100	145	45
Chicama	100	130	30
Moche	40	80	40
Virú	40	70	30
Santa	100	170	70
Nepeña	50	65	15
Huarmey	50	65	15
Pativilca	60	120	60
Huaura	60	110	50
Chancay	60	85	25
Chillón	50	90	40
Rimac	60	100	40
Lurín	50	80	30
Mala	50	90	40
Cafete	60	135	75
Pisco	80	130	50
Ica	140	180	40
Grande	95	130	35
Acarí	80	140	60
Yauca	80	130	50
Chaparra	45	70	25
Ocología	115	190	75
Camaná-Majes	110	170	60
Quilca-Vítor	50	120	70
Tambo	100	190	90
Moquegua	65	100	35
Locumba	50	105	55
Sama	70	120	50
Caplina	60	90	30

central es el de Porculla, en el departamento de Piura. Este paso se encuentra en una zona en que los Andes son considerablemente más bajos, tanto en el flanco oriental como en el occidental, razón por la cual es denominada como Depresión de Huancabamba o también Deflexión de Huancabamba. Este último nombre proviene del cambio de orientación que sufre la cordillera en la zona, de NNW a NNE. Considerando el nivel de 4000 m, esta depresión tiene una enorme extensión, desde cerca de Huamachuco hasta las cercanías de la ciudad de Cuenca en el Ecuador ( $2^{\circ}40'S$ ). Esta extensión cubre 765 km, 490 de ellos en territorio peruano, y 5 grados de latitud. Sin embargo, la altitud de la cordillera en esta zona no es uniforme, existiendo algunos lugares con altitudes mayores de 4000 m, a manera de "islas". Si se considera el nivel de 3000 m, la extensión de esta depresión es menor, desde lugares cercanos a Chugur (departamento de Cajamarca,  $6^{\circ}40'S$ ) hasta el este de San Miguel del Faique (departamento de Piura,  $5^{\circ}30'S$  aproximadamente); una extensión aproximada de 205 km siguiendo la línea divisoria de aguas. En toda esta distancia se presenta una sola "isla" que sobrepasa los 3000 m, que corresponde a Cerro Negro (departamento de Piura). La extensión de esta depresión tiene gran importancia para la biogeografía de los bosques nublados secos y la historia, evolución y diversidad de los organismos que los habitan, como ha sido resaltado por numerosos autores (e.g. Vuilleumier, 1971; Duellman, 1979; Simpson, 1975; Parker *et al.*, 1985).

Numerosos ríos y riachuelos se presentan a lo largo de la vertiente occidental, de los cuales 53 son los principales (Peñaherrera, 1986). Con escasas excepciones, los ríos son estacionales y de corto recorrido, debido a la gran pendiente y cercanía de los Andes al océano. Las excepciones son el río Santa, que es el único que recorre de norte a sur una distancia apreciable

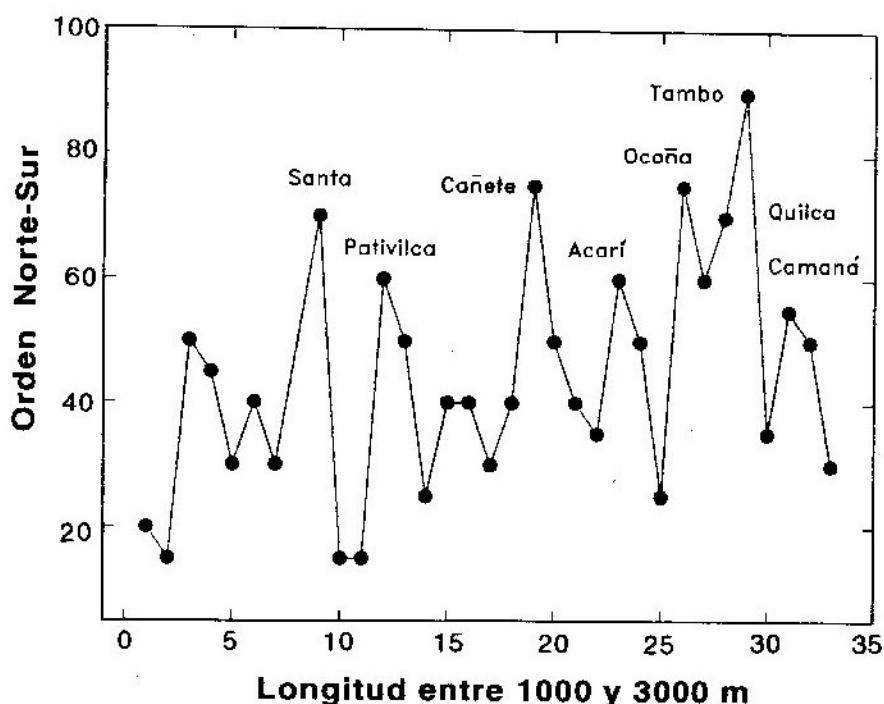


Fig. 1. Longitud de los ríos entre los 1000 y 3000 metros de altitud. Los ríos están ordenados latitudinalmente

dentro la vertiente, y los ríos Piura e Ica, que tienen un mayor recorrido en la costa (Tabla 3). Los ríos de mayor caudal son: Tumbes, Chicama, Chira, Santa, Huaura, Rímac, Cañete, Pativilca, Majes y Tambo. Algunos ríos se caracterizan también por formar valles o cañones de impresionante profundidad. Una forma indirecta de comparar las profundidades de éstos consiste en medir la distancia de sus recorridos, entre 1000 y 3000 m de altitud. Los ríos Reque, Jequetepeque, Santa, Pativilca, Cañete, Acarí, Ocoña, Quilca y Tambo son los más profundos (Figura 1). Estos valles parecen tener un importante significado en la biogeografía de las especies de plantas y animales de los bosques nublados secos, como lo han hecho notar Franke (1991, 1992) y Valencia (1990).

## CLIMA

Como regla general, la precipitación en las montañas tropicales aumenta con la altitud hasta los 1000 a 2000 m, donde alcanza su máximo, altura que coincide frecuentemente con la ocurrencia de los bosques nublados (Lauscher, 1976). En la vertiente occidental del Perú no se cumple este modelo, pues la precipitación aumenta en forma continua con la altitud (Franke & Valencia, 1984; Valencia, 1990). Esto se debe a que la mayor parte de la precipitación en la vertiente occidental es de origen atlántico (con excepción de los años en que ocurre el Fenómeno El Niño). Los vientos Alisios que vienen del este, sufren una gran pérdida de humedad al ascender en la vertiente oriental de los Andes; luego, las mismas masas de aire resultan cada vez más secas al descender en el lado occidental de los Andes (efecto foehn). Esta rápida pérdida de humedad se puede ver reflejada claramente en la disminución de la vegetación hacia los niveles bajos de la vertiente occidental (Weberbauer, 1945; Franke & Valencia, 1984; Valencia, 1990).

La precipitación en la vertiente occidental sigue dos marcadas gradientes, latitudinal y altitudinal, que son muy pronunciadas y producen grandes contrastes entre las partes bajas y las altas, y entre el sur y el norte (Valencia, 1990). La precipitación anual en el norte (departamento de Piura, 5°S) se estima en alrededor de 200 mm a 1000 m de altitud y aumenta rápidamente hasta alcanzar 1400 mm a los 2800 m, una diferencia de 1200 mm. En el Perú central (departamento de Lima, 12°S), se estiman 50 mm anuales a 1000 m, que se incrementan a 300 mm a 2800 m, una diferencia de sólo 250 mm (Valencia, 1990). Las gradientes altitudinales son pues muy marcadas y notablemente mayores en el norte que en el centro del Perú. Latitudinalmente, se presenta también un decrecimiento pluvial bastante marcado de norte a sur. A 2800 m, la precipitación anual decrece de 1400 mm en el norte (5°S) a 300 mm a los 12 grados, una diferencia de 1100 mm. Como resultado de estas gradientes, en el sur del Perú predominan condiciones muy secas, hacia los 12 grados (departamento de Lima) las condiciones de humedad se incrementan ligeramente, pero es sólo hacia el norte, cerca de los 6°S, que la humedad aumenta en forma marcada (Valencia, 1990).

La temperatura media presenta también ambas gradientes. La gradiente altitudinal es pronunciada y más o menos homogénea en toda la vertiente, con un promedio de disminución de 0.4°C por cada 100 m de elevación. La gradiente latitudinal es en cambio bastante suave, estimándose que la disminución de la temperatura media anual por grado de latitud es de aproximadamente 0.17°C. De ahí que, a lo largo de los 2800 m, solamente disminuye de 9.6°C en el norte del Perú, a 8.4°C en el Perú central (Valencia, 1990).

Una característica de las montañas tropicales es la alta variabilidad de las temperaturas diarias en contraste con la escasa oscilación de las temperaturas anuales (Troll, 1959, 1968). En la vertiente occidental, la amplitud térmica diaria varía entre 7.5°C y 12°C y no muestra una

tendencia de variación con la latitud. Por otro lado, la oscilación anual de la temperatura es menos marcada que la diaria, pero muestra una clara variación latitudinal. Siguiendo la cota de 1000 m de altitud varía desde alrededor de 1°C en el norte del Perú hasta 7°C en el Perú central (Valencia, 1990). La variación de la oscilación anual de la temperatura con la altitud muestra características interesantes. En la parte baja de la vertiente, debido a la influencia de la inversión térmica de la costa, la oscilación de la temperatura decrece desde la costa hacia tierra adentro y es casi nula a los 2300 m de altitud aproximadamente, incrementándose de nuevo a elevaciones mayores. La altitud en que se encuentran los bosques nublados secos resulta así ser la zona altitudinal de temperaturas más estables durante el año.

## LOS BOSQUES NUBLADOS SECOS

Los bosques de la vertiente occidental del Perú se consideraban restringidos a la parte norte, representando el extremo sur de los bosques del Ecuador (Weberbauer, 1936, 1945; Chapman, 1926). Weberbauer (1945) describió detalladamente la vegetación de la vertiente del norte, dividiéndola en tres zonas altitudinales: La zona baja, que corresponde a la planicie costera; la zona intermedia, entre 1000 m y 2000 m, consistente en vegetación arbustiva con árboles dispersos; y finalmente la zona alta, entre 2000-2200 m y 3400-3600 m, a la que describe como la vegetación más rica en especies y más densa que las dos anteriores, debido a sus condiciones de humedad. En esta zona, entre 2600 y 3200 m, ubica los bosques más extensos. Según este autor, tal zonación prevalece hacia el sur hasta el grado 7 aproximadamente, donde se puede distinguir un área de transición. Aún cuando menciona que se puede hallar vegetación arbustiva con árboles dispersos hasta cerca de 8°S, la vertiente occidental al sur de 7°S es descrita como una zona dominada por desiertos y semidesiertos. Para el Perú central, Weberbauer describe cuatro zonas altitudinales, pero los únicos bosques mencionados para esta área son los de *Polyplepis*, que ocurren generalmente por encima de los 3800 m.

La existencia de bosques en la vertiente occidental fue remarcada por H. W. y M. Koepcke. Entre 1952 y 1958, después del descubrimiento del bosque de Zárate en el Perú central (departamento de Lima, 11°55'S), estos investigadores exploraron otros pequeños bosques al sur del grado 8, a los que consideraron equivalentes ecológicos de la zona boscosa alta del norte del Perú. M. Koepcke (1954) abandona el modelo de distribución altitudinal de Weberbauer (1945) y describe 32 "campos vitales" distribuidos en mosaico de acuerdo a las condiciones locales, e incluye a los bosques como una comunidad natural típica del centro del Perú.

La clasificación y denominación de los bosques montanos andinos fue tratada inicialmente por Chapman (1926), quien dividió los bosques de Colombia, Ecuador y el norte del Perú de acuerdo a las tres "zonas de vida" que ocupan: Tropical, Subtropical y Templada, considerando que esta última se extendía hasta Taulis (6°50'S). Koepcke (1961) discutió los nombres usados por Chapman y propuso una terminología de acuerdo a las condiciones térmicas: Bosques macrotermos, mesotermos y oligotermos. Este autor consideró que los bosques macrotermos están limitados a una pequeña área en el extremo norte del Perú, adyacente a la frontera con el Ecuador. Los bosques perennifolios mesotermos ocupan áreas entre los 1200 y 2000 m de altitud en la vertiente occidental del norte del Perú y se extienden hasta el grado 7°S. Pequeñas variantes de este tipo de bosque llegarían hasta el río Fortaleza (10°S). Los bosques oligotermos ocurren por encima de los otros dos tipos de bosque. Valencia (1990) señala que estos bosques oligotermos se presentan en un rango altitudinal entre 2500 y 3200 m, donde la presencia de neblinas es frecuente al inicio, durante y algún tiempo después, de la estación de lluvias. La

contribución adicional de agua por las nieblas y su efecto sobre la disminución de la radiación solar directa crean condiciones especiales para el desarrollo de estos bosques en las laderas. Debido a esto y también a su similaridad fisionómica con los bosques nublados de la húmeda vertiente oriental, una denominación apropiada para ellos sería Bosques Nublados Secos.

Koepcke (1961) remarcó que estos bosques se extienden en forma más o menos continua desde el extremo norte del Perú hasta el grado 7. Hacia el sur, y en altitudes similares, este tipo de bosque continúa como bosques ralos, en forma de manchas aisladas, que se extienden hacia el sur hasta Manzanillo ( $13^{\circ}21'S$ ) en el departamento de Huancavelica. De esta localidad, Koepcke (1961) reportó la mancha boscosa más austral, que representaría el límite sur de este tipo de bosques. El considera, sin embargo, que "equivalentes ecológicos" de este tipo de vegetación pueden ser encontrados hasta Chuquibamba (departamento de Arequipa,  $15^{\circ}51'S$ ) en la forma de vegetación arbustiva. Entre los diferentes tipos de bosques que se presentan en la vertiente occidental de los Andes Peruanos, estos bosques nublados secos u oligotermos son los de mayor extensión latitudinal. Ocurren desde el departamento de Piura hasta el de Huancavelica, en un rango latitudinal de  $9^{\circ}$  aproximadamente o 1100 km en línea recta.

El número de bosques nublados secos varía en general con la latitud (Valencia, 1990). En el norte son frecuentes, observándose la ocurrencia del mayor número de bosques entre los grados 7 y 8, mientras que hacia el sur son cada vez más escasos. El tamaño de los bosques es también muy variado, desde áreas menores de 10 hasta más de 5000 ha. Existen bosques de diversos tamaños en todas las latitudes pero, en general, las áreas más grandes se presentan en el norte y los bosques del centro son notablemente más pequeños. Los bosques nublados secos muestran una tendencia a estar ubicados en laderas de orientación SSW-SW. La pendiente de las laderas ocupadas por los bosques es bastante variable en el norte, hasta el grado 9 aproximadamente, pero hacia el sur, las pendientes suelen ser muy fuertes, entre los 30 y 40 grados (Valencia, 1990). La marcada tendencia a ocupar estas áreas se debe a las mejores condiciones de humedad que presentan tales laderas. Bajo las condiciones topográficas señaladas, se da una menor cantidad de radiación directa durante el invierno y, aún durante el verano, cuando la radiación debería ser mayor, la nubosidad y la alta frecuencia de neblinas en la zona hacen también disminuir la radiación directa, dando como resultado una menor pérdida de agua por evaporación (Franke & Valencia, 1984).

Los bosques nublados secos presentan generalmente árboles con hojas duras y con abundantes epífitos. Su estructura varía con la latitud; en el norte se presentan bosques con una cobertura más o menos cerrada, el dosel tiene una altura promedio de 12 m, los árboles emergentes alcanzan 22 m y la vegetación herbácea que cubre el suelo del bosque es muy escasa. Hacia el sur, los bosques son más abiertos y de menor altura. El dosel alcanza un promedio de 7 m y los emergentes no sobrepasan por lo general los 12 m. Los árboles retorcidos se hacen dominantes y las herbáceas muy abundantes en la época húmeda (Valencia, 1990).

La flora de los bosques nublados secos de la vertiente occidental ha sido estudiada escasamente; sin embargo, la mayoría de sus componentes son conocidos desde hace bastante tiempo atrás. Esto se debe a la particular distribución de muchas especies, ya que los árboles y arbustos no se presentan exclusivamente en los bosques, sino que individuos aislados de la mayoría de las especies se presentan en un amplio rango de distribución. Por tal motivo, mucho antes de descubrirse la existencia de este tipo de bosques en el centro del Perú, Weberbauer (1945) describió la vegetación general en el rango altitudinal 2500-3200 m, como "estepa de gramíneas con arbustos dispersos". Las herbáceas tampoco están restringidas a los bosques, éstas suelen presentarse en muchos otros lugares que reúnan las condiciones apropiadas, especialmente de humedad.

Las colecciones de muestras de plantas de la vertiente occidental y su tratamiento taxonómico se han realizado desde casi tres siglos atrás, con los primeros estudios botánicos que se realizaron en Sudamérica (véase Weberbauer, 1945; Ferreyra, 1986 para la parte histórica). Algunos estudios florísticos que incluyen bosques nublados secos de un gran sector o de la vertiente occidental en su totalidad, han sido realizados por Weberbauer (1914, 1945), Koepcke (1961), Valencia (1990) y Cano y Valencia (1992). Sin embargo, listas preliminares de especies de plantas existen para unos pocos bosques de los departamentos de Piura (Córdova & Bernex, 1980), Cajamarca (Sagástegui, 1989), Ancash (Valencia, 1990) y Lima. En este último departamento se encuentra el bosque de Zárate, que indudablemente cuenta con los inventarios florísticos más completos (Ferreyra, 1978; Valencia & Franke, 1980; Franke & Valencia, 1984; León & Valencia, 1986; Valencia, 1990; Cano & Valencia, 1991).

Desde los primeros estudios realizados, se estableció que hay una fuerte relación florística entre los bosques del noroeste del Perú y los de la vertiente oriental (Weberbauer, 1945; Berry, 1982). Esta relación es reforzada por la existencia de pasos muy bajos en el norte del país, como se ha mencionado anteriormente. Los estudios realizados por Koepcke (1961), Koepcke y Koepcke (1958), Haffer (1987) y Simpson (1975) entre otros, apoyan estas ideas y muestran que aún en los bosques más australes de la vertiente occidental se puede establecer conexiones con la vertiente oriental.

Koepcke (1961) postuló que las manchas de bosques actuales del Perú central, son relictos de una banda más continua que existió en el pasado cuando el clima era más húmedo. La distribución latitudinal actual de las manchas de bosques muestra nítidamente que en ciertas zonas de la vertiente existen brechas latitudinales o ausencia de bosques (Valencia, 1990). Estos "claros" sin bosques coinciden con los valles más profundos de la vertiente. Observaciones similares en la distribución de las aves que habitan los bosques nublados secos han sido realizadas por Franke (1991, 1992). Ambos autores han propuesto que los valles más profundos de la vertiente occidental han actuado como barrera para la dispersión de un importante número de especies, y han tenido gran importancia en los procesos de especiación de los mismos (Valencia & Franke, 1991).

## INFLUENCIA HUMANA EN EL PASADO

La dominancia de gramíneas y arbustos en la vegetación actual de la vertiente occidental, y la presencia de especies arbóreas sólo en forma de manchas de bosques o individuos aislados, nos plantea las siguientes interrogantes: ¿Es este ambiente apropiado para el crecimiento de bosques en forma más extensa? ¿Son los bosques actuales los últimos vestigios de una sobreexplotación por el hombre, desde épocas precolombinas, o son éstos los restos o "relictos" de una banda continua que existió en condiciones climáticas más favorables? Preguntas similares han sido formuladas para la puna de los altos Andes (Ellenberg, 1958) donde se presentan también pequeños bosques aislados de *Polylepis* y *Buddleia*. Pero, si bien es cierto que tanto los bosques nublados secos de la vertiente occidental como los bosques de la "Puna" se encuentran en forma de pequeñas agrupaciones de árboles, las características ambientales y la historia de la vegetación de ambas no es necesariamente la misma. La vertiente occidental se diferencia de la puna por una topografía muy variada y con grandes pendientes, lo que determina que muchas áreas sean relativamente poco utilizadas por el hombre. Además, el clima de la vertiente, dominado por gradientes de temperatura y humedad muy marcados, origina una gran diversidad de ambientes. Entre éstos se presenta una banda donde existen condiciones climáticas más apropiadas para el desarrollo de bosques que en la puna (Franke & Valencia, 1984;

Valencia, 1990). Por otro lado, es probable que el origen y aislamiento de las especies de plantas y animales también sean diferentes.

Buscando respuestas a las preguntas planteadas, la tesis de una reducción del área de los bosques por efecto del hombre es la que cuenta actualmente con el mayor apoyo. Numerosos autores, entre ellos Tosi (1960), ONERN (1976), Ellenberg (1975, 1978, 1979), Beck & Ellenberg (1977), consideran que, para las condiciones actuales de humedad y temperatura, gran parte de los altos Andes debería estar cubierta por bosques, con excepción de los áridos "tolares" del sureste peruano y las grandes alturas desde los 4500 m hasta el nivel de nieve permanente, donde los cambios de temperatura son severos.

Basados en datos climáticos (temperatura y precipitación) Ellenberg (1975, 1979) esquematiza con "ecogramas" las formaciones vegetales naturales para Perú y Ecuador. Sostiene que climas desde perhúmedo hasta semiárido favorecen el crecimiento de vegetación arbórea, y aún un clima subárido podría soportar formaciones de árboles. De acuerdo a Beck & Ellenberg (1977) la vertiente occidental del centro y sur del Perú presenta justamente estos climas, con excepción de los departamentos de Moquegua y Tacna. En forma similar, Tosi (1960) y ONERN (1976), siguiendo el sistema de clasificación de Holdridge (1947, 1978), determinan varias zonas de vida para la vertiente occidental. Para la altitud de 3000 m, donde se encuentran los bosques nublados secos, las zonas de vida varían entre bosque muy húmedo en el norte hasta desierto en el extremo sur. Tanto el mapa de Beck & Ellenberg como el de ONERN muestran grandes extensiones de la vertiente occidental, que deberían estar cubiertas de bosques como vegetación clímax.

Es de interés remarcar algunos problemas relacionados con la determinación de Zonas de Vida o Formaciones Vegetales en base a datos climáticos generales, que definen a los lugares donde se encontrarían los bosques como vegetación clímax. En la vertiente occidental del centro, ONERN (1976) y Tosi (1960) señalan que estos bosques están ubicados en las partes más altas. Sin embargo, todos los pequeños bosques nublados secos que están ubicados en altitudes intermedias no son considerados como tales. Por ejemplo, el bosque de Zárate (departamento de Lima), según los mencionados autores, está ubicado en una Estepa Espinosa, mientras que la parte alta de la misma ladera, considerada como Bosque Húmedo, no presenta ningún árbol. En el departamento de Ancash, este error es aún más notorio. En la localidad de Chayampa donde se presenta un Bosque Seco, se describe un Matorral Desértico; a mayor altitud, donde se presenta un bosque de neblina se considera como una Estepa; y la parte más alta, descrita como Bosque Húmedo, no presenta árbol alguno. Es así que la aplicación mecánica de estos métodos conduce a interpretaciones equivocadas sobre la presencia y distribución de las formaciones boscosas en la vertiente occidental, especialmente del centro del Perú.

La influencia humana, considerada como causante de la ausencia casi completa de toda la vegetación boscosa en gran parte de la vertiente por Ellenberg (1981), es muy antigua y probablemente haya jugado un rol muy importante en el desarrollo de los bosques nublados secos. Existen restos arqueológicos que evidencian su influencia en altitudes donde se presentan estos bosques. En la mayoría de bosques que he visitado en diferentes departamentos (Piura, Lambayeque, La Libertad, Cajamarca, Ancash, y Lima) existen restos arqueológicos de diferentes clases, acabados y estados de conservación. Algunos son poblados, otros necrópolis, terrazas de cultivo, canales de regadío, pinturas rupestres, etc. La mayoría de estos no ha sido estudiada ni está considerada en los inventarios arqueológicos, como por ejemplo aquellos citados por Valencia & Franke (1980). En la cueva de Guitarrero, situada a 2580 m en la margen izquierda del río Santa, se ha encontrado restos orgánicos en extraordinario estado de

conservación, que evidencian la presencia humana en la vertiente occidental del Perú central desde 8600 años a.C. (Smith, 1980).

La utilización de la zona de bosques por el hombre podría ser considerablemente más antigua que los restos arqueológicos existentes, y es muy probable que la antigua banda de bosques haya sido una vía o ruta de ocupación del lado occidental de los Andes. Indudablemente, en esta zona de bosques en altitudes intermedias se presentan mejores condiciones naturales que en las partes más altas y más bajas, que podrían haber facilitado el establecimiento del hombre. La banda boscosa de las vertientes pudo haber proporcionado un clima templado sin grandes oscilaciones de temperatura, además de proveer diversos tipos de alimentos como raíces, tubérculos, frutos y animales de caza, además de fuentes de agua y abundante leña (Valencia *in prep.*). En las partes más altas de la vertiente se presentan temperaturas muy bajas, y la cantidad de recursos vegetales es considerablemente menor. En partes más bajas, si bien la temperatura es más templada y favorable para el hombre, la aridez del ambiente resulta en escasez de recursos, con excepción de los valles.

La influencia del hombre sobre la vertiente occidental debe ser pues muy antigua, y continúa en la actualidad con distintos grados de intensidad. Un estimado de esta influencia sobre los bosques en épocas relativamente recientes se puede obtener analizando la distribución de los pueblos (capitales de distritos) de la vertiente occidental (Instituto Geográfico Militar, 1979) según la altitud. La Figura 2 muestra que en la costa existe gran cantidad de pueblos,

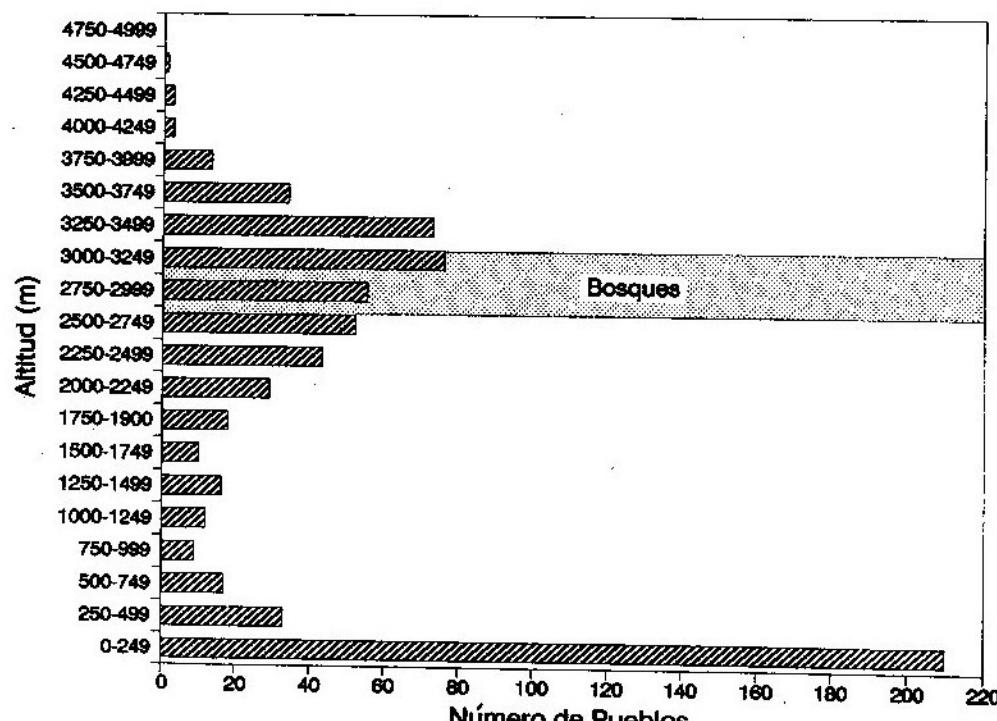


Fig. 2. Número de pueblos de la vertiente occidental en relación a diferentes rangos altitudinales (m). La zona sombreada indica el rango altitudinal donde se presentan los bosques nublados secos.

200, la mayoría de los cuales está ligada a las actividades pesqueras. Más allá de la banda del litoral, el número de pueblos se reduce abruptamente, hasta menos de 10, y continúa con valores bajos hasta casi los 2000 m de altitud aproximadamente. Los escasos pueblos de este rango altitudinal están ubicados en su mayoría en las riberas de los ríos. Entre los 2000 y 3500 m de altitud se presenta un marcado incremento del número de pueblos, llegando a su mayor abundancia, más de 70, a los 3200 m. En este rango altitudinal, los pueblos se presentan en forma muy dispersa en los lugares relativamente planos y su ubicación no está relacionada a las riberas de los ríos. A mayores altitudes, el número de pueblos disminuye nuevamente en forma marcada. Esta distribución muestra que la mayoría de pueblos se encuentra en altitudes semejantes a los bosques nublados secos de la vertiente occidental. Resultaría pues fácil pensar que el hombre ha intervenido en estos bosques, dando como resultado el actual aspecto general semidesértico y estepario de toda la vertiente, con unos cuantos pequeños bosquecillos diseminados en áreas inaccesibles y con menor influencia humana.

Sin embargo, otros autores como Weberbauer (1936, 1945), Troll (1948), Koepcke (1961), Koepcke & Koepcke (1958), Hueck (1966) y Walter (1971) consideran que la vegetación natural de los altos Andes está desprovista de bosques debido a las condiciones climáticas áridas y que el hombre no sería capaz de cambiar tan enorme extensión de los Andes. Para el caso de la vertiente occidental, esta tesis es reforzada en primer lugar por el hecho que los bosques actuales, especialmente los del centro del Perú, se presentan en laderas con una orientación dominante SSW y SW, aquellas que tienen mejores condiciones de humedad, como se ha discutido anteriormente (Valencia, 1990), y no al azar o siguiendo un patrón de distribución contrario al de la ocupación humana, como se esperaría si el hombre hubiera sido la causa de la destrucción de este tipo de vegetación leñosa. Esto se puede comprobar fácilmente en las vertientes del departamento de Lima. El Bosque de Zárate ha estado y está bajo una fuerte presión producida por diversas actividades humanas, sin embargo se puede apreciar que la distribución de la zonas de mayor densidad de árboles presenta una orientación aproximada SSW. Así, las áreas de Gatero y Gigantón (parte principal del bosque) tienen tal orientación, al igual que otras zonas de bosque, Lluculluayqui y Shunshucala, ubicadas en laderas cercanas, y también Sacasanchi, un bosquecillo ubicado en la ladera opuesta al bosque de Zárate. La existencia de este último merece ser destacada, pues persiste a pesar de encontrarse entre los pueblos de Lancha (distante sólo 1 km del bosque) y Chinchina. Es evidente que la distribución y el mayor desarrollo de estos bosques se presenta en las laderas donde la humedad se conserva mejor, en forma relativamente independiente a la presencia o cercanía de poblados.

No se puede descartar, sin embargo, la acción destructora del hombre. Es indudable que se han podido presentar pequeños bosques en lugares con otras orientaciones, en áreas relativamente planas o con fuentes adicionales de agua. Pero, debido a que estas áreas pudieron ser utilizadas como terrenos de cultivo o porque presentaban baja densidad de árboles, no habrían soportado la fuerte presión del hombre, y la vegetación habría sido destruida más fácilmente. Este impacto humano puede ser observado claramente en el área del Bosque de Zárate. Igualmente, en varios lugares entre los pueblos de Chaute, Huancre y Santiago de Tuna, puede encontrarse hoy en día numerosos restos de troncos en lugares donde los pequeños bosques han sido destruidos. En varios otros lugares de la vertiente occidental de los departamentos de Ancash y Lima, se repite el mismo patrón, indicando claramente que la distribución de estos bosques no se debe a la "gran" destrucción por parte del hombre sino principalmente a las condiciones ambientales.

Se puede concluir entonces, que los bosques nublados secos en la vertiente del centro del Perú se presentan claramente en pequeñas manchas, en áreas donde la humedad y la temperatura son favorables para su desarrollo. Esta forma de distribución ha existido probablemente

durante gran parte de la ocupación humana, como los demuestran algunas evidencias arqueológicas. Smith (1980), basado en los restos orgánicos encontrados en la cueva de Guitarrero, deduce que la vegetación en el valle del río Santa era más o menos la misma desde hace aproximadamente 5000 años a.C., indicando que la destrucción por el hombre, aún aquella que tiene lugar en la actualidad, no ha borrado el patrón natural general de la distribución de los bosques en estas zonas.

## INFLUENCIA HUMANA EN EL PRESENTE Y LAS NECESIDADES DE CONSERVACION

En la actualidad, la influencia humana sobre los bosques montanos de la vertiente occidental es muy marcada y destructiva. En grandes extensiones de ésta, los bosques están muy degradados y en algunos casos casi han desaparecido, quedando sólo restos en los lugares más inaccesibles. Las principales causas de esta alteración y destrucción, con variantes poco significativas a lo largo de toda la vertiente, son la tala y el pastoreo. La tala de bosques, y en muchos lugares tala y quema, están mayormente restringidos al norte del país (departamentos de Piura, Lambayeque y La Libertad). Esta se realiza para ganar tierras de cultivo y, en otros casos, para aprovechar la madera en la construcción de viviendas, cercos, fabricación de herramientas y como leña. En las vertientes del centro (Ancash y Lima), debido a que la mayor parte de los árboles presentan troncos muy retorcidos, son utilizados mayormente para extraer leña y en menor proporción, para la construcción de cercos y fabricación de instrumentos.

El pastoreo es mayormente por vacunos y caprinos, y en menor proporción por equinos. Su intensidad varía en gran medida a lo largo de la vertiente. En numerosos lugares de altitudes medias donde se presentan bosques, los pobladores permiten sólo el pastoreo de vacunos, dejando los lugares más bajos y secos para las cabras. Es justamente en estas áreas donde se puede encontrar bosques en mejores condiciones; en otros lugares, tal vez en la mayor parte de las vertientes, se combina el pastoreo de ambos ganados para conseguir un mayor rendimiento. Valencia & Franke (1980) describen una forma de utilización de una ladera en el departamento de Lima que podría ser considerada como típica para el centro del Perú. En la ladera del bosque de Zárate, el pastoreo se practica desde hace bastante tiempo atrás. Los pastores realizan migraciones altitudinales según la estación del año. Durante la época húmeda, de enero a marzo, los pastores ocupan los campamentos más bajos del valle. Esto se debe a que la partes bajas presentan una estación lluviosa corta y poco intensa. Estos campamentos tienen generalmente ganado caprino debido a que la vegetación nunca es muy abundante. Los campamentos en altitudes medias recién son ocupados en abril o mayo, pastando primero el ganado vacuno. Luego de un período variable, de acuerdo el tamaño alcanzado por la vegetación herbácea, este ganado es llevado a zonas más altas y recién entonces el ganado caprino es llevado a dicha zona. Esta es una forma de utilización que aprovecha al máximo la vegetación, ya que los vacunos requieren de lugares de fácil acceso para pastar mientras que las cabras pueden aprovechar toda la vegetación restante. Llegan hasta los lugares más inaccesibles, incluyendo las copas de los árboles inclinados, con un resultado muy destructivo.

Por lo anteriormente mencionado, la conservación de los bosques de la vertiente occidental es urgente. Sin embargo, los esfuerzos para conservarlos han sido muy escasos. En el Sistema de Unidades de Conservación que tiene el Perú, ningún bosque de esta vertiente está protegido en forma precisa. Solamente existen tres unidades de conservación en toda la vertiente occidental del Perú: El Parque Nacional del Huascarán que protege los variados hábitats de la Cordillera

Blanca, la Reserva Nacional de Calipuy, y el Santuario Nacional de Calipuy, los que protegen los rodales de *Puya* y el "huanaco", respectivamente. Todas estas unidades de conservación contienen y protegen en su mayor parte una vegetación de pajonal de puna. Los únicos bosques que se presentan en ellas son los dominados por el género *Polylepis*, que en general son propios de las grandes alturas de Andes y no de la vertiente propiamente dicha. Los bosques nublados secos típicos de la vertiente occidental no están representados en dichas unidades de conservación. Aunque numerosas áreas boscosas podrían ser consideradas para crear una unidad de conservación, sólo se ha propuesto hasta el momento, la creación de la Reserva Nacional de Zárate (Valencia, 1980; Franke & Valencia, 1984). Para conservar la diversidad biológica que albergan estos bosques y dado el alto grado de amenaza que ejercen las diferentes formas de uso por el hombre, es de gran prioridad el establecimiento de varias unidades de conservación en esta región. Se requiere en realidad de una serie de áreas protegidas que representen las variaciones latitudinales que caracterizan estos bosques.

### AGRADECIMIENTOS

Mi agradecimiento a Irma Franke y César Arana por la revisión y comentarios al manuscrito. Este trabajo fue realizado con la ayuda de la International Foundation for Science, Estocolmo.

### LITERATURA CITADA

- BECK, S. & H. ELLENBERG. 1977. *Posibilidades de Desarrollo en la Zona Andina desde el Punto de Vista Ecológico*. Lehrstuhl für Geobotanik, Göttingen.
- BERRY, P. E. 1982. The systematics and evolution of *Fuchsia* Sect. *Fuchsia* (Onagraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 1-198.
- CANO, A. & N. VALENCIA. 1991. Caryophyllaceae del Bosque de Zárate. *Boletín de Lima* 77: 57-61.
- CANO, A. & N. VALENCIA. 1992. Composición florística de los bosques de la vertiente occidental de la Andes Peruanos. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural U.N.M.S.M.* (Lima) 21:171-180.
- CORDOVA, H. & N. BERNEX. 1980. Algunos aspectos fitoeconómicos de Frías (departamento de Piura). *Boletín de Lima* 6: 75-83, 7: 65-75.
- CHAPMAN, F. M. 1926. The Distribution of Bird-life in Ecuador. A Contribution to a Study of the Origin of Andean Bird-life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 55:1-784.
- DUELLMAN, W. E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities, pp. 371-459. In: Duellman, W. E. (Ed.), The South American herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. *Museum of Natural History, University of Kansas, Monograph* 7.
- ELLENBERG, H. 1958. Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus. *Umschau* 1958: 645-648, 679-681.
- ELLENBERG, H. 1975. Vegetationsstufen in perhumiden bis perariden Bereichen der tropischen Anden. *Phytocoenologia* 2: 368-387.
- ELLENBERG, H. 1978. *Ecoregions of the Andean Highlands from Cerro de Pasco to La Paz*. 1:2000000. Goltze, Göttingen.

- ELLENBERG, H. 1979. Man's influence on tropical mountain ecosystem in South America. *Journal of Ecology* 67: 401-416.
- FERREYRA, R. 1978. Flora y vegetación del monte de Zárate. *Boletín de la Colonia Suiza en el Perú* Set. 1978: 51-58.
- FERREYRA, R. 1986. *Flora y vegetación del Perú*, pp 2-174. In: *La Gran Geografía del Perú: Naturaleza y hombre*. Manfer-Juan Mejía Baca, Barcelona. 2.
- FRANKE, I. 1991. Disjunct bird distributions along the west slope of the Peruvian Andes. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*: 317-326.
- FRANKE, I. 1992. Biogeografía y ecología de las aves de los bosques montanos del Perú occidental. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural U.N.M.S.M.* (Lima) 21:181-188.
- FRANKE, I. & N. VALENCIA. 1984. *Zárate: Una Unidad de Conservación*. Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M., Lima.
- HAFFER, 1987. *Quaternary History of tropical America*, pp 1-18. In: Whitmore, T. C. & G. T. Prance (Eds.), *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. Clarendon Press, Oxford.
- HOLDRIDGE, L.R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.
- HOLDRIDGE, L. R. 1978. *Ecología Basada en Zonas de Vida*. IICA, San José.
- HUECK, K. 1966. *Die Wälder Sudamerikas*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- INSTITUTO GEOGRAFICO MILITAR. 1979. *Catálogo de nombres geográficos del Perú. Parte 1*. IGM, Lima.
- KOEPCKE, H.-W. 1961. Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. *Bonner Zoologischer Beiträge* 29: 1-320.
- KOEPCKE, H.-W. & M. KOEPCKE. 1958. Los restos de bosques en las vertientes occidentales de los Andes peruanos. *Boletín del Comité Nacional de Protección a la Naturaleza* 16: 22-30.
- KOEPCKE, M. 1954. Corte ecológico transversal en los Andes del Perú Central con especial consideración de las Aves. Parte I: Costa, Vertientes Occidentales y Región Altoandina. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* 3: 1-119.
- LAUSCHER, F. 1976. Weltweite Typen der Höhenabhängigkeit des Niederschlags. *Wetter und Leben* 28: 80-90.
- LEON, B. & N. VALENCIA. 1986. Pteridophytes of Zarate, a forest on the western side of the Peruvian Andes. *Fern Gazette* 13: 217-224.
- ONERN. 1976. *Mapa Ecológico del Perú*. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales, Lima.
- PARKER, T. A., III, T. S. SCHULENBERG, G. R. GRAVES & M. J. BRAUN. 1985. The avifauna of the Huancabamba region, northern Peru, pp. 169-197. In: Buckley, P. A., M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely & F. G. Buckley (Eds.), *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs* 36.
- PEÑAHERRERA, C. 1986. Geografía física del Perú, pp. 2-221. In: *La Gran Geografía del Perú: Hombre y Naturaleza*. Manfer-Juan Mejía Baca, Barcelona. 1.
- RAIMONDI, A. 1902. *El Perú. Estudios Mineralógicos y geológicos (Primera Serie)*. Sociedad Geográfica de Lima, Lima. 4.
- SAGASTEGUI, A. 1989. *Vegetación y flora de la provincia de Contumazá*. CONCYTEC, Trujillo.

- SIMPSON, B. B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology* 1: 273-294.
- SMITH, C. E. 1980. Plant Remains from Guitarrero Cave, pp. 87-119. In: Lynch, T. (Ed.), *Guitarrero Cave: Early Man in the Andes*. Academic Press.
- TOSI, J. 1960. Zonas de vida natural en el Perú. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico del Perú. *Boletín Técnico IIICA, Zona Andina* 5:1-271.
- TROLL, C. 1948. Der asymmetrische Aufbau der Vegetationzonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel. *Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich* 1947: 46-83.
- TROLL, C. 1959. Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographischen Zonierung. *Bonner Geographische Abhandlungen* 25:1-93.
- TROLL, C. 1968. The cordilleras of the tropical Americas, pp 15-56. In: Troll, C. (Ed.), *Geo-Ecology of the Mountainous regions of the Tropical Americas*. Dummlers Verlag, Bonn.
- VALENCIA, N. 1990. *Ecology of the forests on the western slopes of the Peruvian Andes*. Ph.D. Thesis, University of Aberdeen, Aberdeen.
- VALENCIA, N. & I. FRANKE. 1980. El Bosque de Zárate y su conservación. *Boletín de Lima* 7: 76-86, 8: 26-35.
- VALENCIA, N. & I. FRANKE. 1991. Distribution barriers on the Pacific slope of the Peruvian Andes. Abstracts. American Institute of Biological Sciences Annual Meeting, San Antonio, Texas.
- VUILLEUMIER, B. S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173: 771-780.
- VUILLEUMIER, B. S. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology* 1:273-294.
- WALTER, H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- WEBERBAUER, A. 1914. Die Vegetationsgliederung des nördlichen Peru um 5° südl. Br. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 50: 72-94.
- WEBERBAUER, A. 1936. Phytogeography of the Peruvian Andes. In: MacBride, F. (Ed.), *Flora of Peru. Field Museum of Natural History Botanical Series* 13(1)(1): 13-80.
- WEBERBAUER, A. 1945. *El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos. (Estudios Fitogeográficos)*. Ministerio de Agricultura, Lima.

## **COMPOSICION FLORISTICA DE LOS BOSQUES NUBLADOS SECOS DE LA VERTIENTE OCCIDENTAL DE LOS ANDES PERUANOS**

**por**

**ASUNCION CANO y NIELS VALENCIA**

*Museo de Historia Natural,  
Universidad Nacional Mayor de San Marcos  
Apartado 14-0434, Lima-14, Perú*

### **RESUMEN**

Se presenta un análisis preliminar de la composición de la flora vascular de los bosques nublados secos de la vertiente occidental de los Andes peruanos, entre los 2500 y 3200 m de altitud. Se determinaron 119 familias, 392 géneros y 801 especies de plantas, de las cuales el 80% de especies son dicotiledóneas, 12% monocotiledóneas, 8% pteridófitos y una especie de gimnosperma. La familia Asteraceae fue la mejor representada dentro las dicotiledóneas, con el 18% de las especies; y dentro las monocotiledóneas la familia Poaceae con el 58%. Además, se discute las características generales de las formas de vida más comunes a nivel de familia.

### **ABSTRACT**

In a preliminary evaluation of the vascular flora of the dry cloud forests of the western slopes of the Peruvian Andes, between 2500 and 3400 m elevation, 119 families, 392 genera and 801 species have been determined. 80% of the species were dicots, 12% monocots, 8% pteridophytes and one species of gymnosperm. The family Asteraceae was best represented among the dicots, with 18% of the species, and among the monocots the Poaceae with 58%. The more common characteristics of the life-forms, at the family level, are also discussed.

## INTRODUCCION

Los bosques nublados secos de la vertiente occidental se encuentran distribuidos en una franja altitudinal delgada, entre los 2500 y los 3200 m de altitud, en forma discontinua y a manera de islas. Esta franja es muy húmeda y con alta frecuencia de nieblas en los meses de verano (Diciembre-Marzo), pero el resto del año, principalmente el invierno, es marcadamente seco, solamente el extremo norte del país estos meses son algo más húmedos. Esta marcada estacionalidad da origen al nombre que estos bosques reciben (Valencia 1990, 1992).

Los estudios de la flora y la vegetación de estos bosques son escasos, a pesar de que los primeros estudios y colectas de la flora del Perú, fueron realizados en la vertiente occidental (Valencia 1992). En general, se puede decir que estos estudios se han realizado en dos zonas y en dos períodos principales diferentes. La flora de los bosques del norte ha sido la primera en ser estudiada, desde principios hasta mediados del presente siglo, donde indudablemente los trabajos de Weberbauer (1914, 1945) destacan por su cobertura y profundidad. Por otro lado, los bosques de la vertiente occidental central del país, fueron desconocidos hasta poco después de los años cincuenta, cuando los Koepcke descubren algunas islas boscosas en el Perú central y realizan algunas trabajos sobre su vegetación (Koepcke 1954, 1961). Aparte de los autores mencionados, los bosques no tuvieron mayor atención hasta fines de los años setenta, cuando se publicaron algunas listas de plantas. Estas listas preliminares de especies están restringidas sólo a algunos bosques de los departamentos de Piura (Córdoba & Bermex, 1980; Valencia, 1990), Cajamarca (Sagástegui, 1989; Dillon & Cadle, 1991), La Libertad (Valencia, 1990), Ancash (Smith, 1988; Valencia, 1990) y Lima. En este último departamento se encuentra el bosque de Zárate que indudablemente es el que presenta los inventarios florísticos más completos (Ferreira, 1978; Valencia & Franke, 1980; Franke & Valencia, 1984; León & Valencia, 1986; Valencia, 1990 y Cano & Valencia 1991).

En el presente trabajo pretendemos señalar algunas características generales de la composición florística de los bosques nublado secos de la vertiente occidental. Aunque la vegetación en general presenta una continua variación en su composición florística con la latitud, como ha sido señalado por Valencia (1990), en el presente trabajo toda el área de estudio es considerada como una unidad, para poder comparar con otras zonas y delinejar algunas conclusiones acerca de la flora de esta región.

## METODOS

El área de estudio ocupa una extensa área latitudinal de alrededor de 7 grados ( $4^{\circ}41'$ - $11^{\circ}56'S$ ), pero su rango altitudinal, en general, es sólo de 700 m (2500-3200 m), aunque gran parte de áreas consideradas estuvieron en la estrecha banda de 100 m de altitud (2800-2900 m). Este estrecho rango considerado, se debe a que la mayoría de bosques nublados secos se encuentran restringidos a esa altitud. Las áreas circundantes a los bosques fueron escasamente consideradas.

El presente trabajo está basado principalmente en nuestras colectas de los autores y las de I. Franke, las que fueron realizadas en su mayor parte entre los años 1986 y 1989. Se colectó en ocho bosques ubicados en los departamentos de Piura, Lambayeque, La Libertad, Ancash y Lima; mediante visitas de 4 a 8 días en cada uno de ellos (descripciones detalladas de los bosques puede verse en Valencia, 1990). Se colectaron plantas siguiendo dos procedimientos,

a) en un mínimo de dos parcelas de 20x20 m se colectó todas las especies de árboles y arbustos mayores de 10 cm de diámetro a la altura del pecho, y b) mediante colectas complementarias de individuos aislados, especialmente hierbas que estuvieron en flor o en fruto, en el área aproximada de 0.25 - 1 km<sup>2</sup>.

Los bosques fueron visitados sólo una vez, con excepción del bosque de Zárate, la zona más al sur del área de muestreo, donde se realizaron numerosas colectas, desde 1977 (Valencia & Franke, 1980; Valencia, 1992). Las colectas se realizaron durante la estación seca, especialmente entre junio y setiembre, lo que hace suponer que la mayor proporción de plantas colectadas sean las perennes y estén poco representadas las estacionales, especialmente las hierbas.

El proceso de determinación de las muestras ha sido realizado mediante el empleo de claves y descripciones (Duke, 1961; Macbride, 1936 y siguientes; Molau, 1981, 1984; Smith & Downs, 1960; Soukup, 1965), así como por la comparación con ejemplares existentes en el Herbario San Marcos (USM) y mediante la determinación por especialistas del Museo de Historia Natural de Lima; Smithsonian Institution, Missouri Botanical Garden, Field Museum, New York Botanical Garden y el Royal Botanic Gardens de Kew. Ciertamente que estos resultados son preliminares y numerosos nombres todavía no están confirmados. Estos podrían ser modificados, cuando se visite un número mayor de bosques y se incluyan colectas en todas las estaciones del año. El material estudiado se encuentra depositado en el Herbario San Marcos, USM.

Se reconocen las taxas empleados por Tryon & Tryon (1982) para los pteridófitos, y para las plantas con flores, los citados por Cronquist (1988) y Mabberley (1987), con excepción de las siguientes familias que han sido consideradas en sentido amplio: Convolvulaceae que incluye a Cuscutaceae; Fabaceae a Caesalpiniaceae, Mimosaceae y Papilionaceae; Loganiaceae a

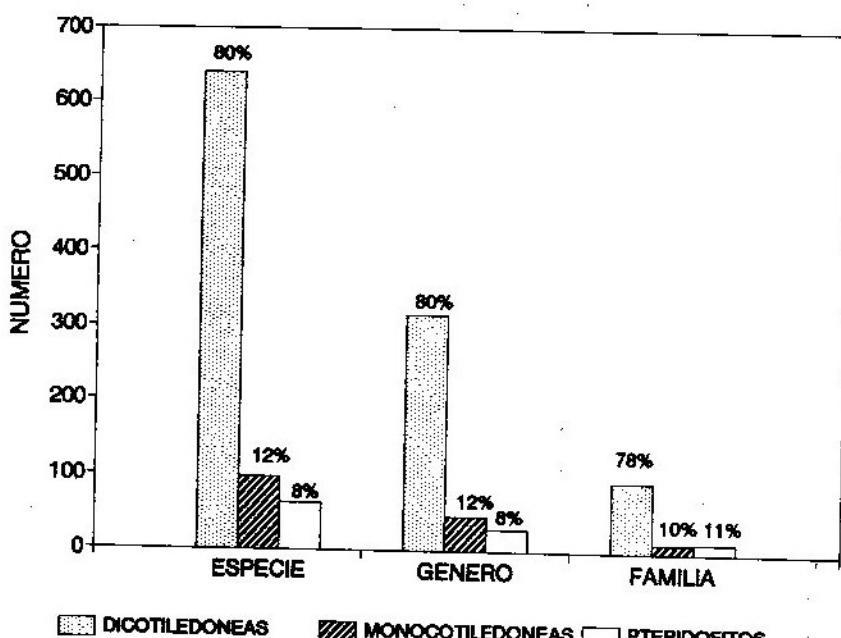


Fig. 1. Número y porcentaje de especies, géneros y familias de plantas vasculares de los bosques nublados secos, según los grupos taxonómicos de dicotiledóneas, monocotiledóneas y pteridófitos.

Buddlejaceae; Loranthaceae a Viscaceae; y Saxifragaceae a Grossulariaceae. Además, Amaryllidaceae ha sido considerada separada de Liliaceae.

El análisis de las formas de vida se ha realizado a nivel de familia, utilizando seis categorías: hierbas, arbustos, árboles, epífitos, lianas y parásitos.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### COMPOSICIÓN FLORÍSTICA

El inventario de la flora vascular de los bosques nublados secos comprende un total de 119 familias, 392 géneros y aproximadamente 801 especies (Apéndice), representando el 4% del total de las especies de la flora vascular del Perú, estimada en alrededor 20,000 (Gentry, 1980). Estos resultados indican que se trata de un área de alta diversidad de plantas, especialmente si consideramos que la zona de estudio es pequeña, de alrededor de 3 km<sup>2</sup>, y restringida en su mayor parte a sólo 100 m de rango altitudinal.

Una característica general de la flora de estos bosques es que las proporciones de dicotiledóneas, monocotiledóneas, gimnospermas y pteridófitos son constantes en los niveles de familias, géneros y especies (Fig. 1). Las dicotiledóneas representan, en todos los casos, más de las tres cuartas partes del total, constituyendo el grupo más diverso con más de 639 (80%) especies. Estos resultados difieren con los encontrados en otros bosques tropicales donde las dicotiledóneas son alrededor de la mitad de especies (Hammel, 1990; León *et al.*, 1992). Por otro lado, las monocotiledóneas y los pteridófitos, con 98 (12%) y 64 (8%) especies respectivamente, están más o menos en igual proporción y representan alrededor de un décimo del total. Las gimnospermas estuvieron representadas por una sola especie (*Podocarpus oleifolius*). La relativamente baja cantidad de pteridófitos encontrados, en comparación con otros bosques (*e.g.*,

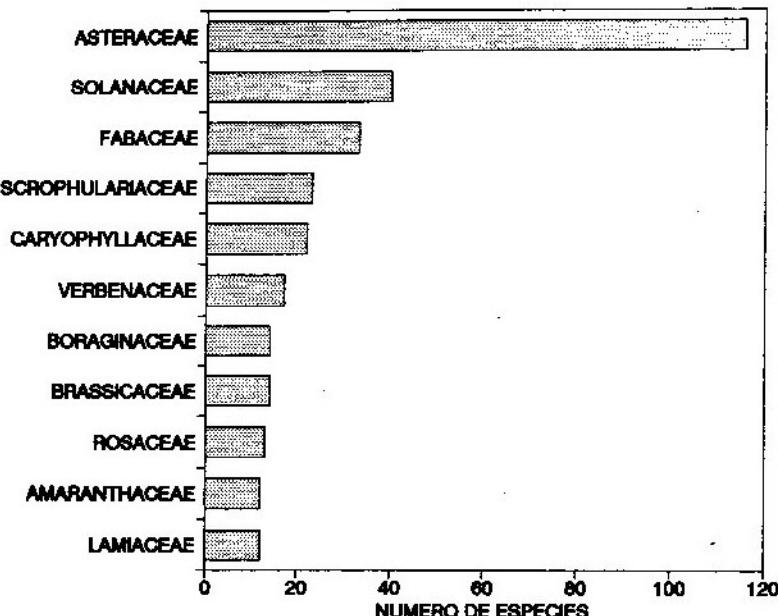


Fig. 2. Familias de dicotiledóneas con mayor número de especies en los bosques nublados secos de la vertiente occidental del Perú.

Foster & Hubbell, 1990; León *et al.*, 1992), muestra la relativa escasez de epífitos y otras plantas de humedad. Esto se debe, probablemente, a la marcada estacionalidad y sequedad del ambiente.

Inventarios florísticos realizados en otras zonas de la vertiente occidental muestran resultados semejantes, en relación a las proporciones de sus componentes. Por ejemplo, Sagástegui (1989) describió la flora de la provincia de Contumazá (Cajamarca), en el rango altitudinal de 230 a 4400 m, encontrando 953 especies de las cuales el 79% fueron dicotiledóneas, 15% monocotiledóneas, 6% pteridófitos y menos del 1% gimnospermas. Del mismo modo, Smith (1988) reportó 799 especies para la flora del Parque Nacional del Huascarán (Ancash), de las cuales 66% fueron dicotiledóneas, 26% monocotiledóneas, 8% pteridófitos y menos del 1% gimnospermas. El mayor porcentaje de monocotiledóneas obtenido por ambos autores, probablemente se deba a que sus inventarios incluyeron la zona de la puna, la cual no ha sido considerada en el presente trabajo.

Nuestros resultados muestran que la familia mejor representada por el número de especies dentro las dicotiledóneas, es la Asteraceae con 116 (18%) especies (Fig. 2), lo que indicaría que estos ambientes presentan mayor diversificación por plantas de tipo arbustivo o herbáceo. También son importantes, por tener más de 20 especies, las Solanaceae con 40 (6%), Fabaceae 33 (5%), Scrophulariaceae 23 (4%) y Caryophyllaceae 22 (3%). Sin embargo, la mayoría de familias de dicotiledóneas (82%) presentan menos de 10 especies. El número de géneros por familia presenta características similares, lo que indicaría que no hay familias con géneros particularmente especiosos. Las familias con mayor número de géneros son las Asteraceae con 60 (19%), Fabaceae con 18 (6%) y Solanaceae con 15 (5%). Las restantes 90 familias de dicotiledóneas (97%) tienen menos de 10 géneros cada una. Esta característica también ha sido encontrada en los bosques de la vertiente oriental de los Andes (León *et al.*, 1992).

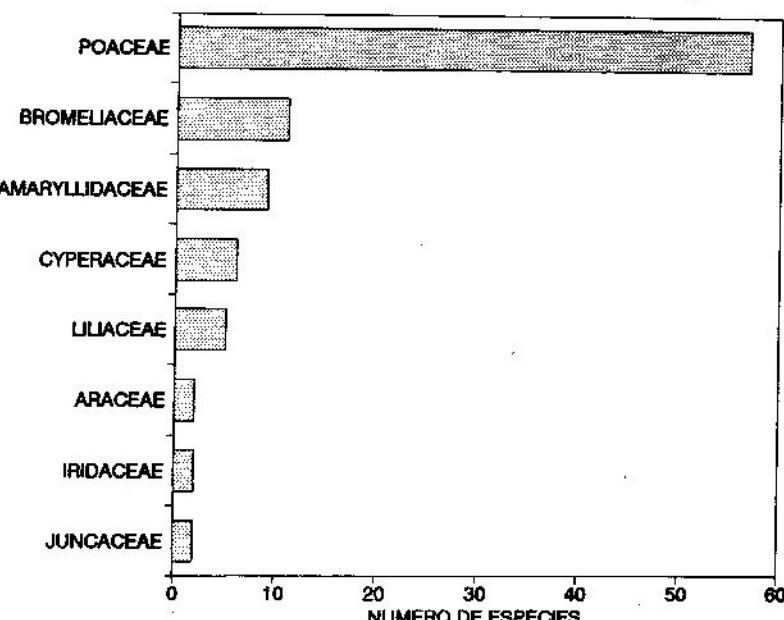


Fig. 3. Familias de monocotiledóneas con mayor número de especies en los bosques nublados secos de la vertiente occidental del Perú.

Las monocotiledóneas en cambio, destacan por el bajo numero de géneros y especies por familia, con excepción de las Poaceae que incluye 24 géneros y 57 especies, concentrando más del 52% y 58% del total de monocotiledóneas, respectivamente (Fig. 3). Además, esta familia es la única con más de 10 géneros y junto con la familia Bromeliaceae (11 especies), las únicas dos con más de 10 especies. Por otro lado, los pteridófitos presentan familias con pocas especies, entre las que destacan las Pteridaceae (7 géneros y 19 especies) y Polypodiaceae (5 géneros y 13 especies).

## FORMAS DE VIDA

El análisis de las formas de vida muestran 43 familias (36%) que incluyen exclusivamente hierbas, 18 (15%) exclusivamente arbustos, 22 (18%) arbóreas, tres familias (3%) son exclusivamente epífitas, una familia (1%) (Smilacaceae) comprende únicamente lianas, mientras que otra (1%) (Loranthaceae) agrupa sólo a parásitas (Fig. 4). Además, se encuentran familias con más de una forma de vida: catorce (12%) comprenden hierbas y arbustos; seis (5%) comprenden epífitos y hierbas; cuatro (3%) hierbas, arbustos y árboles; tres (3%) arbustos y árboles; una (1%) (Convolvulaceae) hierbas y parásitas; una (1%) (Piperaceae) epífitas, hierbas y arbustos (1%); y una (Nyctaginaceae) hierba y liana (1%) y la familia Asteracea, que incluye el mayor número de formas de vida, agrupando hierbas, arbustos, árboles (*Gynoxis*) y lianas (*Mikania*) (Apéndice).

Estos datos muestran que la forma de vida dominante son las herbáceas, probablemente debido a que estos bosques son de una estructura abierta. Este carácter, aunque probablemente en menor proporción, ha sido encontrado en la vertiente Oriental (León *et al.*, 1992) y en otros bosques neotropicales (Hammel, 1990; Foster & Hubbell, 1990). Entre las familias de herbá-

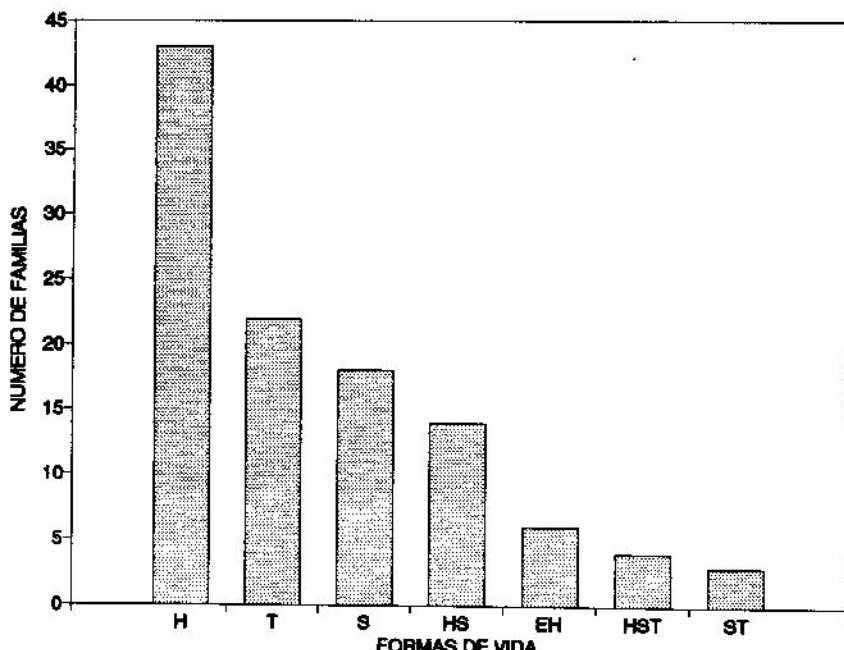


Fig. 4. Principales formas de vida a nivel de familia de las plantas vasculares de los bosques nublados secos de la vertiente occidental. T= árbol, S= arbusto, H= hierba, E= epífito.

ceas más representativas, por su número de especies, se encuentran las Asteraceae y Poaceae, las dos más diversas del total de la flora. Asimismo, se han encontrado 47 especies de hierbas consideradas malezas o plantas invasoras, cuya presencia está obviamente asociada con el pastoreo y la agricultura.

Los árboles representan la segunda forma de vida más común entre las familias estudiadas, destacando por el mayor número de especies las Araliaceae y Proteaceae. Además, algunas familias con más de una forma de vida incluyen un número significativo de especies arbóreas, como Myrtaceae y Saxifragaceae. Es importante hacer notar que las Myrtaceae representan los elementos arbóreos más abundantes y constantes en todos los bosques estudiados (Valencia, 1990). Inventarios en otros bosques neotropicales, muestran como dominantes a otras familias de árboles; en la vertiente oriental de los Andes, las Cunoniaceae, Meliaceae, Moraceae y Lauraceae (León *et al.*, 1992), y en bosques tropicales bajos, las Fabaceae y Moraceae (Foster, 1990; Foster & Hubbell, 1990; Gentry, 1990). En nuestra zona de estudio las familias mencionadas están escasamente representadas.

Los arbustos se presentan con relativa diversidad de familias, destacando las Melastomataceae, Cactaceae, Ericaceae, Berberidaceae, Celastraceae y Sapindaceae. La importancia de esta forma de vida es notoriamente mayor, si se consideran a las familias con más de una forma de vida, como Asteraceae, Rubiaceae y Piperaceae. En general, podemos observar que existe cierto grado de coincidencia con las familias arbustivas encontradas en otros bosques (Foster, 1990; Foster & Hubbell, 1990). Las formas arbustivas tienen mayor desarrollo en estos bosques debido a que éstos son relativamente abiertos, y a la fuerte influencia sobre su composición que ejercen los matorrales que los rodean (Valencia, 1990).

Los epífitos están representados por las siguientes familias: Araceae, Orchidaceae e Hymenophyllaceae. Además, destacan por su diversidad las familias Bromeliaceae, Piperaceae, Aspleniaceae y Polypodiaceae, que incluyen también formas herbáceas y arbustivas. Es notoria la baja diversidad de epífitos en estos bosques nublados, lo cual es probablemente resultado de dos factores: la marcada estacionalidad climática con un prolongado período seco, y el mayor énfasis dado a la colecta de especies arbóreas y arbustivas. Las lianas y parásitas en estos bosques están muy poco representadas. Característica que contrasta con lo encontrado en otros bosques montañosos (León *et al.*, 1992).

## AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro reconocimiento por el apoyo económico a la International Foundation for Science, Estocolmo y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Lima. Por su colaboración en las determinaciones taxonómicas agradecemos a E. Carrillo, M. Chanco, T. Croat, M. Dillon, R. Ferreyra, R. Foster, A. Gentry, R. Gereau, R. Harley, M. J. Huft, L. Landrum, M. I. La Torre, B. León, R. Liesner, J. MacDougal, D. Middleton, J. Miller, M. Nee, D. Niezgoda, H. Robinson, L. B. Smith, D. D. Soejarto, W. Thomas, C. Todzia, O. Tovar, D. Wasshausen y J. J. Wurdack. Expresamos también nuestra gratitud a todas las personas que colaboraron en los trabajos de campo, en forma especial a Irma Franke y César Arana.

## LITERATURA CITADA

- CANO, A. & N. VALENCIA. 1991. Caryophyllaceae del Bosque Zárate. *Boletín de Lima* 77: 57-61.
- CORDOVA, H. & N. BERNEX. 1980. Algunos aspectos fitoeconómicos de Frías (departamento de Piura). *Boletín de Lima* 6: 75-83, 7: 65-75.
- CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. The New York Botanical Garden, New York.
- DILLON, M.O. & J.E. CADLE. 1991. Biological inventory of Bosque Seco (Cajamarca, Peru) in a diversity and biogeographic perspective. Abstracts. American Institute of Biological Sciences Annual Meeting, San Antonio, Texas.
- DUKE, J. 1961. Preliminary Revision of the Genus *Drymaria*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 48(3): 173-268.
- FERREYRA, R. 1978. Flora y Vegetación del Monte Zárate. *Boletín de la Colonia Suiza en el Perú*, set.1978: 51-58.
- FOSTER, R.B. 1990. *The Floristic Composition of the Rio Manu Floodplain Forest*, pp. 99-111. In: Gentry, A. H. (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- FOSTER, R.B. & P. HUBBELL. 1990. *The floristic composition of the Barro Colorado Island forest*, pp. 85-98. In: Gentry, A. H. (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- FRANKE, I. & VALENCIA, N. 1984. Zárate: Una Unidad de Conservación. Museo de Historia Natural, Lima.
- GENTRY, A. H. 1980. The Flora of Peru: A Conspectus. *Fieldiana Botany* (N.S.) 5:1-11.
- GENTRY, A. H. 1990. *Floristic Similarities and Differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia*, pp. 141-157. In: Gentry, A. H. (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- HAMMEL, B. 1990. *The Distribution of Diversity among Families, Genera and Habitat Types in the Selva Flora*, pp. 75-84. In: Gentry, A. H. (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven.
- KOEPCKE, H. W. 1961. Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. *Bonner Zoologischer Beiträge* 29:1-320.
- KOEPCKE, M. 1954. Corte ecológico transversal en los Andes del Perú Central, con especial consideración a las Aves. I. Costa, Vertientes Occidentales y Región Altoandina. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* 3:1-119.
- LEON, B. & N. VALENCIA. 1988. Pteridophytes of Zárate, a forest on the western side of the Peruvian Andes. *Fern Gazette* 13: 217-224.
- LEON, B., K.R. YOUNG & L. BRAKO. 1992. Análisis de la composición florística del Bosque Montano Oriental del Perú. In: Young, K.R. & N. Valencia (Eds.), Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural U.N.M.S.M* (Lima) 21:141-154.
- MABBERLEY, D. J. 1987. *The plant-book*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MACBRIDE, J. F. & COLLABORATORS. 1936-present. Flora of Peru. *Field Museum of Natural History Botanical Series*.
- MOLAU, U. 1981. The genus *Calceolaria* in NW South America VIII. The section *Calceolaria* and apendices to parts I-VIII. *Nordic Journal of Botany* 1:595-615.

- MOLAU, U. 1984. New taxa and combinations in *Calceolaria* (Scrophulariaceae) from Peru and Bolivia. *Nordic Journal of Botany* 4:629-654.
- SAGASTEGUI, A. 1989. *Vegetación y Flora de la Provincia de Contumazá*. CONCYTEC, Trujillo.
- SMITH, L. & R. DOWNS. 1960. Resumo Preliminar das Cariofiláccas de Santa Catarina. *Sellowia* 12:121-132.
- SMITH, D. N. 1988. *Flora and Vegetation of The Huascarán National Park, Ancash, Peru, with preliminary taxonomic studies for a manual of the flora*. Ph.D. Thesis, Iowa State University, Ames.
- SOUKUP, J. 1965. Las Cariofiláceas, Ninfeáceas, Ceratofiláceas y Ranunculáceas del Perú, sus géneros y lista de especies. *Biota* 6(45):1-17.
- TRYON, R. M. & R. G. TRYON. 1982. *Ferns and allies plants, with special reference to Tropical America*. Springer-Verlag, New York.
- VALENCIA, N. 1990. *Ecology of forests on the western slopes of the Peruvian Andes*. Ph.D. Thesis. University of Aberdeen, Aberdeen.
- VALENCIA N. & FRANKE, I. 1980. El Bosque de Zárate y su conservación. *Boletín de Lima* 7:76-86, 8:26-35.
- VALENCIA, N. 1992. Los bosques nublados secos de la vertiente occidental de los Andes Peruanos. In: Young, K.R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural U.N.M.S.M* (Lima) 21:155-170.
- WEBERBAUER, A. 1914. Die Vegetationsgliederung der nordlichen Peru um 5° südl. Br. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 50: 72-94.
- WEBERBAUER, A. 1945. *El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos*. Ministerio de Agricultura, Lima.

## APENDICE

Familias, número de géneros y especies, y formas de vida de plantas vasculares de los bosques nublados secos de la vertiente occidental del Perú. T= árbol, S= arbusto, H= hierba, L= liana, E= epífito, P= parásito.

FAMILIA	GENEROS	ESPECIES	FORMAS DE VIDA	FAMILIA	GENEROS	ESPECIES	FORMAS DE VIDA
DICOTILEDONEAS				Phytolaccaceae	1	2	H
Acanthaceae	3	4	HS	Piperaceae	2	10	EHS
Actinidiaceae	1	1	T	Plantaginaceae	1	4	H
Amaranthaceae	4	12	H	Plumbaginaceae	1	2	H
Anacardiaceae	2	2	T	Polemoniaceae	2	3	HS
Apiaceae	7	10	H	Polygonaceae	1	3	HS
Apocynaceae	1	1	S	Polygonaceae	3	6	H
Aquifoliaceae	1	1	T	Portulacaceae	2	3	H
Araliaceae	1	5	T	Primulaceae	1	1	H
Asclepiadaceae	2	4	H	Proteaceae	3	3	T
Asteraceae	60	117	HSTL	Ranunculaceae	3	7	H
Basellaceae	2	2	H	Rhamnaceae	3	3	S
Begoniaceae	1	2	H	Rosaceae	8	13	HST
Berberidaceae	1	6	S	Rubiaceae	6	11	HS
Bignoniaceae	2	3	ST	Rutaceae	2	2	S
Boraginaceae	5	14	HS	Sabiaceae	1	1	S
Brassicaceae	7	14	H	Santalaceae	2	2	HS
Cactaceae	9	11	S	Sapindaceae	5	5	S
Campanulaceae	2	3	HS	Sapotaceae	1	1	T
Capparidaceae	1	1	T	Saxifragaceae	2	7	ST
Caprifoliaceae	2	2	T	Scrophulariaceae	9	23	H
Caricaceae	1	2	S	Solanaceae	15	40	HS
Caryophyllaceae	9	22	H	Sterculiaceae	1	2	S
Celastraceae	1	5	S	Symplocaceae	1	1	T
Chenopodiaceae	1	3	H	Theaceae	2	2	T
Chloranthaceae	1	1	S	Thymelaeaceae	1	1	S
Clethraceae	1	2	T	Tropaeolaceae	1	2	H
Convolvulaceae	5	7	HP	Urticaceae	4	7	HS
Crassulaceae	2	3	H	Valerianaceae	1	3	H
Cucurbitaceae	2	2	H	Verbenaceae	4	17	HST
Cunoniaceae	1	2	T	Zygophyllaceae	1	1	H
Elaeocarpaceae	1	1	T	MONOCOTILEDONEAS			
Ericaceae	4	7	S	Amaryllidaceae	3	9	H
Euphorbiaceae	7	11	HS	Araceae	1	2	E
Fabaceae	18	33	HST	Bromeliaceae	2	11	EH
Flacourtiaceae	1	1	S	Commelinaceae	1	1	H
Gentianaceae	1	1	H	Cyperaceae	5	6	H
Geraniaceae	2	5	H	Dioscoreaceae	1	1	H
Guttiferae	2	4	HST	Iridaceae	2	2	H
Hydrangeaceae	1	1	T	Juncaceae	1	2	H
Hydrophyllaceae	1	1	H	Liliaceae	4	5	H
Icacinaceae	1	1	T	Orchidaceae	1	1	E
Julianaceae	1	1	S	Poaceae	24	57	HS
Lamiaceae	7	12	HS	Smilacaceae	1	1	L
Lauraceae	1	1	T	GIMNOSPERMAS			
Linaceae	1	1	H	Podocarpaceae	1	1	T
Loasaceae	3	9	HS	PTERIDOFITOS			
Loganiaceae	1	1	S	Aspleniacae	1	7	EH
Loranthaceae	5	7	P	Blechnaceae	1	3	H
Malesherbiaceae	1	1	H	Cyatheaceae	1	1	T
Malvaceae	5	9	H	Dennstaedtiaceae	1	1	H
Melastomataceae	3	11	S	Dryopteridaceae	6	7	EH
Meliaceae	2	2	T	Equisetaceae	1	1	H
Monimiaceae	1	2	S	Gleicheniaceae	1	1	H
Moraceae	1	1	T	Hymenophyllaceae	2	2	E
Myricaceae	1	1	T	Lycopodiaceae	2	3	EH
Myrsinaceae	1	2	T	Polypodiaceae	5	13	EH
Myrtaceae	2	5	ST	Pteridaceae	7	19	EH
Nycaginaceae	3	6	HL	Selaginellaceae	1	1	H
Onagraceae	4	9	HS	Thelypteridaceae	1	5	H
Oxalidaceae	1	4	H				
Papaveraceae	2	3	HS				
Passifloraceae	1	7	H				

## BIOGEOGRAFIA Y ECOLOGIA DE LAS AVES DE LOS BOSQUES MONTANOS DEL PERU OCCIDENTAL

por

**IRMA FRANKE**

*Museo de Historia Natural,  
Universidad Nacional Mayor de San Marcos,  
Apartado 14-0434, Lima-14, Perú*

### RESUMEN

La avifauna de los bosques montanos del Perú occidental se caracteriza por marcados cambios latitudinales en número y composición de especies. Los patrones de distribución de 124 taxa registrados entre Huamba (Piura) y Zárate (Lima), indican que se puede distinguir dos grupos de especies. El primero se presenta de Ecuador hacia el sur, pudiéndose reconocer nueve límites de distribución. Este patrón sigue claramente la gradiente latitudinal de precipitación. El segundo grupo comprende aquellas especies no presentes en Ecuador, que incluye diez taxa endémicos peruanos y siete con distribución restringida a la vertiente del Pacífico. Nueve series de taxa relacionados se reemplazan latitudinalmente en cinco áreas principales. La más importante de éstas se encuentra en el valle del Santa. Los resultados apoyan la hipótesis de un origen en el norte de la mayoría de las aves y del importante papel que cumplió la fragmentación de una franja más continua de bosques en el pasado, en los procesos de especiación que tuvieron lugar en la vertiente occidental.

La variación latitudinal de la avifauna se manifiesta también en los gremios de alimentación. Los insectívoros son los más abundantes en todos los bosques, pero la proporción que representan en cada comunidad disminuye significativamente hacia el sur. Los granívoros presentan la situación opuesta. Los nectarívoros y frugívoros no presentan tendencias latitudinales definidas. También se ha observado cambios latitudinales en el comportamiento de forrajeo; entre Piura y Lambayeque existen bandadas mixtas típicas. Las variaciones latitudinales están muy relacionadas con las principales características de los bosques.

### ABSTRACT

The avifauna of the montane forests of western Peru is characterized by marked latitudinal changes in species number and composition. The distribution patterns of 124 taxa recorded between Huamba (Piura) and Zárate (Lima) show that two groups of species can be recognized. The first group occurs from Ecuador southward. Nine distributional limits can be observed and the general pattern follows very closely the latitudinal gradient of precipitation. The second group includes species that do not occur in Ecuador, including ten Peruvian endemic taxa and seven that have a distribution restricted to the Pacific slope. Nine sets of related species replace each other latitudinally in five principal areas. The most important is Santa valley. The results support the hypothesis that most forest birds of western Peru originated in the north, and that the fragmentation of a band of forest, more continuous in the past, played an important role in speciation processes in western Peru.

The latitudinal variation of the avifauna is also shown by composition of the guilds. Insectivores are most abundant in all forests, but the proportion they represent in each forest community decreases significantly to the south. Granivores present the opposite trend. Nectarivores and frugivores show no clear latitudinal trends. Latitudinal variations have also been found in foraging behavior; between Piura and Lambayeque there are typical mixed species flocks. These variations are closely related to the main features of the forests.

## INTRODUCCION

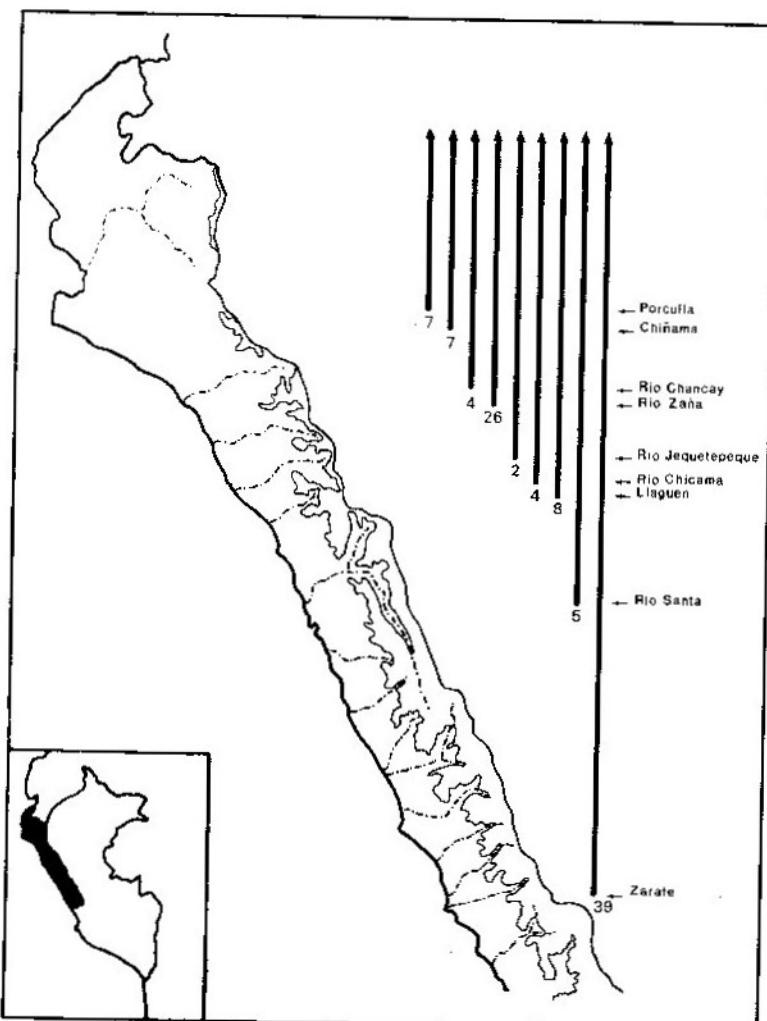
La vertiente occidental de los Andes peruanos es una zona caracterizada por gradientes ambientales altitudinales y latitudinales muy marcadas, especialmente en condiciones de humedad y temperatura (Valencia, 1990). Estas grandes variaciones, unidas a la compleja topografía y fuertes pendientes de la zona, determinan que los bosques montanos se presenten en una secuencia de fragmentos de diferentes tipos de bosques, que cubren una extensión relativamente grande en el norte, y van reduciéndose paulatinamente a formaciones aisladas, que alcanzan los 13°S, de donde ha sido reportada la formación más austral (Koepcke, 1961; Valencia, 1990). Los bosques varían, siguiendo las gradientes ambientales, desde tipos húmedos en el norte, hasta tipos predominantemente secos hacia el sur.

La avifauna de estos bosques no es tan rica como la de la vertiente oriental de los Andes (O'Neill, 1992). En ocho localidades de bosque seco de neblina (entre 2500 y 3000 m), estudiados entre los departamentos de Piura y Lima, se ha registrado hasta el momento 146 especies de aves, pertenecientes a 29 familias. El número de especies, y la composición de la avifauna de los distintos bosques, varía marcadamente a lo largo de la gradiente latitudinal, siguiendo los cambios en la vegetación de los bosques. Un análisis de estas variaciones, demuestra claramente la importancia de dos factores en la composición de esta avifauna, la historia de las especies y las condiciones ecológicas predominantes en los bosques.

## INFLUENCIA DE LA HISTORIA DE LAS ESPECIES EN LA COMPOSICION DE LA AVIFAUNA DE LOS BOSQUES

El factor Historia, es decir, el origen y evolución de las especies, es tal vez el aspecto que ha sido más discutido en relación a las aves de la vertiente occidental (M. Koepcke, 1958; Vuilleumier, 1984; Franke, 1991). La avifauna de estos bosques está muy aislada de aquella de la vertiente oriental por la gran altitud que predomina en la cordillera de los Andes, y que representa una barrera para el intercambio de especies entre las comunidades del este y del oeste. Sólo en el norte del país es la cordillera más baja, en la zona del Abra de Porculla (2150 m), que es considerada la ruta migratoria más importante y frecuentemente mencionada entre el este y el oeste. Las afinidades florísticas y faunísticas encontradas entre los bosques de ambas vertientes (M. Koepcke, 1958, 1961; Weberbauer, 1914, 1945), así como la aceptación general de que durante períodos glaciales fríos y húmedos la actual "cadena" de fragmentos de bosques formaba una banda relativamente continua en una zona más baja y menos compleja topográficamente de la vertiente occidental, llevó a postular las siguientes hipótesis (M. Koepcke, 1961; H.-W. Koepcke, 1961; Haffer, 1987; Simpson, 1975; Vuilleumier 1969, 1977, 1984): 1) especies del este cruzaron los pasos bajos del norte del Perú para poblar la vertiente Occidental; 2) estas especies se dispersaron luego hacia el sur, siguiendo la banda de bosques; 3) la posterior fragmentación de la banda de bosques, al ascender en la vertiente a una zona topográficamente más accidentada, durante períodos interglaciales, aisló poblaciones de aves y tuvo un rol importante en los procesos de especiación que ocurrieron en la vertiente occidental de los Andes peruanos.

El análisis de la distribución de 120 especies registradas en los bosques muestreados (Franke, 1991) apoya fuertemente la hipótesis de que el componente más importante de esta avifauna tiene su origen en el norte. Para este análisis de distribución se utilizaron 124 taxa, que comprenden 116 especies y 8 subespecies bien diferenciadas de las 4 especies restantes



**Fig. 1.** Límites australes de los nueve subgrupos de los taxa del Grupo 1, especies que se presentan en el Ecuador y se distribuyen en forma relativamente continua hacia el sur.

(*Aglaeactis cupripennis* (2 spp.), *Cranioleuca antisiensis* (2 spp.), *Leptasthenura pileata* (2 spp.) y *Atlapetes seebohmi* (2 spp.). Los resultados pueden ser resumidos como sigue:

1) El número de taxa disminuye marcadamente de norte a sur. En el norte se presentan 102 taxa y se reducen a 56 en el punto más austral de muestreo (*ca.* 12°S). Esta disminución de especies está significativamente correlacionada con la gradiente latitudinal de precipitación ( $r=0.872$ ,  $P > 0.001$ ).

2) Los 124 taxa pueden ser divididos en dos grupos. El Grupo 1 está compuesto por 102 taxa que se presentan en Ecuador y tienen una distribución continua o casi continua hasta un determinado punto de las vertientes occidentales. Estos taxa pueden ser divididos en nueve subgrupos (Fig. 1) con límites australes en los siguientes puntos (aunque Zárate no es necesariamente el límite sur de la distribución de la especie o taxón):

Abra de Porculla	5°51'S	7 taxa
Bosque de Chiñama	6°06'S	7 taxa
Valle del río Chancay(Reque)	6°40'S	4 taxa
Valle del río Saña	6°54'S	26 taxa

Valle del río Jequetepeque	7°19'S	2 taxa
Valle del río Chicama	7°29'S	4 taxa
Bosque de Llaguén	7°42'S	8 taxa
Cord. Blanca y Negra	ca. 10°S	5 taxa
Bosque de Zárate	11°55'S	39 taxa

Estos resultados apoyan la hipótesis de una dispersión de norte a sur de las especies y sugieren que las condiciones climáticas son un factor importante en estos patrones de distribución.

El Grupo 2 comprende 22 taxa que no se presentan en Ecuador pero tienen una distribución continua o relativamente continua a lo largo de parte de la vertiente occidental. Este grupo incluye diez taxa endémicos del Perú, y siete cuya distribución está restringida a la vertiente del Pacífico.

Trece de estos taxa y seis del Grupo 1 forman nueve grupos de taxa relacionados que se reemplazan latitudinalmente en la zona de estudio. Estos grupos son:

- Anairetes nigrocristatus*—*A. reguloides*
- Ochthoeca piurae*—*O. leucophrys*
- Cranioleuca antisiensis palamblae*—*C. a. baroni*—*C. a. zaratensis*
- Aglaeactis cupripennis parvula*—*A. c. caumatonotus*
- Lepthastenura pileata cajabambae*—*L. p. pileata*
- Diglossa humeralis*—*D. brunneiventris*
- Atlapetes seebohmi*—*A. nationi*
- Saltator nigriceps*—*S. aurantirostris*
- Synallaxis elegantior*—*S. zimmeri*

Se ha encontrado cinco áreas principales de reemplazo de especies y subespecies, ubicadas en:

El Tambo	5°20'S
Valle del río Chancay (Reque)	6°30'S
Valles de los ríos Jequetepeque y Chicama	7°30'S
Valle del río Santa	8°30'a 9°S
Valle del río Pativilca	10°30'S

En el valle del río Santa se observa un patrón de distribución especialmente complejo e interesante, que también apoya un origen en el norte de la mayor parte de los elementos de la avifauna de los bosques de la vertiente occidental. El río Santa es el más grande y caudaloso de la vertiente del Pacífico y forma el valle más grande del oeste peruano. Su parte superior, que corre paralela a la costa por aproximadamente 180 km antes de dirigirse hacia el oeste, separa la cordillera Blanca hacia el este, con picos muy elevados, y la cordillera Negra hacia el oeste, que alcanza menores alturas.

Si las especies se han dispersado de norte a sur, se puede esperar que hayan ocupado los hábitats apropiados en el interior del valle, incluyendo la cordillera Blanca, antes de poblar la cordillera Negra. Varias especies que tiene su límite sur de distribución en el departamento de Ancash muestran este patrón, que es especialmente claro en el caso del subgrupo formado por las subespecies de *Cranioleuca*. La subespecie que se encuentra hacia el norte, *baroni*, ocupa la cordillera Blanca, mientras que la subespecie del sur, *zaratensis*, se presenta desde la cordillera Negra hacia el sur. La distribución de *Synallaxis zimmeri* y *Ochthoeca piurae*, dos especies endémicas de distribución restringida y exclusivas de la vertiente del Pacífico, no corresponden a este patrón. Ambas se presentan al norte del valle del Santa, en el departamento de La Libertad y a lo largo de la cordillera Negra, pero no han sido registradas dentro del valle.

Las diferencias en patrones de distribución de *Cranioleuca* por un lado, y de *Synallaxis zimmeri* y *Ochthoeca piurae* por otro, puede ser explicado por el hecho que las especies que ocupan el interior del valle del Santa, pueden ser encontradas hasta 4000 m de altitud, mientras que las últimas dos especies se presentan a altitudes menores, de 1500 a 2800 m. Ambas especies ocupan tanto bosques secos de neblina como hábitats arbustivos más secos. No es de sorprender por lo tanto que estas últimas especies no poblaron el alto valle del Santa, sino que se dispersaran hacia el sur, hacia la cordillera Negra, siguiendo las partes bajas de la vertiente.

Aunque la eficacia de los pasos bajos de la cordillera Occidental como barrera para la dispersión de las especies ha sido cuestionada (Parker *et al.*, 1985), no deja de ser sorprendente notar que muchos de los límites de distribución coinciden con las zonas donde los Andes occidentales son más bajos (Vuilleumier 1969, 1977) y con los valles más profundos de la vertiente del Pacífico. Existe la posibilidad que estos resultados sean un artefacto debido a muestreos incompletos de la zona. Sin embargo, un estudio de la distribución latitudinal de 306 bosques secos de neblina (Valencia, 1990) muestra que varias importantes brechas en la distribución coinciden con las áreas bajas de la cordillera en el norte del Perú y con los valles profundos de la vertiente del Pacífico. Aun más, tres de las zonas de reemplazo encontradas durante este estudio coinciden con las brechas encontradas en la distribución de los bosques.

La primera de éstas está ubicada en la latitud del río Chancay (Reque). Se ha demostrado que esta es la zona de contacto entre *Diglossa humeralis* y *D. brunneiventris* (Graves, 1982; Vuilleumier, 1984), y es probable que haya sido más importante para la dispersión y especiación de aves de las vertientes occidentales que el Abra de Porculla, el paso más bajo del norte de Perú y el más frecuentemente mencionado. La segunda zona es el ya discutido valle del Santa y la tercera es el valle del Pativilca en el Perú central.

Estos resultados apoyan pues las hipótesis de que la mayor parte de la avifauna de los bosques de la vertiente occidental del Perú tiene su origen en el norte, de una dispersión hacia el sur, con límites australes en la distribución de las especies determinados principalmente por condiciones ambientales, y que la fragmentación de la banda boscosa al ascender en la vertiente durante épocas interglaciales más secas ha tenido un rol importante en los procesos de especiación que ocurrieron en el lado occidental de los Andes.

**Tabla 1.** Proporción de especies en los principales gremios de alimentación en el total de especies registradas en nueve puntos latitudinales importantes para la distribución de aves. Sp: número de especies. Porcentaje de especies según su dieta principal: insectívoros (I), frugívoros (F), nectarívoros (N), granívoros (G) y otros (O). Puntos latitudinales: 5°51'S (Abra de Porculla), 6°06'S (Bosque de Chihama), 6°40'S (Valle del río Chancay), 6°54'S (Valle del río Saña), 7°19'S (Valle del río Jequetepeque), 7°29'S (Valle del río Chicama), 7°42'S (Bosque de Llaguén), ca. 10°00'S (Cordilleras Blanca y Negra), 11°55'S (Bosque de Zárate).

	LATITUD (Grados S)								
	5°51'	6°06'	6°40'	6°54'	7°19'	7°29'	7°42'	10°0'	11°55'
Sp	99	92	86	82	57	55	59	59	56
% I	46.5	46.7	45.3	47.6	45.6	45.5	49.2	45.8	39.3
% F	16.2	14.1	15.1	14.6	14.0	14.5	11.9	13.6	14.3
% N	12.1	13.0	14.0	11.0	14.0	14.5	15.3	13.5	16.1
% G	13.1	14.1	14.0	14.6	17.5	18.2	16.9	20.3	23.2
% O	12.1	12.1	11.6	12.2	8.9	6.7	6.7	6.8	7.1

## INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES ECOLOGICAS EN LA COMPOSICION DE LA AVIFAUNA DE LOS BOSQUES

Como se ha visto anteriormente, la composición de la avifauna varía marcadamente a lo largo de la gradiente latitudinal. Muchas de las especies resultan confinadas a los bosques del extremo norte del Perú y este hecho se observa no sólo a nivel de especie sino incluso a nivel de familia. En los bosques del norte encontramos por ejemplo representantes de las familias Cracidae, Trogonidae y Dendrocopidae, que no se presentan más al sur.

Los cambios latitudinales hallados en la composición de la avifauna de los bosques, son el resultado no sólo del origen e historia de las especies, sino de la combinación de este factor con las condiciones ecológicas predominantes en los bosques. Este aspecto se puede comprender con más facilidad, analizando las variaciones en los gremios de alimentación (Wiens, 1989) que se presentan en las diferentes latitudes. Para este análisis, se ha considerado cinco gremios principales de alimentación: 1) insectívoros, 2) frugívoros, 3) nectarívoros, 4) granívoros y 5) otros (carnívoros, omnívoros, etc.). Las especies se han asignado a los gremios según los elementos principales de su dieta reportados en la literatura (M. Koepcke, 1958; Fjeldså & Krabbe, 1990; Ridgely & Tudor, 1989; Isler & Isler, 1987). Del total de taxa (124) registrados en las nueve localidades muestradas, el 46% (57 taxa) ha sido asignado al gremio de insectívoros, el 13% (17) al de frugívoros, el 15% (18) al de nectarívoros, el 10% (12) al de granívoros, y el 16% (20) al gremio general de otros.

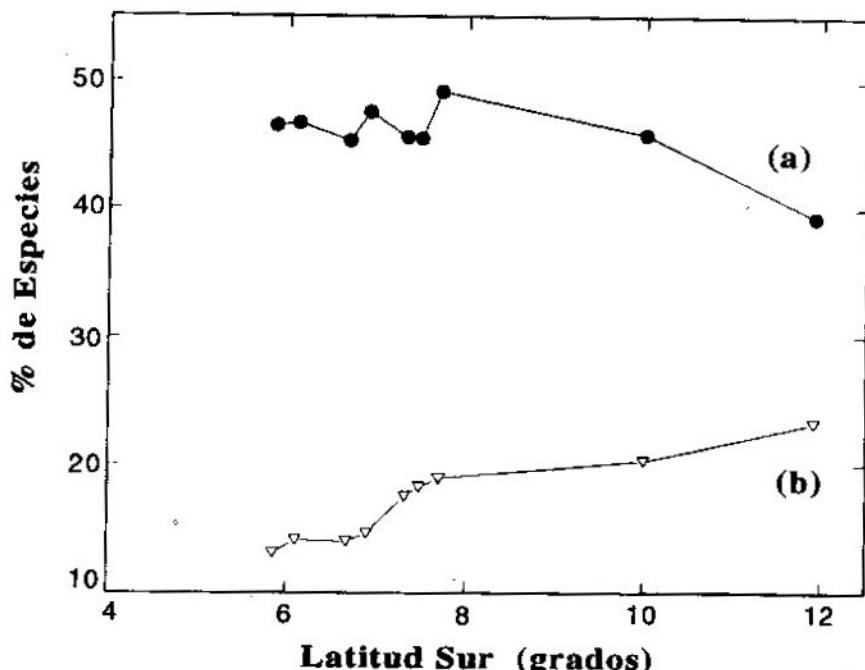


Fig. 2. Proporción de insectívoros (a) y granívoros (b) que forman parte de las comunidades de los bosques montanos de la vertiente occidental del Perú.

Los insectívoros son los más abundantes, representando en casi todos los bosques más del 40% de la avifauna (Tabla 1). Sin embargo, la proporción de especies perteneciente a este gremio disminuye marcadamente hacia el sur. La proporción de granívoros es notablemente menor que la de insectívoros e, inversamente a éstos, se incrementa marcadamente hacia los bosques del sur (Fig. 2). Para ambos gremios, la tendencia latitudinal se manifiesta en regresiones lineales significativas (insectívoros,  $r = 0.7249$ ; granívoros,  $r = 0.9563$ ). Estos resultados reflejan los cambios latitudinales en las características y condiciones ecológicas de los bosques. En el norte los bosques tienen especies arbóreas de mayor talla, una estructura más compleja y estratificada, y un dosel bastante continuo, debido principalmente a condiciones de mayor humedad (Valencia, 1990), lo que favorece una mayor abundancia de especies insectívoras. Hacia el sur, los bosques son de estructura cada vez más simple y de carácter más abierto, con muchos claros en ellos, como resultado de la creciente aridez del clima. Esto favorece claramente la presencia en los bosques del sur de especies granívoras.

Para los gremios de frugívoros y nectarívoros, que representan cada uno entre 10 y 15% de la avifauna de los bosques, no se ha observado una tendencia latitudinal definida y las regresiones de los valores obtenidos no son significativas. Es todavía difícil interpretar si la ausencia de tendencia latitudinal definida en estos dos grupos es real. Los resultados obtenidos pueden deberse en parte a que cada localidad ha sido muestreada una sola vez, y los inventarios de las ocho localidades han sido realizados en distintas épocas del año, con excepción del bosque de Zárate. En este último, ubicado en el extremo sur de la zona estudiada, y donde se han realizado estudios en todas las estaciones (M. Koepcke, 1958; Valencia & Franke, 1980; Franke & Valencia, 1984), se ha observado variaciones estacionales bastante regulares de la avifauna, que son especialmente marcadas en las especies frugívoras y nectarívoras.

Además de los cambios en la composición de los gremios, tanto a nivel de especies que los conforman como en la proporción de la comunidad que constituyen, se ha observado también cambios latitudinales en el comportamiento de forrajeo. En el norte, en la zona de bosques más húmedos, como es el bosque en Huambo (Piura), las aves forman típicas bandadas mixtas, como son características de la vertiente oriental. Las principales especies que forman parte de estas bandadas son: *Troglodytes solstitialis*, *Basileuterus coronatus*, *B. trifasciatus*, *Hemispingus superciliaris*, *H. verticalis*, *Conirostrum sitticolor*, *Tangara vassorii*, *Anisognathus lacrymosus* y *Thraupis cyanocephala*.

En el bosque de Chilama (Lambayeque) también se observaron bandadas, aunque no tan bien estructuradas y estables como las observadas en Piura. En esta localidad, las especies que formaban las bandadas eran principalmente *Basileuterus coronatus*, *Basileuterus trifasciatus*, *Tangara vassorii*, *T. viridicollis*, *Anisognathus lacrymosus* y *Thraupis cyanocephala*. En los bosques ubicados al sur de Lambayeque se ha observado agrupaciones de varios individuos de la misma especie o, en ocasiones, de más de una especie, pero que no pueden ser calificadas como bandadas mixtas de forrajeo.

## LITERATURA CITADA

- FJELDSA, J. & N. KRABBE. 1990. *Birds of the High Andes*. Zoological Museum, University of Copenhagen, Copenhagen.
- FRANKE, I. 1991. Disjunct bird distributions along the west slope of the Peruvian Andes. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*. 1:317-326.
- FRANKE, I. & N. VALENCIA. 1984. Zárate: Una Unidad de Conservación. Reporte. Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima.

- GRAVES, G. R. 1982. Speciation in the Carbonated flower-piercer (*Diglossa carbonaria*) complex of the Andes. *Condor* 84: 1-14.
- HAFFER, J. 1987. *Quaternary History of Tropical America*, pp. 1-18. In: Whitmore, T. C. & G. T. Prance (Eds.), *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. Clarendon Press, Oxford.
- ISLER, M. L. & P. R. ISLER. 1987. *The Tanagers*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- KOEPCKE, H. W. 1961. Synökologische Studien an der Westseite der Peruanischen Anden. *Bonner Zoologischer Beiträge* 29: 1-320.
- KOEPCKE, M. 1958. Die Vögel des Waldes von Zárate (Westhang der Anden in Mittelperu). *Bonner Zoologischer Beiträge* 9:130-193.
- KOEPCKE, M. 1961. Birds of the Western Slope of the Andes of Peru. *American Museum Novitates* 2028.
- O'NEILL, J. P. 1992. A general overview of the montane avifauna of Peru. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (Lima) 21: 47-55.
- PARKER, T. A., III, T. S. SCHULENBERG, G. R. GRAVES, & M. J. BRAUN. 1985. The avifauna of the Huancabamba region, northern Peru, pp. 169-197. In: Buckley, P. A., M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely, & F. G. Buckley (Eds.), *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs*. 36.
- RIDGELY, R. S. & G. TUDOR. 1989. *The birds of South America. Vol 1. The Oscine Passerines*. University of Texas Press, Austin.
- SIMPSON, B. B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology* 1: 273-294.
- VALENCIA, N. 1990. *Ecology of Forests on the Western Slopes of the Peruvian Andes*. Ph.D. Thesis. Aberdeen University, Aberdeen.
- VALENCIA, N. & I. FRANKE. 1980. El bosque de Zárate y su conservación. *Boletín de Lima* 7: 76-86; 8: 26-35.
- VUILLEUMIER, F. 1969. Pleistocene speciation in birds living in the high Andes. *Nature* 223:1179-1180.
- VUILLEUMIER, F. 1977. Barrières écogéographiques permettant l'aspéciation des oiseaux des hautes Andes, pp. 29-51. In: Descimon, H. (Ed.). *Biogéographie et évolution en Amérique tropicale. Publications du Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure* (Paris). 9.
- VUILLEUMIER, F. 1984. Zoogeography of Andean birds: two majorbarriers; and speciation and taxonomy of the *Diglossacarbonaria* superspecies. *National Geographic Society Research Reports* 16: 713-731.
- WEBERBAUER, A. 1914. Die Vegetationsgliederung des nördlichen Peruum 5° südl. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 63(1): 29-48.
- WEBERBAUER, A. 1945. *El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos (Estudios Fitogeográficos)*. Ministerio de Agricultura, Lima.
- WIENS, J. A. 1989. *The Ecology of Bird Communities. Vol. 1. Foundations and Patterns*. Cambridge University Press, Cambridge.

**ON THE ORIGINS OF THE WESTERN SLOPE REGION OF  
ENDEMISM: SYSTEMATICS OF FIG-EATING BATS,  
GENUS *ARTIBEUS***

by

**BRUCE D. PATTERSON**

*Division of Mammals, Field Museum of Natural History,  
Chicago, IL 60605, U.S.A.*

**VICTOR PACHECO**

*Museo de Historia Natural,  
Universidad Nacional Mayor de San Marcos,  
Av. Arenales 1256, Apartado 14-0434, Lima-14, Perú*

and

**MARY V. ASHLEY**

*Department of Biological Sciences,  
University of Illinois at Chicago,  
Chicago, IL 60680, U.S.A.*

**ABSTRACT**

A phylogenetic analysis of fig-eating bats (genus *Artibeus*) was undertaken to illuminate the origins and interrelationships of the highly distinctive biota that inhabits the Western Slope of the Andes in Peru. The study focused on three populations of *Artibeus fraterculus*, a species endemic to the Western Slope, and their relationships to each other, as well as to other *Artibeus* species in the Amazon Basin and in Southeastern Brazil. We examined sequence variation in the mitochondrial genes ATPase 8 and ATPase 6 using the polymerase chain reaction (PCR) and both phenetic and cladistic analyses. Sequence divergence among populations of *A. fraterculus* on the western versant and in the Marañón valley was very low (<1%). Contrary to past taxonomy, which treated *fraterculus* as a subspecies of the widespread *A. jamaicensis*, no sister-group relationship exists between these taxa. Instead, analyses suggest that *A. jamaicensis*, *A. planirostris*, and *A. lituratus* are all more closely related to one another than any is to *A. fraterculus*. This indicates that diversification of these Amazonian taxa took place subsequent to the divergence that gave rise to *A. fraterculus*. This phylogenetic perspective is difficult to reconcile with hypotheses of a late-Pleistocene origin of *A. fraterculus* via dispersal across the Huancabamba Deflection. Two alternative hypotheses based on an earlier origin of *A. fraterculus* are proposed: that this species and other elements of the Western Slope biota originated by vicariant events associated with Andean orogeny during the Pliocene, or that Western Slope taxa may be derived from the Middle American biotic province, rather than Amazonia.

**RESUMEN**

Se realizó un análisis filogenético de los murciélagos frugívoros del género *Artibeus* para elucidar los orígenes e interrelaciones de la biota altamente diferenciada que habita la vertiente Occidental de los Andes del Perú. El estudio examinó tres poblaciones de *Artibeus fraterculus*, una especie endémica de la vertiente Occidental, y sus relaciones entre ellas, así como con otras especies de *Artibeus* en la Hoya Amazónica y en el Sureste del Brasil. Analizamos la variación secuencial en los genes mitocondriales

ATPasa 8 y ATPasa 6 usando la reacción de polimerasa en cadena (PCR) y análisis fenéticos y cladísticos. La divergencia en secuencia entre poblaciones de *A. fraterculus* en la vertiente Occidental y en el valle del Río Marañón fue muy baja (<1%). Contrariamente a la taxonomía pasada, la que trataba *fraterculus* como una subespecie del ampliamente distribuido *A. jamaicensis*, ninguna relación de grupo hermano existe entre estos taxa. Por el contrario, nuestros análisis sugieren que *A. jamaicensis*, *A. planirostris*, y *A. lituratus* están más cercanamente relacionados entre sí que alguno lo está a *A. fraterculus*. Esto indica que la diversificación de estos taxa amazónicos tomó lugar luego de la divergencia que dio lugar a *A. fraterculus*. Esta perspectiva filogenética es difícil de reconciliar con hipótesis de un origen pleistocénico tardío de *A. fraterculus* vía dispersión a través de la Deflección de Huancabamba. Dos hipótesis alternativas basadas en un origen más temprano de *A. fraterculus* son propuestas: que esta especie y otros elementos de la biota de la vertiente Occidental se originaron por eventos vicariantes asociados con la orogenia andina durante el Plioceno, o que los taxa de la vertiente Occidental pueden haberse derivado de la provincia biótica de Meso América en vez de la Amazonía.

## INTRODUCTION

For much of their length, the Andes Mountains constitute an insurmountable barrier to the dispersal of lowland organisms. Many plants and animals are widely distributed with non-coincident ranges in the eastern lowlands of Amazonia but have geographic ranges sharply and coincidentally truncated on the lower slopes of the mountains. On the other hand, the Andes offer a spectrum of dispersal opportunities for many highland species. Some montane species exhibit geographic ranges as much as 800 times longer than they are wide, occurring in ribbon-like bands along the slopes of the mountains (Graves, 1988). The Andes have few equals as a natural theater for evolutionary experiments, given their biological diversity and geographic extent.

Correspondence between biotic distributional limits and the Andes has long been appreciated (Tschudi, 1847). Analyses of mammalian distributions include those of Baker (1967), Hershkovitz (1972), and Koopman (1978, 1982). Most studies identify a region of limited diversity but high endemism along the Pacific coast of Peru. Koopman's (1982) study of South American bats (Mammalia: Chiroptera) is illustrative. In six of the seven faunal subregions he recognized, endemic species amount to 3-13% of the standing diversity. However, fully 37% of the species in the Western Slope biota are endemic to that region. Information on other groups is meager, but generally supports the biotic distinction of the Western Slope. Studying distributions of Neotropical birds, Cracraft (1985) recognized three centers of endemism in western Peru (his Marañón, Tumbes, and Peruvian Arid Coastal Centers). In a detailed account of butterfly distributions in Peru, Lamas (1982) identified no fewer than 48 different biogeographic units in Peru, 12 or 13 of which are situated on the Western versant. Plant species endemism in the coastal "lomas" formations of the Peruvian and Atacama deserts exceeds 40% (Rundel *et al.*, 1991).

The endemism shown by various groups in the Western Slope region is readily explicable, given the region's isolation by high elevations and their distinctive habitats. Only in northern Peru, in an area termed the Huancabamba Deflection (because the cordilleran axis shifts from northwest-southeast to northeast-southwest) are there east-west passes lower than 4000 m at tropical latitudes. Indeed, the lowest pass in the deflection, Abra Porculla, is only 2145 m high. These low-elevation passes and the adjacent arid valley of the Río Marañón constitute significant barriers to the north-south distributions of páramo and puna (or "jalea") birds. Vuilleumier (1984) found that 63% of the avian species found on either side of the deflection have differentiated, and 31% of the species are absent from highlands on the other side. On the other hand, many species of lower-elevation birds range widely throughout the dry vegetation

types of the passes and the adjacent Western and Marañón slopes (Chapman, 1926; Vuilleumier, 1984).

In a distributional synopsis based on more than 380 days of field observation, Parker *et al.* (1985) identified two components of geographic isolation in the Huancabamba region: low passes along the western cordillera and the arid basin of the Río Marañón to the east. Their analysis identified 18 species pairs separated by the Marañón valley but found no instances of species replacement on opposite sides of passes in the western cordillera. On these bases, Parker *et al.* (1985) questioned the efficacy of low-lying passes as barriers to montane species, especially those inhabiting shrub-steppe vegetation.

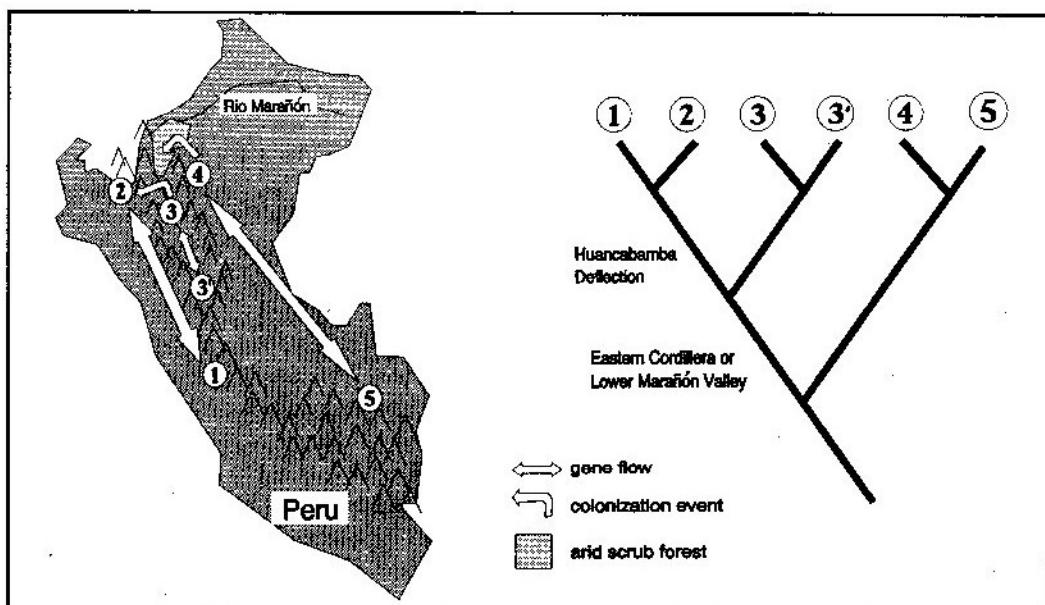
The purpose of this study is to investigate the biogeographic significance of montane passes and the Marañón valley to the distributions of lower-elevation species. Patterns of evolutionary divergence are assessed relative to these barriers, because such patterns provide cumulative and integrated records of past and present distribution, ecology, and gene flow. We chose to study bats of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae) because they are: 1.) widely distributed in the Neotropics, ranging from southern México and the Greater Antilles to northern Argentina, 2.) highly diversified, with at least 10 species (in the restricted sense of Owen, 1987), including one (*fraterculus*) that is endemic to the Western Slope, and 3.) generally restricted in ecological range to lower elevations, typically in mesic and semi-arid forests. Genetic analyses were conducted because of the utility of molecular characters in elucidating the phylogenetic relationships of closely related species and in offering information directly related to patterns of dispersal and gene flow.

### A BIOGEOGRAPHIC HYPOTHESIS

Present distributions suggest that many lowland organisms are unable to surmount the Eastern or Western cordilleras of the Peruvian Andes. Two less formidable geographic barriers separate lowland inhabitants of the Amazon Basin from the western lowlands along the most direct axis of colonization: the arid valley of the lower Río Marañón, isolating Amazonian forests from gallery forests along this inter-Andean valley, and the Huancabamba passes, separating the Marañón valley from the Western Slope. These barriers are arranged in sequence as a distributional gauntlet. That is, having colonized the Marañón valley, an Amazonian species would have to surmount the arid montane passes in the Huancabamba region before becoming established in the Western lowlands. Within each of the three lowland regions bounded by these barriers, dispersal and gene flow presumably occur freely. Given that all species of *Artibeus* save *A. fraterculus* occur in the eastern lowlands (or else in Central America and the Antilles), any tree of presumed relationships should be rooted in the east.

Given these assumptions, geographic relationships among areas can be expressed in the form of an area cladogram (Fig. 1). Correspondence between the area cladogram and genetic divergence patterns of *Artibeus* can be interpreted as corroborating the causal assumptions underlying the area cladogram.

For most of its history, *A. fraterculus* was considered to be a race of *Artibeus jamaicensis* (e.g., Ortiz de la Puente, 1951; Cabrera, 1958; Tuttle, 1970; Jones & Carter, 1976) until Koopman (1978) showed it was a distinct species. Therefore, we expected *A. jamaicensis* populations in the Amazon Basin to form the sister group to *A. fraterculus*. However, we included various other species of *Artibeus* in our analysis to clarify the nature of relationships between *fraterculus* and *jamaicensis*.



**Fig. 1.** Area cladogram for lowland species in northern Peru. The main cordilleras currently isolate populations on the Western Slope, in the Marañón valley, and in the Amazon Basin, but dispersal and gene flow take place unimpeded within each of these areas. Historically, Amazon Basin ancestors are presumed to have colonized the Western Slope in two successive stages: colonizing the lower Marañón valley, and surmounting the western passes. The area cladogram summarizes these postulated relationships, predicting patterns of evolutionary divergence within monophyletic clades.

## METHODS AND MATERIALS

During fieldwork in 1987, we collected *Artibeus fraterculus* on the Western Slope east of Lima (San Bartolomé) and northeast of Trujillo (near Monteseco), as well as in the lower Marañón valley (Hacienda Limón). *A. fraterculus* was taken 19 km (by road) E of Balsas, on the east side of the Río Marañón, but was not taken on the eastern versant from 1100-2800 m along the Río Utcubamba, an east-slope tributary of the Marañón in Amazonas. We also failed to find this species at high elevations (2950 m) along the Río Mosna, a headwater tributary of the Marañón (locality 3' in Fig. 1). Collections made in Rondônia, Brazil in 1986 provided Amazonian samples of *A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *A. planirostris*, and possibly *A. obscurus*. (The systematic relationships of the last three species are enigmatic and under active investigation by C. O. Handley, Jr. and associates.) Collections made in São Paulo, Brazil in 1989 provided Atlantic forest samples of *A. lituratus* and *A. jamaicensis*, as well as an Atlantic forest endemic, *A. fimbriatus*. Finally, a sample of *Artibeus planirostris*, collected in southeastern Peru in 1979, was borrowed from J. L. Patton at the University of California (see Appendix). Museum vouchers and their catalogue numbers are used to ensure that this study can be related to future, refined views of species limits within the genus.

Fresh-frozen tissues were stored at -70° to -100°C until used. Tissues were then minced with a razor blade then Dounce homogenized in STE buffer. Proteinase K and SDS were added and the sample was incubated overnight at 55°C with shaking. Three phenol/chloroform extractions were performed, followed by EtOH precipitation of DNA. DNA pellets were washed with 70% EtOH, dried, and resuspended in TE buffer.

Oligonucleotide primers L8384 (5'-ATGCCGCAACTAGACACGTC-3') and H8764 (5'-GCCTAGTAGGTTGTGATCC-3') were used to flank a 381 b.p. region of the mitochondrial ATPase 8 and ATPase 6 genes. Double-stranded amplifications (dsPCR) were conducted in 0.5 ml microcentrifuge tubes, containing 10 mM tris, pH 8.3, 50 mM KCl, 1.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.01% gelatin, 150 uM dNTPs, 0.5 uM each amplification primer, and 10 units *Taq* polymerase (Perkin-Elmer/Cetus). Genomic DNA (10-1000 ng) was added after overlaying the reaction mixture with mineral oil. Reaction conditions consisted of 35 cycles of 1 minute at 93°C, 1 minute at 46°, and 2 minutes at 72°, for denaturation, annealing, and extension steps, respectively. The first cycle was preceded by a 3 minute denaturation step and the last cycle was followed by a further 3 minute extension.

Five microliters of the dsPCR product were then applied to a 3% NuSieve (FMC) agarose minigel and separated from free primers and nucleotides by electrophoresis at 60V in 40 mM tris-acetate buffer, pH 8.0. The gel was then stained with ethidium bromide, and the amplified PCR product was excised from the gel and melted in 300 uL water. Two to four microliters of a 1:20 dilution of this solution were then used as template in a 100 uL asymmetric PCR for the purpose of generating single-stranded DNA template for direct sequencing (Gyllensten & Erlich, 1988). The amplification conditions were similar to those for dsPCR except for a 50-fold dilution of one of the primers and the use of an annealing temperature of 47°. Following 45 cycles of amplification, excess primers, salts, and free nucleotides were removed by three cycles of centrifugal dialysis (Centricon-30, Amicon). An aliquot of the washed and concentrated PCR product was then sequenced by the dideoxy method (Sanger *et al.*, 1977), using a commercially available kit (Sequenase, United States Biochemical) with the oligonucleotide primer that had been limiting in the second-stage PCR. The sequencing reactions were loaded on a 60 cm x 20 cm field gradient 6% polyacrylamide gel, and subjected to electrophoresis for 3 hours at 55 W. After being fixed in 5% methanol and 5% acetic acid, the gel was dried and exposed to X-ray film (Kodak X-OMAT AR) for 1-3 days.

DNA sequences were aligned using ESEE (Eyeball Sequence Editor, written by E. L. Cabot) against published cow, mouse, and human sequences. Percent sequence divergence and variable sites were determined using FIX\_DNA, a Turbo Pascal program written by S. M. Lanyon. For any set of sequences, the program identifies and retains all variable positions, as well as only those at the first, second, or third codon positions. Amino acid sequences and distance matrices (calculated as percent pair-wise substitutions) can also be generated. Output from FIX\_DNA was analyzed using PAUP 3.0 on a MacIntosh and NT-SYS 1.40 on an IBM-clone.

## RESULTS

DNA sequences from 27 specimens of *Artibeus* were obtained from a region of the mitochondrial genome encoding for ATPase 8 and ATPase 6. Sequences were aligned by eye. This operation was facilitated by the presence of a 44 b.p. region where the two genes overlap with a shift in reading frames; no substitutions were observed in this region of overlap. Sequences from individual specimens averaged 303 b.p. in length, and had mean base compositions of adenosine 35.93%, cytidine 24.55%, guanosine 7.88%, and thymidine 31.65%. Of the 417 base-pair sites (counting sites in the region of overlap twice, once with each gene), 49 proved to be variable. Sixteen sites were variable in the first codon position, 8 in the second position, and 25 in the third position. As reported for other vertebrates (e.g., Moritz *et al.*, 1987), substitutions were heavily biased, with transitions (A ↔ G, C ↔ T) accounting for 47 of

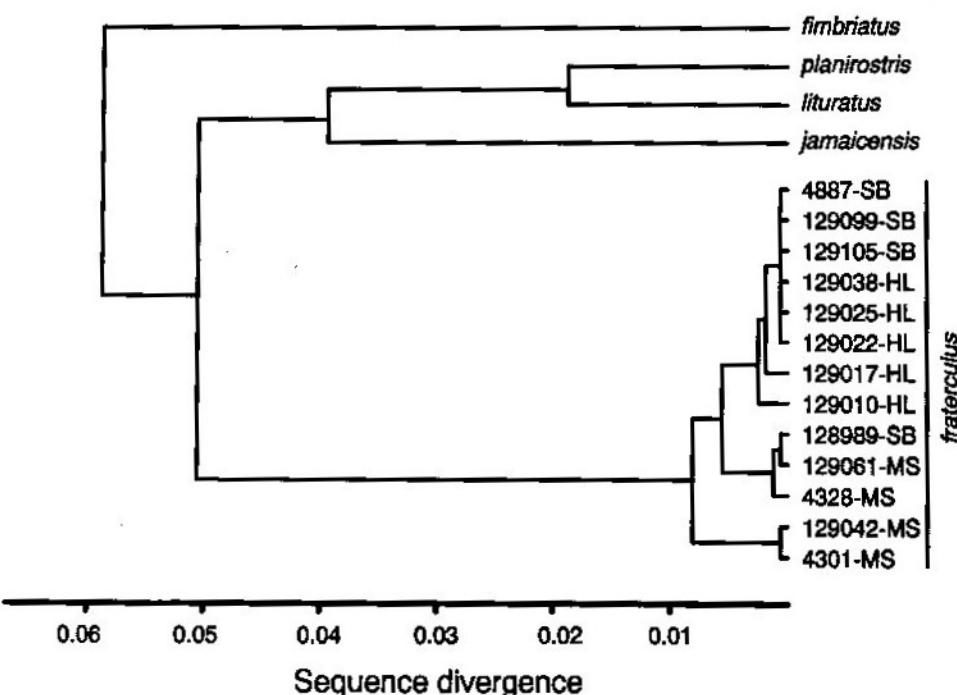
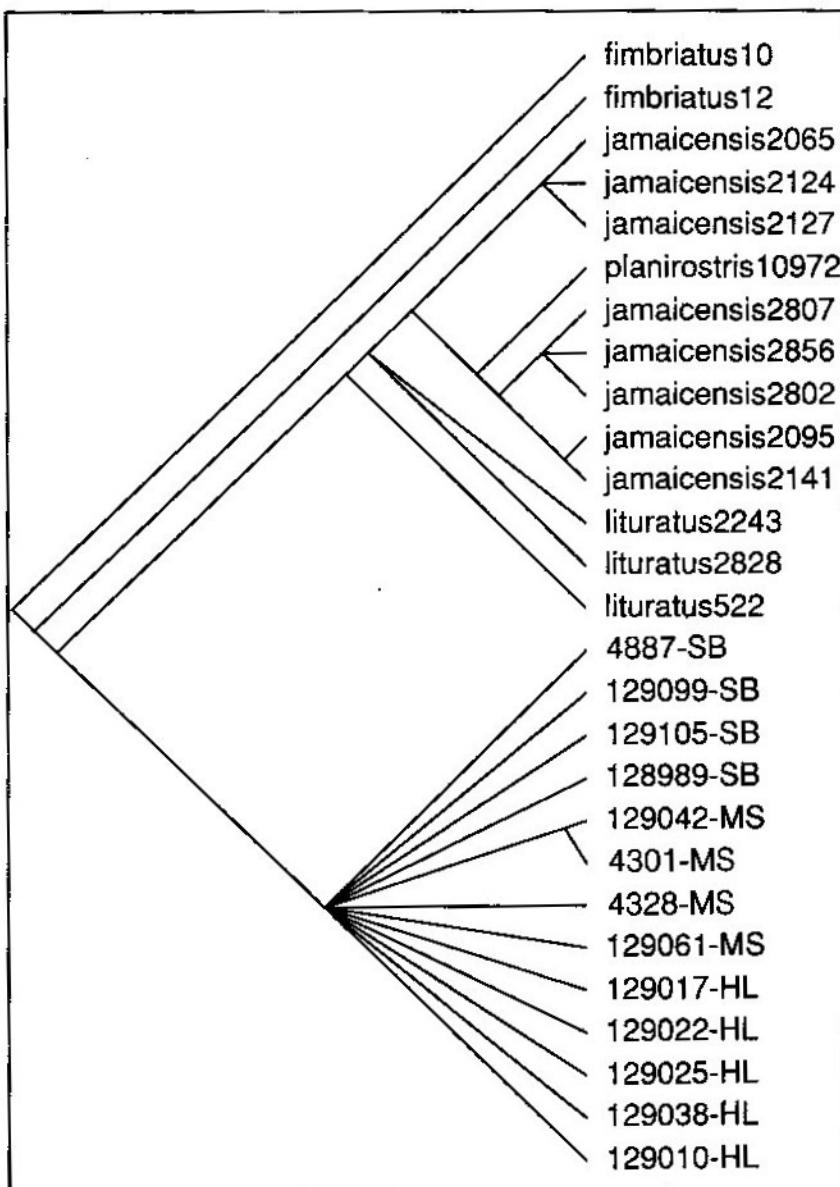


Fig. 2. UPGMA dendrogram of percent divergence in a 417 base-pair region of the mitochondrial genes for ATPase 8 and ATPase 6. The coefficient of cophenetic correlation is 0.97. Numbers refer to Field Museum and Museo de Historia Natural catalogue numbers of *Artibeus fraterculus*. Locality abbreviations are: SB, San Bartolomé; HL, Hacienda Limón; and MS, Monteseco.

the 49 variable sites; only two transversions were observed. Twenty of the substitutions resulted in amino acid replacements.

Percent sequence divergence was used in a genetic distance analysis. Divergence values among samples ranged from 0, in the case of several samples of *A. fraterculus* that had identical base sequences, to a high of 0.11, separating an *A. fimbriatus* from an *A. obscurus*. However, only 110 b.p. of sequence were obtained from the last individual. Average interspecific divergence was about 0.05. The distance matrix was subjected to a UPGMA cluster analysis, which identified *A. fimbriatus* samples as the most divergent of those analyzed. Conspecific samples tended to be nearest neighbors, although samples identified as *A. jamaicensis*, *A. planirostris*, and *A. obscurus* were intermixed. All *A. fraterculus* samples formed a single cluster before joining other *Artibeus*. Contrary to expectation, the cluster of *fraterculus* samples did not join to one of *A. jamaicensis*. Rather, the cluster of *fraterculus* joined with a cluster comprising *fimbriatus* (0.053), and this cluster joined at a slightly higher level (0.058) with the remainder. Numerous ties limit the resolution of this analysis, especially with regard to the resolution of relationships among samples of *A. fraterculus*.

Another cluster analysis was conducted, employing all *fraterculus* samples with single representatives of other taxa to maximize information relating to the divergence of *fraterculus* samples (Fig. 2). Here, *fraterculus* samples cluster together, then with a group containing *planirostris*, *jamaicensis*, and *lituratus*; *fimbriatus* represents the basal element of this analysis.



**Fig. 3.** Strict-consensus tree resulting from phylogenetic analysis of substitutions at 49 variable sites. The tree requires 67 steps. Numbers after species names refer to specimen numbers (see Appendix); other conventions as in Fig. 2.

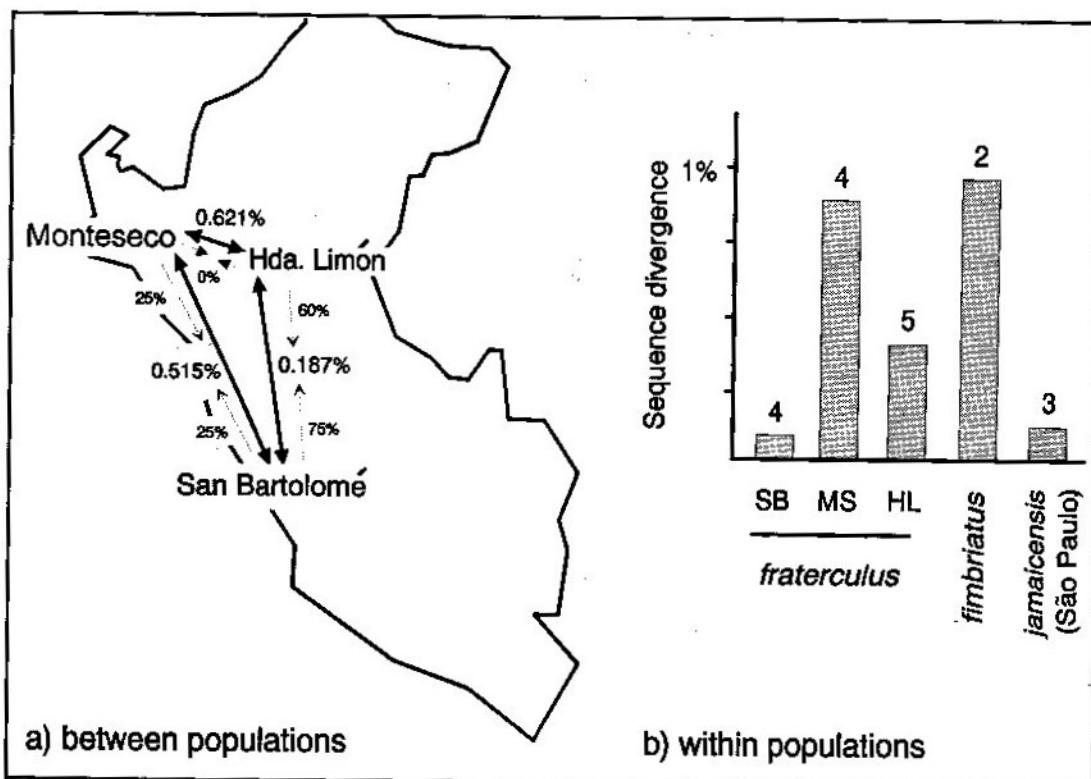
Within *fraterculus*, most specimens from San Bartolomé (sample 1 in Fig. 1) are joined with members of Hacienda Limón (sample 3), whereas another individual from San Bartolomé clusters with members of Monteseco (sample 2). All of the clusters in this analysis save one containing two individuals from Monteseco proved to be geographically heterogeneous. The topology of this tree fails to support the area relationships predicted in Fig. 1.

A very similar tree topology results from phylogenetic analysis of the same data. *A. fimbriatus* was treated as an outgroup because of its high average divergence from other species. Substitutions at the 49 variable sites were analyzed using the TBR, MULPARS, and heuristics options of PAUP. A total of 2,110,211 rearrangements produced 250 trees with 67 steps; the

strict consensus of these trees is shown in Fig. 3. Again, *A. fraterculus* samples constitute the sister-group to all Amazonian taxa, with *A. fimbriatus* as the sister to the ensemble. Relative to *A. fraterculus*, samples identified as *A. jamaicensis*, *A. planirostris*, and *A. lituratus* show much more consistent hierarchical structure (i.e., resolved branches in consensus analysis). Obviously, *fraterculus* samples do not show the geographic structure predicted in Fig. 1.

A refined analysis of divergence among samples of *fraterculus* was undertaken to detect geographic patterns within this species. Mean sequence divergence among three populations of *A. fraterculus* (sample size in parentheses) is shown in Fig. 4: San Bartolomé (n=4), Monteseco (n=4), and Hacienda Limón (n=5). Sequence divergence between individuals from San Bartolomé and Hacienda Limón averages about a third as great as between other population pairs, despite the 595 km distance and the Andean cordillera that separate them. On the other hand, only 120 km separate Hacienda Limón from Monteseco and the intervening Andean passes are substantially lower here, yet sequence divergence averages 0.62%. There is no evidence here for a colonization corridor through the Huancabamba Deflection.

Lack of correlation between genetic and geographic distance can be related to differences in genetic variability between populations (Fig. 4) and the distribution of mitochondrial haplotypes (Table 1). Two DNA sequences were found in the four individuals from San Bartolomé; one



a) between populations

b) within populations

Fig. 4. Sequence variation among and within populations of *Artibeus fraterculus*: a.) analysis of sequence divergence (percent substitutions at surveyed sites) among three populations. Solid lines and larger fonts indicate mean percent sequence divergence between population pairs. Dotted lines and smaller fonts give the proportions of individuals in each population sample that were identical in base sequence to one or more individuals in another population. b.) within population analysis, comparing levels of individual variation in *A. fraterculus* populations to that found in related species of *Artibeus*.

**Table 1.** Geographic and taxonomic distribution of mitochondrial haplotypes of *Artibeus* in the region of ATPase 8 and ATPase 6. Detailed information on provenience is given in the Appendix. Sample number refers to Fig. 1.

Species	haplotype	Catalogue number	Source	Sample no.
<i>fraterculus</i>	A	MUSM 4887	San Bartolomé	1
	A	FMNH 129099	San Bartolomé	1
	A	FMNH 129105	San Bartolomé	1
	A	FMNH 129022	Limón	3
	A	FMNH 129025	Limón	3
	A	FMNH 129038	Limón	3
	B	FMNH 128989	San Bartolomé	1
	B	FMNH 129061	Monteseco	2
	C	FMNH 129042	Monteseco	2
	C	MUSM 4301	Monteseco	2
	D	MUSM 4328	Monteseco	2
	E	FMNH 129017	Limón	3
	F	FMNH 129010	Limón	3
<i>fimbriatus</i>	G	MZUSP (SFC10)	Southeastern Brazil	-
	H	MZUSP (SFC12)	Southeastern Brazil	-
<i>jamaicensis</i>	I	MZUSP (BDP2065)	Amazon Basin	-
	J	MZUSP (BDP2124)	Amazon Basin	-
	K	MZUSP (BDP2127)	Amazon Basin	-
	L	MZUSP (BDP2802)	Southeastern Brazil	-
	M	MZUSP (BDP2807)	Southeastern Brazil	-
	N	MZUSP (BDP2856)	Southeastern Brazil	-
	O	FMNH 129111	Eastern versant, north	4
<i>lituratus</i>	P	MZUSP (BDP2243)	Amazon Basin	-
	Q	MZUSP (BDP2828)	Southeastern Brazil	-
	R	MZUSP (BDP2095)	Amazon Basin	-
<i>jamaicensis/obscurus?</i>	S	MZUSP (BDP2141)	Amazon Basin	-
	T	MVZ 166533	Eastern versant, south	5

of these also appeared in an individual from Monteseco, and the other haplotype, shared by three individuals, was also found in three individuals from Hacienda Limón (Fig. 4). Thus, bats from San Bartolomé exhibited no unique haplotypes. Identical sequences in 75% of this sample and 60% of that from Hacienda Limón accounts for the very low genetic divergence between them. On the other hand, three different sequences were found in four individuals from Monteseco, only one of which was shared, accounting for its high levels of divergence. Mean divergence within populations of *fraterculus* is shown in Figure 4b alongside similar population estimates for other species. Because of the distribution of shared haplotypes (Table 1), sequence divergence among individuals from the Monteseco population is greater than that between any pair of *fraterculus* populations.

## DISCUSSION

### GENETIC RELATIONSHIPS

Data and analyses presented in this paper offer no support for the hypothetical area cladogram (Fig. 1). Despite our use of several Amazon Basin and Atlantic Forest species of *Artibeus*, we were unable to ally the Western Slope endemic *A. fraterculus* to any one of these. Nor is there evidence for deriving the two Western Slope samples from the Marañón valley population. Rather, phenetic and phylogenetic analyses suggest that the divergence event that gave rise to *A. fraterculus* predated speciation of *Artibeus* in the Amazon.

It is often found that insular and geographically peripheral populations exhibit low genetic variability, whether measured as heterozygosity, mean polymorphism, alleles per locus, or in numbers of mitochondrial haplotypes (Patton, 1984; Ashley & Wills, 1987; Fooden & Lanyon, 1989; Sullivan, in press). Reduced variability in nuclear genes can be readily correlated with the small population sizes that peripheral and isolated populations typically exhibit (Brown, 1984), thence to reduced numbers of mutations and higher rates of drift (Wright, 1978). In addition, factors such as founder effects, differential dispersal by males, reduced effective population sizes, and stochastic lineage extinctions might further erode mt-DNA variability relative to nuclear variability in insular populations (Ashley & Wills, 1987). Thus, mitochondrial haplotypes suggest that both the Hacienda Limón and San Bartolomé populations may be peripheral or isolated. The greatest diversity of haplotypes in *A. fraterculus*, where variation is not limited by small population size, infrequent gene flow, or founder effects, appears to be in northern Peru on the Western Slope. Chapman (1926, p. 72) also noted greater variation in birds from the coast, relative to the Marañón valley and used this pattern to postulate western origins for avian members of this biota.

We were unable to resolve the interrelationships of Amazonian *Artibeus* because of current difficulties in identifying and delimiting species. Tremendous geographic variation in widespread species such as *A. jamaicensis*, polymorphism in taxonomic characters (e.g., presence-absence of third molars), and the discovery of new or previously unrecognized species all contribute to this confusion. Handley (1987, 1989, in press) and coworkers continue to resolve this picture, so we defer conclusions regarding the relative positions of *jamaicensis*, *planirostris*, *obscurus*, and *lituratus* except to say that all appear to be more closely related to one another than any is to *A. fraterculus* or to *A. fimbriatus*. Additionally, several species of *Artibeus* not analyzed here may be closer relatives of *A. fraterculus*. Patten (1970) argued that *fraterculus* was allied with two Middle American species *A. hirsutus* and *A. inopinatus* in a clade distinct from *jamaicensis* and *planirostris* on one hand and *lituratus* on another. The position of *A. amplius* Handley, 1987, newly described from the Venezuelan llanos, also needs to be resolved.

### BIOGEOGRAPHIC IMPLICATIONS

Low sequence divergence between Western Slope and Marañón populations of *Artibeus fraterculus* suggests that this species may be able to disperse through the western passes. Divergence between Western Slope and Marañón populations is even lower than the within-population divergence of individuals at Monteseco (Fig. 4). Frequent dispersal in this region is also suggested by our collecting this species 12 km SSW of San Miguel in Cajamarca, at 1830 m elevation, at a site intermediate to the Monteseco and Hacienda Limón populations. Evidently,

*A. fraterculus* is not limited to low elevation forests and may achieve near-continuous distributions in inter-Andean valleys near the deflection.

A review of *A. fraterculus* specimens in museum collections shows that this species occurs in favorable habitats as high as 2800 m near Huaylas, Ancash, on the Western Slope (MUSM 1528). Many other mammals inhabiting both the lower Marañón valley and the Western Slope have similar elevational ranges. Pearson (1982) showed that several species of mice (*Phyllotis amicus*, *P. andium*, *Akodon orophilus*, and *A. mollis*) occur in both areas, as well as the intervening highlands. Pacheco & Patterson (1992) found that a simple isolation-by-distance model explained electrophoretic variation in *Sturnira erythromos* populations from the same localities studied here. Geographic distance between localities explained a significant amount of genetic variation, suggesting that specific geographic features (e.g., Andean passes) play a subordinate role in the differentiation of these higher-elevation bats. In fact, no species of lowland mammals are known to replace others on the east and west sides of the Huancabamba Deflection.

Palynological evidence also suggests that western passes in the Huancabamba Deflection played a minor role in the colonization of the Western Slope by lowland taxa during the Pleistocene. Late-glacial temperatures in Panama were roughly 5°C lower than at present, judging from a 650 m forest that resembled in composition those now found at 1500-1800 m (Piperno *et al.*, 1990). Data from two sites in Amazonian Ecuador suggest that, 30,000 years ago, temperatures in that area were as much as 7.5°C lower than today (Bush *et al.*, 1990). Bush *et al.* also documented a sequence of cold-dry climates >30,000 years BP, followed by a cool-moist period lasting at least 4,000 years, giving way to cold-dry climates. This same sequence of events during the latest Pleistocene glaciation has also been documented in tropical Africa (e.g., Taylor, 1990), and a 3.5 million year pollen sequence from the basin of Bogotá (Hooghiemstra, 1989) indicates no significant amelioration of highland temperatures in the recent past. In all these scenarios, temperature depressions during glacial episodes would have led to the contraction, not expansion, of low-elevation forests, meaning the Huancabamba Deflection (and other Andean passes) would have been effectively 700-1100 m higher than they are today (Liu & Colinvaux, 1985). Such changes would have rendered the passes all but insurmountable to most lowland species. However, cool, moist climates during the Pleistocene would have ameliorated the habitat barrier posed by the Marañón valley to the western dispersal of mesophilic species. This seems to be the most plausible mechanism for the colonization of the Western Slope by eastern taxa (see Haffer, 1967; Czaplewski, 1990).

In an analysis of plants of the Colombian Chocó, Gentry (1982) found little evidence for trans-Andean dispersal by plants. Nearly all of the species in the Río Palenque flora that are found in Amazonia also occur in Panama; only 4% of the Río Palenque flora are Amazonia-Chocó disjuncts. Colonization through lowland habitats at the northern end of the Andes is clearly implicated in these patterns, probably via the Río Atrato and Río San Juan, which mark the axis of the Bolívar geosyncline (see Hershkovitz, 1972; Alberico, 1990a). The southern limits of this northern Pacific biota coincide with major ecological changes. The Andes in Colombia mostly lie within the Equatorial trough; as a consequence, annual precipitation follows a bimodal distribution and the lower slopes (500-1500 m) do not suffer regular moisture deficits. In Southern Ecuador, however, this bimodal precipitation pattern changes to a unimodal one, characterized by a pronounced dry season extending from April to August and associated moisture deficits (Simpson, 1979).

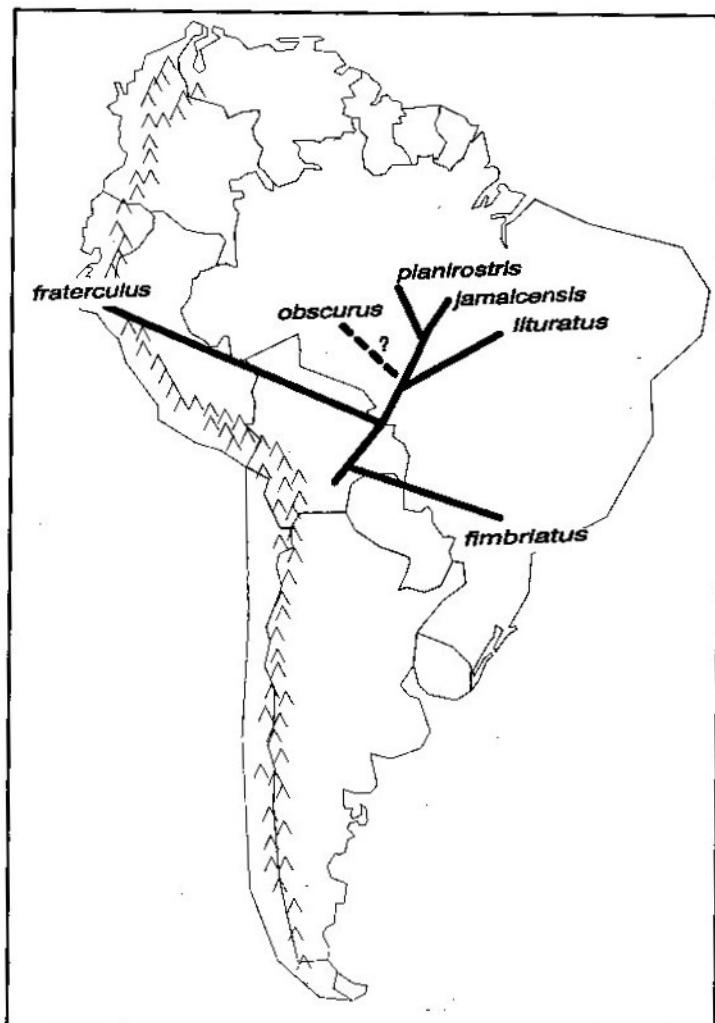
Interestingly, the 35 trans-Andean disjuncts in the Río Palenque flora include a number of dry forest species that may have crossed the Andes through the Marañón valley (Gentry, 1982).

The arid Marañón valley appears to have acted as an east-west filter barrier, preventing the dispersal of forms dependent on mesic forest, but permitting more xeric-adapted taxa to cross (see also Table 3 in Koopman, 1978). These same taxa are well suited for crossing the arid passes of the Huancabamba Deflection. Thus, the arid Marañón valley marks the eastern limits of the Western Slope biota (see also Chapman, 1926; Haffer, 1967).

### ALTERNATIVE BIOGEOGRAPHIC HYPOTHESES

Data from *Artibeus* provide strong evidence to reject the notion that this species arose from an Amazonian ancestor during Pleistocene climatic fluxes. Certain other members of this biota are so distinctive that their relationships, if any, to Amazonian taxa are unclear (e.g., *Tomopeas*, *Platalina*). For these species at least, alternate biogeographic scenarios must be considered.

An alternative hypothesis compatible with our data is that this species, and many other elements of the Western Slope biota, originated via Andean orogeny in the Pliocene or early



**Fig. 5.** Phylogenetic relationships among fig-eating bats, genus *Artibeus*, in relation to regions of endemism in South America. Divergence of Amazonian bats appears to be a recent phenomenon, predicated by the divergence of *fraterculus* on the Western Slope. According to this analysis, the Atlantic Forest region of Southeastern Brazil is home to the sister-species to all other *Artibeus* analyzed, *A. fimbriatus*. The phylogenetic positions of other regional endemics, especially the *Llanos* endemic *A. amplus* and Middle American *A. hirsutus*, *A. intermedius* and *A. inopinatus*, remain unresolved.

Pleistocene, prior to the divergence of Amazon Basin taxa. According to Simpson (1979), Andean uplift to elevations in excess of 2000 m was not achieved until the last 2-5 million years. Moreover, there is accumulating evidence that much of the Amazon Basin was flooded by a vast freshwater lake during the late Pleistocene (Campbell, 1990). This would have prevented allopatric divergence of terrestrial taxa for much of the middle Pleistocene. Pliocene vicariance of an ancestral form that gave rise to *fraterculus*, and late Pleistocene divergence of *jamaicensis*, *planirostris*, and *lituratus*, agrees well with patterns of divergence documented in this paper. Alberico (1990b) offered a similar vicariant explanation for diversification of bats of the genus *Vampyrops* (=*Platyrrhinus*) in the Chocó of Colombia. Both cases appear to document Haffer's (1967) hypothesis of "pre-Andean" components of the Arid Pacific biota.

Direct corroboration of this hypothesis is difficult, given the paucity of South American bat fossils (Koopman, 1982). However, should fossil *Artibeus* be recovered, *A. fraterculus* is sufficiently distinctive morphologically that its remains could be reliably distinguished. More hopeful is the use of "molecular clocks," which presents certain other analytical problems. Also needed are broader taxonomic surveys (see below).

A second hypothesis is that the Western Slope biota represents a southern derivative of the Middle American biotic province. Koopman (1982) placed the southern limits of this biota in northernmost Peru in Piura, but individual components of this biota range farther south. For example, opossums of the genus *Didelphis* are found as far south as Lima (MUSM specimen from Bosque de Zaraté), and may range into Ica and Arequipa. More highly vagile species range considerably farther south in favorable microhabitats within the Peruvian and Atacama deserts. Hellmayr (1932) recorded several birds in northern Chile (Tacna and Tarapacá) that are typical of Ecuador and northern Peru: *Volatinia jacarina peruviensis*, *Pyrocephalus rubinus obscurus*, *Crotophaga sulcirostris*, and *Zenaida asiatica meloda*. Campbell (1982) postulated late-Pleistocene climates with annual monsoon-type rains in the northern Peruvian desert. Such a climate would have permitted Middle American and western Colombian species to colonize western Peru, whereas modern climates would have fragmented these distributions into remnant pockets situated in the most favorable microhabitats.

To test this distributional hypothesis using *Artibeus*, phylogenetic analyses of the Middle American species (*hirsutus* and *inopinatus*) are needed. The hypothesis would be corroborated if *fraterculus* and one or both of the Middle American taxa formed a distinct clade, sister to Amazonian taxa. It would be refuted if *hirsutus* and *inopinatus* were members of the clade defined here by Amazonian taxa. Phylogenetic studies of other groups of bats, especially the Glossophaginae to determine the systematic position of the Western Slope endemic *Platalina*, would also be useful in evaluating this hypothesis.

#### ACKNOWLEDGMENTS

Field work for this study was supported by the Eppley Foundation, a grant-in-aid of research from the American Society of Mammalogists (to V.P.), and the Barbara E. Brown Fund for Mammal Research, the Ellen Thorne Smith Bird and Mammal Study Center, and the Continental Coffee Fund of Field Museum of Natural History. M. A. Rogers, R. Arana and S. Fazzolari Corrêa provided indispensable assistance in the field. The generous cooperation and support of Drs. P. E. Vanzolini, H. de Macedo, and A. Sagástegui made fieldwork possible for us. We thank J. L. Patton and B. Stein of the Museum of Vertebrate Zoology for the loan of frozen tissues from Madre de Dios bats, and S. M. Lanyon for making his software available to us. Museum and laboratory portions of the work were supported in part by the National Science

Foundation (BSR-8501595 and BSR-8821834 to BDP; BNS-9008896 to MVA) and the E. T. Smith Fund of Field Museum. We thank C. J. Phillips and A. Williams for their generous help and cooperation in selecting the biochemical characters used in this paper. P. K. Austin deserves much credit for making the most of limited time in the biochemical lab, aided by the expertise of J. Hall. J. Hall and T. S. Schulenberg commented on the manuscript.

## LITERATURE CITED

- ALBERICO, M. S. 1990a. *A new species of pocket gopher (Rodentia: Geomyidae) from South America and its biogeographic significance*, pp. 103-111. In: Peters, G. & R. Hutterer, (Eds.), *Vertebrates in the Tropics: Proceedings of the International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the tropics, Bonn, June 5-8, 1989*. Alexander Koenig Zoological Research Institute and Zoological Museum, Bonn.
- ALBERICO, M. S. 1990b. *Systematics and distribution of the genus Vampyrops (Chiroptera: Phyllostomidae) in northwestern South America*, pp. 345-354. In: Peters, G. & R. Hutterer (Eds.), *Vertebrates in the Tropics: Proceedings of the International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the tropics, Bonn, June 5-8, 1989*. Alexander Koenig Zoological Research Institute and Zoological Museum, Bonn.
- ASHLEY, M. V. & C. WILLS. 1987. Analysis of mitochondrial DNA polymorphisms among Channel Island deer mice. *Evolution* 41: 854-863.
- BAKER, R. H. 1967. Distribution of Recent mammals along the Pacific coastal lowlands of the Western Hemisphere. *Systematic Zoology* 16: 28-37.
- BROWN, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- BUSH, M. B., P. A. COLINVAUX, M. C. WIEMANN, D. R. PIPERNO, & K.-B. LIU. 1990. Late Pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. *Quaternary Research* 34: 330-345.
- CABRERA, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia," Ciencias Zoológicas* 4(1): 1-307.
- CAMPBELL, K. E., JR. 1982. Late Pleistocene events along the coastal plain of northwestern South America, pp. 423-440. In: Prance, G. T. (Ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- CAMPBELL, K. E., JR. 1990. The geological basis of biogeographic patterns in Amazonia, pp. 33-43. In: Peters, G. & R. Hutterer (Eds.), *Vertebrates in the Tropics: Proceedings of the International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the tropics, Bonn, June 5-8, 1989*. Alexander Koenig Zoological Research Institute and Zoological Museum, Bonn.
- CHAPMAN, F. M. 1926. The distribution of bird-life in Ecuador: a contribution to a study of the origin of Andean bird-life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 55: 1-784.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism, pp. 49-84. In: Buckley, P. A., M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely, & F. G. Buckley (Eds.), *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs* 36.
- CZAPLEWSKI, N. J. 1990. Late Pleistocene (Lujanian) occurrence of *Tonatia silvicola* in the Talara Tar Seeps, Peru. *Anais Academia Brasileira de Ciencias* 62: 235-238.
- FOODEN, J. & S. M. LANYON. 1989. Blood-protein allele frequencies and phylogenetic relationships in *Macaca*: a review. *American Journal of Primatology* 17: 209-241.

- GENTRY, A. H. 1982. *Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge*, pp. 112-136. In: Prance, G. T. (Ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- GRAVES, G. R. 1988. Linearity of geographic range and its possible effect on the population structure of Andean birds. *Auk* 105: 47-52.
- GYLLENSTEN, U. B. & H. A. ERLICH. 1988. Generation of single-stranded DNA by the polymerase chain reaction and its application to direct sequencing of the HLA-DQA locus. *Proceeding of the National Academy of Science (USA)* 85: 7652-7656.
- HAFFER, J. 1967. Zoogeographic notes on the "nonforest" lowland bird faunas of northwestern South America. *El Hornero* 10(4): 315-333.
- HANDLEY, C. O., JR. 1987. New species of mammals from northern South America: fruit-eating bats, genus *Artibeus* Leach, pp. 163-172. In: Patterson, B. D & R. M. Timm (Eds.), *Studies in Neotropical Mammalogy: Essays in Honor of Philip Hershkovitz*. *Fieldiana (Zoology) (N.S.)* 39.
- HANDLEY, C. O., JR. 1989. The *Artibeus* of Gray 1838. *Advances in Neotropical Mammalogy* 1989: 443-468.
- HANDLEY, C. O., JR. 1991. The identity of *Phyllostoma planirostre* Spix, 1823 (Chiroptera: Stenodermatinae), pp. 12-17. In: Griffiths, T. A. & D. Klingener (Eds.), *Contributions to Mammalogy in Honor of Karl F. Koopman*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 206.
- HELLMAYR, C. E. 1932. The birds of Chile. *Field Museum of Natural History Zoological Series* 19: 1-472.
- HERSHKOVITZ, P. 1972. *The recent mammals of the Neotropical realm: a zoogeographic and ecological review*, pp. 311-431. In: Keast, A., F. C. Erk, & B. Glass (Eds.), *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. State University of New York Press, Albany, New York.
- HOOGHIEMSTRA, H. 1989. Quaternary and upper-Pliocene glaciations and forest development in the tropical Andes: evidence from a long high-resolution pollen record from the sedimentary basin of Bogotá, Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 72: 11-26.
- JONES, J. K., JR. & D. C. CARTER. 1976. Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera, pp. 7-38. In: Baker, R. J., J. K. Jones, Jr., & D. C. Carter (Eds.), *Biology of Bats of the New World family Phyllostomatidae. Part 1. Special Publications, The Museum, Texas Tech University* 10.
- KOOPMAN, K. F. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates* 2651: 1-33.
- KOOPMAN, K. F. 1982. Biogeography of the bats of South America, pp. 273-302. In: Mares, M. A. & H. H. Genoways (Eds.), *Mammalian Biology in South America. Special Publication, Pymatuning Laboratory of Ecology* 6.
- LAMAS, G. 1982. A preliminary zoogeographical division of Peru, based on butterfly distributions (Lepidoptera, Papilioidea), pp. 336-357. In: Prance, G. T. (Ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- LIU, K.-B. & P. A. COLINVAUX. 1985. Forest changes in the Amazon Basin during the last glacial maximum. *Nature* 318: 556-557.
- MORITZ, C., T. E. DOWLING, & W. M. BROWN. 1987. Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 269-292.

- ORTIZ DE LA PUENTE, J. 1951. Estudio monográfico de los quirópteros de Lima y alrededores. *Publicaciones del Museo de Historia Natural "Javier Prado," U.N.M.S.M.* (A)7: 1-48.
- OWEN, R. D. 1987. Phylogenetic analysis of the bat subfamily Stenodermatinae (Mammalia: Chiroptera). *Special Publications, The Museum, Texas Tech University* 26: 1-65.
- PACHECO, V. & B. D. PATTERSON. 1992. Systematics and biogeographic analyses of four species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae), with emphasis on Peruvian forms. In: Young, K. R. & N. Valencia (Eds.), *Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú. Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M.* (Lima) 21:57-81.
- PARKER, T. A. III, T. S. SCHULENBERG, G. R. GRAVES, & M. J. BRAUN. 1985. The avifauna of the Huancabamba Region, northern Peru, pp. 169-197. In: Buckley, P. A., M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely, & F. G. Buckley (Eds.), *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs* 36.
- PATTEN, D. R. 1970. *A review of the large species of Artibeus (Chiroptera: Phyllostomatidae) from western South America.* Ph.D. dissertation, College Station, Texas.
- PATTON, J. L. 1984. Genetical processes in the Galapagos, pp. 77-95. In: Berry, R. J. (Ed.), *Evolution in the Galapagos Islands. Biological Journal of the Linnean Society* 21 (1&2).
- PEARSON, O. 1982. *Distribución de pequeños mamíferos en el altiplano y los desiertos del Perú,* In: Salinas, P. (Ed.), *Zoología Neotropical. Actas del VIII Congreso Latinamericano de Zoología,* Mérida.
- PIPERNO, D. R., M. B. BUSH, & P. A. COLINVAUX. 1990. Paleoenvironments and human occupation in late-glacial Panama. *Quaternary Research* 33:108-116.
- RUNDEL, P. W., M. O. DILLON, B. PALMA, H. A. MOONEY, S. L. GULMON, & J. R. EHLERINGER. 1991. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* 13: 1-50.
- SANGER, F., S. NICKLON, & A. R. COULSON. 1977. DNA sequencing with chain terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 74: 5463-5467.
- SIMPSON, B. B. 1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America, pp. 157-188. In: Duellman, W. E. (Ed.), *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas* 7.
- SULLIVAN, R. M. In press. Evolutionary genetics and gene flow among populations of coniferous forest mammals in relation to macrohabitat distribution: a test of the dispersal hypothesis. *Evolution.*
- TAYLOR, D. M. 1990. Late Quaternary pollen records from two Ugandan mires: evidence for environmental change in the Rukiga Highlands of southwest Uganda. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 80: 283-300.
- TSCHUDI, J. J. VON. 1847. *Travels in Peru During the Years 1838-1842. On the coast, in the Sierra, across the Cordilleras and the Andes into the Primeval Forests.* English translation from the original German by Thomasina Ross, Wiley and Putnam, New York.
- TUTTLE, M. D. 1970. Distribution and zoogeography of Peruvian bats, with comments on natural history. *University of Kansas Science Bulletin* 49(2): 45-86.
- VUILLEUMIER, F. 1984. Zoogeography of Andean birds: two major barriers; and speciation and taxonomy of the *Diglossa carbonaria* superspecies. *National Geographic Society Research Reports* 16: 713-731.
- WRIGHT, S. 1978. *Evolution and the genetics of populations. Vol. 4. Variability within and among natural populations.* University of Chicago Press, Chicago.

## APPENDIX

Voucher specimens (either skins, skulls, and skeletons or alcoholic specimens) for specimens used in the genetic analyses are listed below. The following museum acronyms are used: FMNH = Field Museum of Natural History, Chicago; MUSM = Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima; MZUSP = Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo; MVZ = Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley.

*Artibeus fimbriatus*—BRAZIL: São Paulo; Estacao Biológica de Boracéia (MZUSP uncatalogued—SFC 10, SFC 12).

*Artibeus fraterculus*—PERU: Depto. Cajamarca; Prov. Celendín, Hacienda Limón, 6720' (FMNH 129010, 129017, 129022, 129025, 129038). Prov. Santa Cruz, Rio Zaña, 2 km N Monteseco, 4080' (FMNH 129042, 129061; MUSM 4301, 4328). Depto. Lima, Prov. Huarochirí, San Bartolomé, 1560 m (FMNH 129099, 129105; MUSM 4887) 1600 m (FMNH 128989).

*Artibeus jamaicensis*—Brazil: Rondônia; Cachoeira Nazaré, W bank Rio Ji-Paraná, 100 m (MZUSP uncatalogued—BDP 2065, BDP 2124, BDP 2127). São Paulo; Ilha do Cardoso, 10 m (MZUSP uncatalogued—BDP 2802, BDP 2807); Ilha do Cardoso, Rio Pereque, 300 m upstream (MZUSP uncatalogued—BDP 2856).

*Artibeus lituratus*—BRAZIL: Rondônia; Cachoeira Nazaré, W bank Rio Ji-Paraná, 100 m (MZUSP uncatalogued—BDP 2243). São Paulo; Ilha do Cardoso, 10 m (MZUSP uncatalogued—BDP 2828). PERU: Depto. Amazonas, Prov. Luya, Río Utcubamba, 15 km (by road) W of Pedro Ruiz, 3600' (FMNH 129111).

*Artibeus jamaicensis/obscurus?* BRAZIL: Rondônia; Cachoeira Nazaré, W bank Rio Ji-Paraná, 100 m (MZUSP uncatalogued—BDP 2095, BDP 2141).

*Artibeus planirostris*—PERU: Depto. Madre de Dios, Prov. Manú, Río Alto Madre de Dios opposite Salvación, Hacienda Erika, 350 m (MVZ 166533).

## **UN ANALISIS BIOGEOGRAFICO DE LA AVIFAUNA DE LOS BOSQUES DE QUEÑOA (*POLYLEPIS*) DE LOS ANDES Y SU RELEVANCIA PARA ESTABLECER PRIORIDADES DE CONSERVACION**

**por**

**JON FJELDSÅ**

*Zoologisk Museum,*

*Universitetsparken 15, DK-2100,*

*Copenhagen O., Dinamarca*

### **RESUMEN**

Grandes regiones de los páramos y punas andinas pudieron, alguna vez, haber estado cubiertas por bosques ralos, principalmente de *Polylepis*, pero el impacto humano ha generado, en la actualidad, una distribución fragmentada de estas forestas. En todas las regiones de los Andes, las aves de hábitats adyacentes invadieron los fragmentos de bosques de *Polylepis*. En el Perú y Bolivia, las poblaciones de aves de bosque fueron aisladas en refugios pleistocénicos boscosos dominados por *Polylepis*, distantes de la húmeda zona cis-andina y de los bosques arbustivos bolivianos, permitiendo así especializaciones para este hábitat. Las especializaciones incipientes pudieron haber sido reforzadas por aislamientos posteriores dentro de la puna.

Debido a la fragmentación del hábitat, muchas aves de bosque muestran actualmente distribuciones relictuales. La protección eficiente de la biodiversidad podría alcanzarse en un mínimo de áreas bien manejadas, si los esfuerzos fueran concentrados en las zonas altoandinas adyacentes a los refugios pleistocénicos boscosos propuestos. Así tenemos que las parcelas estudiadas más diversas, ubicadas cerca de Cochabamba en Bolivia, en las laderas orientales de la Cordillera Blanca y al este de Abancay en el Perú, presentan en total el 57% de todas las especies endémicas y el 65% de todas las aves terrestres de la lista roja, de la zona altoandina de Bolivia y Perú. Muchas otras áreas ricas en especies de aves están caracterizadas principalmente por presentar especies de amplia distribución y fácil adaptación, y no por las especies restringidas a áreas pequeñas o muy especializadas, y por consiguiente más vulnerables a los cambios del hábitat.

### **ABSTRACT**

The páramo and puna zones may once have been covered by woodlands, mainly of *Polylepis*, but human impact has now led to a highly patchy distribution. Birds of adjacent habitats invaded the *Polylepis* patches in all parts of the Andes. In Peru and Bolivia, populations of woodland birds were isolated in *Polylepis*-dominated, Pleistocene woodland refuges away from the humid cis-Andean zone and scrub forest in Bolivia, permitting the development of specializations to this hábitat. Incipient specializations may have been reinforced by later isolation within the puna.

Because of hábitat fragmentation, many woodland birds now show relictual distributions. Efficient protection of biodiversity could be achieved if efforts were concentrated in highland areas adjacent to the proposed Pleistocene woodland refuges. Thus, the most diverse study plots, located near Cochabamba, Bolivia, and in Peru to the east of Abancay and on the east slope of the Cordillera Blanca, had in total 57% of all endemic species and 65% of all red-listed landbirds of the high Andean zone of Bolivia and Peru. Many other bird-rich areas are characterised mainly by widespread and adaptable species, rather than those species whose restriction to a small area or whose specialization, make them vulnerable to hábitat changes.

## INTRODUCCION

Los páramos y punas Andinos están interrumpidos por pequeños bosques aislados de las forestas continuas de la ceja de selva, los que se pueden extender hasta los 5000 m de altitud en forma arbustiva. La mayoría de estos bosques (queñoales) están dominados por áboles del género *Polylepis* (queñoa), aunque en algunos se encuentran mezclados con áboles de *Gynoxys* y arbustos de varias especies, o presentan algunos áboles de *Buddleia* y *Escallonia* o plantas de *Puya raimondii*.

Los botánicos han dado varias explicaciones microclimáticas a la ocurrencia fragmentada de *Polylepis* (Simpson, 1979). Sin embargo, Ellenberg (1958) ha sugerido que son remanentes de un hábitat antes ampliamente distribuido, y que gran parte de las estepas andinas son hábitats modificados por el hombre. Estudios recientes (Jordan, 1983; Fjeldså, 1987) sugieren una amplia tolerancia ecológica para ciertas especies de *Polylepis*, las que serían capaces de crecer en los bordes de altiplanos andinos y también dentro de algunas zonas de la punas. En la actualidad, en algunos lugares se pueden encontrar manchas de *Polylepis* aparentemente distribuidas al azar en zonas de pajonales uniformes y semidesérticas. Por eso, la razón principal de la restricción espacial de *Polylepis* a quebradas, precipicios y terrenos rocosos en otras partes de los Andes, parece deberse a la protección que estos sitios ofrecen contra la quema, el pastoreo y la extracción de leña.

La mayoría, sino todos, de los hábitats del páramo y puna probablemente son "paisajes culturales" (Legaard, en prensa), es decir ecosistemas robustos mantenidos en ese estado por la incesante perturbación del hombre, y en los que su biota está compuesta de especies fuertes y adaptables. En consecuencia, especies sensibles y especializadas permanecen restringidas a fragmentos de hábitat no muy modificados.

Debido a la fuerte presión sobre estos relictos de hábitat, el riesgo de su desaparición es inminente, por lo que es de gran importancia la realización de estudios sobre su biota. Considerando esta urgencia, las prioridades para la conservación de su diversidad biológica tienen que ser determinadas a partir de los análisis de aquellos grupos taxonómicos que puedan ser registrados casi en su totalidad.

El presente estudio hace un resumen de los patrones biogeográficos y de diversificación de la avifauna de los queñoales (ver Fjeldså, en prensa b) y sobre la base de éstos se proponen localidades con prioridad para su conservación.

## MATERIALES Y METODOS

Datos ornitológicos fueron registrados en más de 400 lugares en altitudes superiores a los 3500 m en el Ecuador, Perú y Bolivia, principalmente por el autor y N. Krabbe (Fjeldså, 1987). Además se consideró la información de Frimer & Nielsen (1989). Visitas de dos días parecen proporcionar un adecuado registro de la avifauna presente en el lugar, ya que pocas especies nuevas son encontradas durante el segundo día, y la mayoría de las adiciones posteriores son de especies visitantes. Estos resultados fueron complementados con datos obtenidos de la mayoría de especímenes de aves altoandinas depositados en colecciones de museos (ver Fjeldså & Krabbe, 1990 para una lista completa de las instituciones visitadas), y de listas de aves publicadas (especialmente Vuilleumier & Simberloff, 1982). En la Figura 1 se muestran las localidades consideradas y nombres geográficos más importantes.

Las descripciones del hábitat elaboradas durante los estudios de campo, fueron complementadas por el examen de mapas topográficos, mapas de satélite y de algunas imágenes LANDSAT.

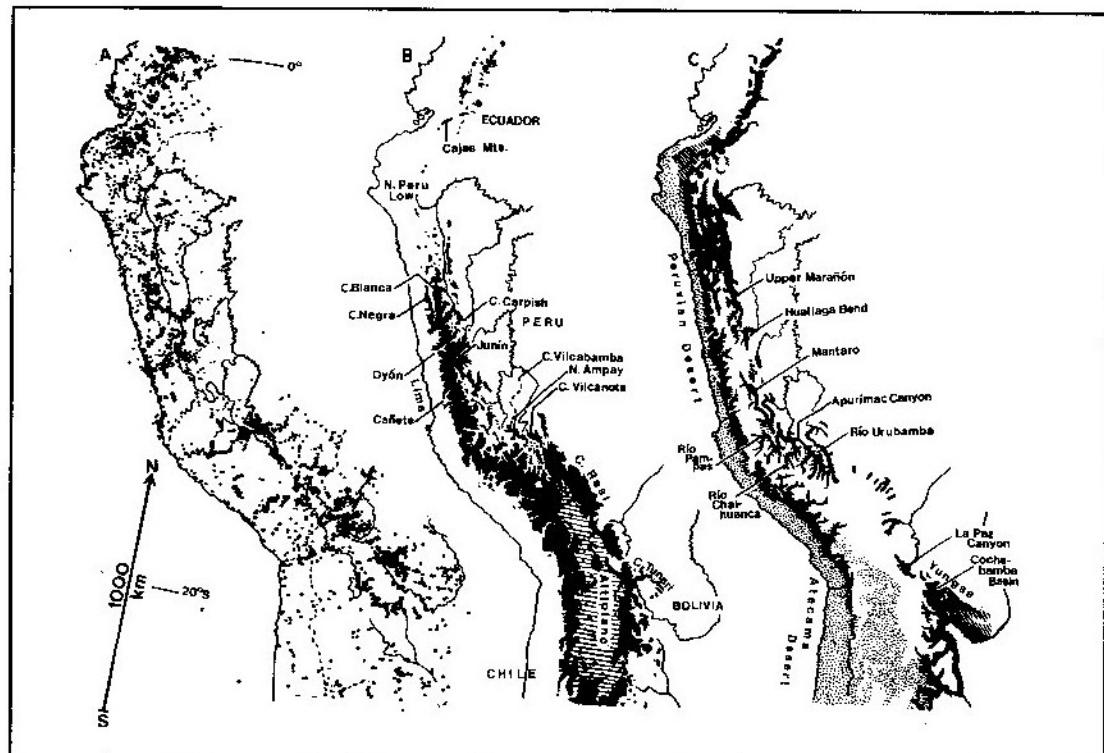


Fig. 1. Lugares de recolección de información ornitológica en la zona Andina, desde Ecuador hasta la frontera sur de Bolivia (a). Los lugares geográficos importantes están indicados en los mapas de la derecha (b,c).

Para el análisis biogeográfico se elaboraron mapas de distribución (Figs. 2 y 3) asumiendo que una especie se distribuye de manera continua en hábitats homogéneos entre registros adyacentes, a menos que ésta no fuera reportada en una zona intermedia con hábitat adecuado. Los patrones biogeográficos generales fueron estudiados sobreponiendo las distribuciones de especies en cuadriculas de 25 x 25 km.

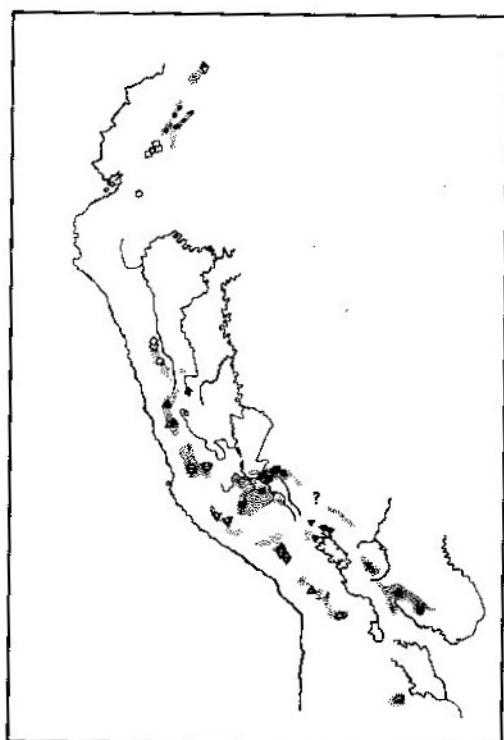
Las relaciones sistemáticas de los taxa fueron establecidas en base a las sinapomorfías asumidas y no por la similaridad general, y fueron utilizadas para correlacionar la distribución de los taxa hermanos.

## RESULTADOS

### DIFERENTES NIVELES DE ESPECIALIZACION A LOS BOSQUES DE POLYLEPIS

Los queñoales más húmedos y musgosos tiene un suelo profundo y fértil, una riqueza de hierbas, arbustos y enredaderas, y una gran variedad de insectos. La estructura compleja de los árboles de *Polylepis* (nanófilos, con numerosas envolturas foliares viejas y con corteza gruesa, áspera y densamente laminada), provee diversos nichos alimentarios para las aves.

Más de 100 especies de aves concurren regularmente a los queñoales, existiendo un rango continuo de especializaciones, desde visitantes oportunistas (e.g., colibríes de la ceja de selva) hasta 15 a 20 especialistas a los bosques de *Polylepis* u otros bosques de la zona. Muchas aves de los pajonales adyacentes se alimentan en los bordes de los queñoales o dentro de bosques



**Fig. 2.** Ejemplos de distribución fragmentada de *Oreomanes fraseri*, especie ampliamente distribuida que está adaptada a bosques de *Polytela*. Esta parece estar presente en los queñoales de las áreas sombreadas. El examen de 120 especímenes existentes en museos mostró diferencias sutiles en coloración o patrón de plumaje. Se distinguen 15 poblaciones representadas por símbolos diferentes (Vuilleumier 1984 y colectas recientes).

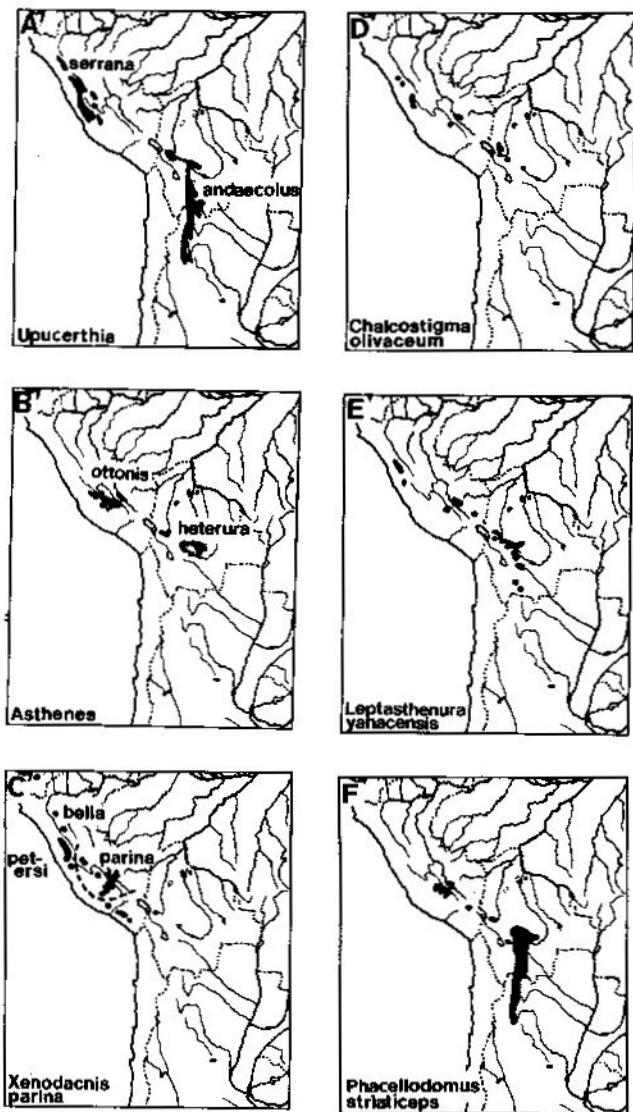
más abiertos y arbustivos, y pueden utilizar las copas densas de los árboles como refugio (reposo y anidación). Entre los especialistas, las trepadoras *Oreomanes fraseri* y *Leptasthenura xenothorax*, se alimentan exclusivamente en las ramas y troncos de *Polytela*, buscando insectos y arañas al pelar la corteza; *Anairetes alpinus* capture insectos exclusivamente en las copas densas de *Polytela*; *Carduelis crassirostris* se alimenta preferentemente de las semillas y flores de *Polytela*. Otra especialización alimentaria es mostrada por *Chalcostigma staleyi*, *Xenodacnis parina* y *Poospiza altilicola*, que recogen áfidos y secreciones azucaradas del envés de las hojas de los arbustos de *Gynoxis*.

Mientras que las aves de los hábitats abiertos de la puna normalmente bajan a los valles adyacentes en períodos con nieve, las aves especialistas permanecen en los queñoales (Fjeldså, 1991). Estas aves no parecen ser afectadas por la nieve, aunque en las peores épocas se trasladan de sus lugares preferidos a los sitios más protegidos dentro de su "isla hábitat". A veces a ciertas aves adaptadas al *Polytela*, se les puede ver extraviadas en terrenos rocosos con pocos arbustos de *Polytela* o en matorrales de *Baccharis*, *Gynoxis*, *Miconia* o *Ribes*. En cambio, *Leptasthenura xenothorax*, *Anairetes alpinus* y *Oreomanes fraseri* casi nunca han sido vistas fuera de los queñoales.

Debido a la escasa movilidad de las aves especialistas de *Polytela* es posible que la biogeografía actual de éstas puedan reflejar la historia pasada de su hábitat.

## EFFECTOS DE LA FRAGMENTACION DEL HABITAT

Un análisis preliminar de cómo la avifauna de los queñoales es influenciada por la fragmentación del hábitat es dado por Fjeldså (en prensa a), y aquí se resume los puntos principales.



**Fig. 3.** Ejemplos de distribución de tres pares de aloespecies (a,b,c) y de tres especies con distribución cōjunta (d,e,f), donde la escasa diferenciación de las poblaciones indica una fragmentación reciente.

Los queñuales tienen en general una diversidad de aves considerablemente más alta que los hábitats abiertos que los rodean. La mayor diversidad se presenta en las partes húmedas de la puna que contienen varias manchas de bosques de *Polylepis* con abundancia de epífitos. En tales áreas, queñuales de sólo 2-5 ha de extensión, y además de barrancos con franjas de matorral, tienen 35-40 especies de aves cada uno.

Tanto los queñuales grandes, áridos y arbustivos, como los pequeños y aislados, pocas veces tienen más de 25 especies de aves. En general, el tamaño y el aislamiento de los bosques parecen ser menos significativos que la calidad del hábitat. Las aves especialistas de *Polylepis* muestran una capacidad notable para mantener su presencia en las pequeñas y aisladas islas de hábitat, dentro de "océanos" de ichu o de tolares. La baja diversidad de especies de aves en algunos fragmentos pequeños de bosque, puede deberse al efecto de la menor diversidad de

hábitats y a la aridificación que produce una reducida cubierta vegetal. Otro factor parece ser la invasión de especies adaptables y móviles que conforman la escasa comunidad de aves de la modificada estepa que los rodea. Los árboles de *Polylepis* cultivados cerca de las casas, se "llenan" con aves que suelen encontrarse en ambientes antropogénicos (e.g. *Troglodytes aedon* y muchos granívoros).

Las aves más vulnerables al aislamiento y fragmentación del hábitat son los frugívoros, Furnáridos trepadores y colibries especializados, especialmente aquellos con pico recto sea corto o largo. Por el contrario las especies de pico ligeramente curvado, sobre todo las del género *Oreotrochilus*, parecen no ser afectadas por la fragmentación del hábitat.

## PROVINCIAS FAUNISTICAS

Distribuciones geográficas de algunas especies adaptadas a *Polylepis* se muestran en las Figuras 2 y 3. Mientras la mayoría de aves de lugares abiertos de los Andes tienen una amplia distribución (excepto en el hábitat discontinuo del páramo del norte del Perú), las aves especialistas de los queñoales presentan como regla general una distribución fragmentada y restringida. La distribución fragmentada de *Oreomanes fraseri* (Fig. 2), refleja bien la distribución de su hábitat. Otras especies muestran una distribución evidentemente relictual, con considerables vacíos que sugieren extinciones locales (ejemplos en Fig. 3).

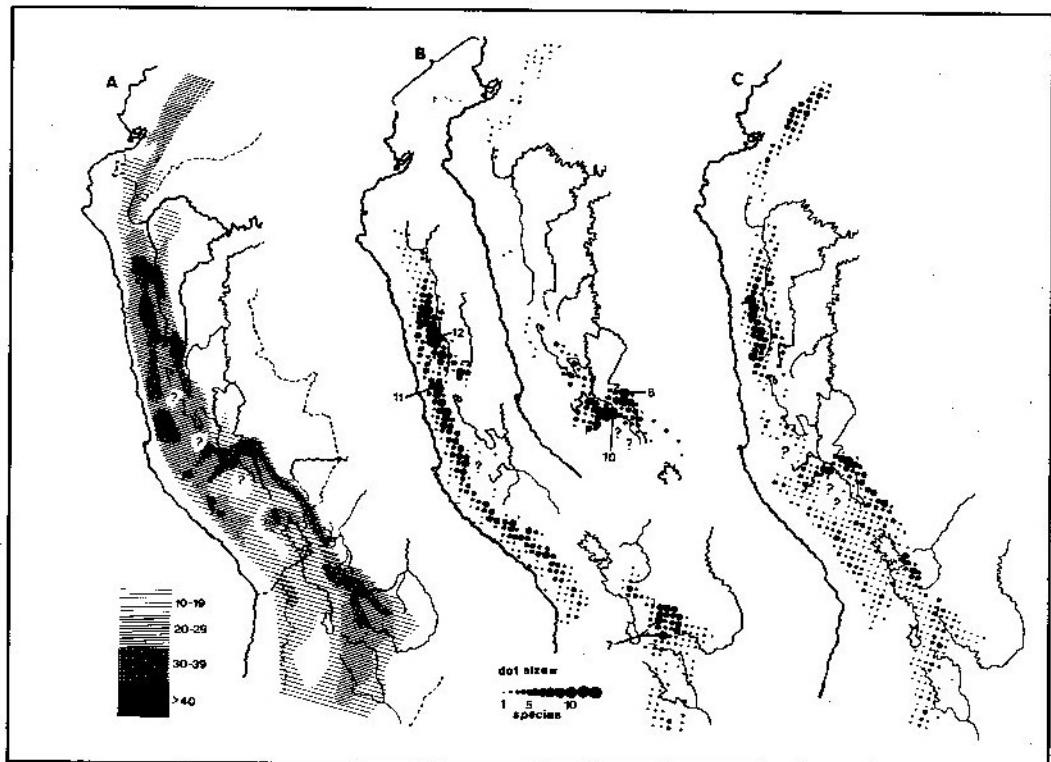
Más de 100 mapas de distribución de aves con más o menos fuerte afinidad a los bosques de *Polylepis* han sido superpuestos para producir mapas sumarios, de los cuales tres ejemplos se muestran en la Fig. 4. La riqueza total de especies en el Perú (Fig. 4a) alcanza a cerca de 40 por cuadrícula (25 x 25 km) en las áreas ubicadas entre los límites de los altiplanos y las vertientes andinas y en algunas cordilleras. Igual riqueza de especies se encuentra en los páramos ecuatorianos, especialmente si son incluidas las especies visitantes oportunistas de la zona de *Polylepis*. Sin embargo, las especies que están estrechamente asociadas a bosques de *Polylepis/Gynoxis* habitan casi exclusivamente el Perú y Bolivia (sólo *Chalcostigma stanleyi*, *Oreomanes fraseri* y *Xenodacnis parina* extienden sus rangos más allá del norte del Perú).

Las especies de distribución restringida se agrupan en ciertas áreas específicas (Fig. 4b,c). Otras zonas, como los bosques de los páramos y altiplanos, son habitados sólo por especies intrusivas provenientes de los hábitats adyacentes o por especies adaptables y de amplia distribución.

El centro del endemismo en el Perú occidental es complejo. Algunas especies endémicas tienen su centro en la cabecera del río Marañón (Cordillera Blanca), y otras en las vertientes andinas del departamento de Lima. Otras especies habitan ambos subcentros, pero con diferentes subespecies. Dos especies habitan solamente la parte sur hasta el extremo norte de Chile.

La mayoría de las aves endémicas del centro del Perú habitan las zonas altas en ambos lados del árido y profundo cañón del río Apurímac. Sin embargo, este valle representa una barrera de dispersión, que separa las subespecies de varias endémicas, además de especies con amplia distribución. Esta discrepancia indicaría que el centro de dispersión data de épocas en las cuales las zonas de vegetación ocupaban una posición más baja y en que bosques templados penetraban en las partes altas de los Andes llenando el cañón del Apurímac.

El centro de Cochabamba en Bolivia tiene, además de las especies mencionadas en la Figura 4b, algunas especies endémicas que habitan lugares abiertos o arbustivos subtropicales. Otras especies se extienden hacia el sur por la zona pre-Andina hasta Catamarca o más aún hasta Córdoba en Argentina, con cierta tendencia a la diferenciación de formas sureñas y nortefías.



**Fig. 4.** Distribución de la diversidad de aves (calculada por cuadriculas de 25 x 25 km) que regularmente habitan queñoales (a), de especies y megasubespecies endémicas a un área más pequeña (b), y que están distribuidas disjuntamente (c). En la siguiente lista las especies marcadamente adaptadas a *Polytropis* son señaladas con "\*" y las formas marcadamente especialistas con "\*\*\*". Las especies en la figura 4b son: 1) a lo largo de la Cordillera Occidental del Perú: *Metallura phoebe*, *Colaptes atricollis*, *Upucerthia serrana*\*, *Leptasthenura striata*\* y *L. pileata*\*\*, *Cranioleuca baroni*, *Asthenes pudibunda*, *Scytalopus magellanicus affinis*\*, *Zaratornis stresemanni*\*, *Mecocerculus leucophrys pallidior*\*, *Anairetes nigrorictatus*\* y *A. reguloides*, *Conirostrum tamarugense*\*, *Atlapetes nationi*, *A. seebohmi* y *A. rufigenis rufigenis*\*, *Incaspiza personata*, *Poospiza alticola*\*\* y *P. rubecula*. 2) en el Perú central: *Nothoprocta tacazanowskii*, *Aglaeactis castelnaudii*\*, *Oreonympha nobilis*, *Cinclodes (excelsior) aricomae*\*\*, *Leptasthenura xenothorax*\*\*, *Cranioleuca albicapilla*, *Asthenes ottonis* y *A. virgata*, formas innominadas de *Asthenes* y *Scytalopus*, *Xenodacnis p. parina*\*, *Atlapetes rufigenis forbesi* y *Poospiza caesar*. 3) en Bolivia: *Oreotrochilus adela*, *Upucerthia andaecola*\*, *Asthenes heterura*, *Diglossa carbonaria*, *Saltator rufiventris*, *Atlapetes fulviceps*, *Poospiza boliviiana* y *P. garleppi*\*. 4) en Ecuador: *Metallura baroni*\*, *Scytalopus (magellanicus) opacus* y *Chalcostigma herrani*. Las especies en la figura 4c son: *Oreotrochilus estella*, *Lesbia victoriae* y *L. nuna*, *Chalcostigma olivaceum*\* y *Ch. stanleyi*\*, *Leptasthenura yanacensis*\*\* y *L. andaecola*\*, *Phacellodomus striaticeps*, *Asthenes dorbigyni*, grupo *A. arequipae*\*, *A. flammulata* y *A. urubambense*\*, *Anairetes alpinus*\*\* y *Xenodacnis (parina) petersi* (incl. *bella*)\*.

Mientras que varias aves endémicas del centro de dispersión del Perú occidental están muy adaptadas a los queñoales, la mayoría de las especies endémicas de los centros del Apurímac y de Cochabamba son más bien típicas de hábitats arbustivos ubicados debajo de la puna.

## LECCIONES ACERCA DE CAMBIOS DINAMICOS

La débil diferenciación entre poblaciones de ciertas especies con distribución disjunta (Figs. 3 y 4c), indicaría conexiones faunísticas recientes. Vacíos en la distribución se presentan especialmente en la zona ubicada entre Ecuador y Perú; y entre la Cordillera Blanca (incluyendo montañas adyacentes de Huánuco y Pasco) y las montañas de Apurímac y Cusco. El vacío de distribución del Perú central está en una zona cuyas cimas alcanzan altitudes moderadas, interrumpida por valles hondos y áridos, y en general con una cubierta de nubes moderada, aún en su flanco oriental. Esta zona podría tener una capacidad particularmente baja para mantener poblaciones de aves adaptadas a hábitats húmedos de las grandes alturas, como *Anairetes alpinus*, *Chalcostigma olivaceum* y *Leptasthenura yanacensis* (Fig. 3).

Numerosas expansiones del rango de distribución local, fuera de la provincia faunística típica de una especie, ilustran las rutas potenciales de dispersión e intercambio faunístico en la zona altoandina. Varias especies de aves de hábitats de baja altitud, arbustivos y de matorrales espinosos, ascienden por los valles bolivianos y por los cerros circundantes a la cuenca de Cochabamba; algunas de las cuales llegan casi a los límites de la puna. Algunas poblaciones aisladas de especies de zonas bajas de Cochabamba, están diferenciadas como subespecies, lo que sugiere que las expansiones ocurridas en el pasado fueron seguidas por períodos de aislamiento.

*Phacellodomus striaticeps* (Fig. 3) habita el matorral espinoso desde el norte de Argentina hasta La Paz (ssp. *striaticeps*), en los valles del Cusco y de Apurímac (ssp. *griseipectus*) y también en los queñales de Lampa al oeste del Lago Titicaca (ssp. sin nombre). Este ejemplo muestra que las aves de matorrales han sido capaces de dispersarse através del Altiplano entre los valles de Bolivia y el Perú central.

Los datos de distribución muestran que algunas aves de la ceja de selva cis-Andina pueden llegar a las vertientes Pacíficas, no solamente cruzando los Andes por la depresión del norte del Perú, sino también utilizando los pasos entre Huánuco y el alto Marañón y del norte de Lima. Unas pocas aves típicas de la ceja de selva están establecidas en los queñales de las laderas del Marañón en la cordillera Blanca.

## VICARIANCIA DE TAXA HERMANOS

La distribución extensa y fragmentada de muchas de las aves que habitan bosques o matorrales altoandinos oculta los acontecimientos de vicariancia del pasado. Sin embargo, existen suficientes casos con superposición marginal, o alopatría, que revelan algunos patrones característicos de diferenciación.

De siete especies de aves especialistas de *Polyepis* con distribuciones amplias, cinco tienen sus parientes más cercanos en la ceja de selva, las que se distribuyen a lo largo de la zona cis-Andina, o principalmente en la parte Peruano-Boliviana. Superposiciones parciales de rangos de distribución entre taxa hermanos oscurecen la interpretación de las otras dos especies.

Las especies endémicas muestran numerosas conexiones faunísticas. Cuatro especies endémicas al oeste del Perú, tienen sus contrapartes más cercanas en la húmeda vertiente cis-Andina. El aparente taxon hermano de *Zaratornis stressemanni*, *Doliornis sclateri*, habita los bosques de Junín y Huánuco en el Perú y de Loja en el Ecuador. También existen estrechas relaciones entre los centros de endemismo mostrados en la Figura 4a, así como entre la avifauna del Chaco y de los matorrales pre-andinos de Bolivia y Argentina.

Hipótesis filogenéticas específicas sugieren los escenarios siguientes:

1) La especiación de la aves de la húmeda zona cis-Andina del Perú y su especialización a los bosques de *Polylepis* tuvo lugar después de una dispersión trans-Andina y su posterior aislamiento en las vertientes del Pacífico. Después de esta especiación, algunas de ellas se extendieron hacia áreas más grandes o más pequeñas de los altos Andes.

2) Aves del Chaco o de los matorrales pre-andinos de Bolivia y Argentina se adaptaron a la zonas altas durante el aislamiento de la cuenca de Cochabamba. Después de dispersarse a través del altiplano, quedaron aisladas en el Apurímac (la falta de una especie endémica en el Apurímac entre *Poospiza hypochondria* y *P. alticola* sugieren una extinción), la Cordillera Blanca o en las vertientes Pacíficas del departamento de Lima. Patrones similares han mostrado el clado *Cranioleuca* y la superespecie *Asthenes dorbignyi* (ver Fjeldså & Krabbe, 1990: 365-370). Otros grupos muestran también claramente parte de este patrón.

3) Similar a la anterior, pero con una aparente dispersión de las especies desde el norte, como son los casos de algunas poblaciones de la vertiente del Pacífico del Perú que representan las ramas más profundas de la filogenia (ilustrado por un clado de *Atlapetes* y por *Asthenes pudibunda*, *A. ottonis* y *A. heterura*).

4) La alternancia entre la dispersión a través del Perú central y del aislamiento de poblaciones en la cordillera Blanca (y algunas lugares adyacentes), montañas cercanas a Abancay en Apurímac y en la Cordillera Real, explican la diferenciación entre *Chalcostigma stanleyi* y *Ch. olivaceum*; *Leptasthenura pileata* y *L. xenothorax*; y *Xenodacnis parina* y *X. petersi*.

## ESCENARIOS DE EVOLUCION

### MODOS DE ESPECIACION

Probablemente ningún especialista de *Polylepis* se originó en los páramos, a pesar de la amplia ocurrencia de *Polylepis* durante el pleistoceno (van der Hammen & Cleef, 1986); debido a que estos bosques estuvieron siempre estrechamente relacionados a los bosques de menor altitud. Varias especies típicas de valles y laderas andinas, tanto endémicas como de amplia distribución, ascienden a los queñales adyacentes. A pesar de la posible selección disruptiva a través de los ecosistemas altitudinales, esta no parece haber ocasionado suficientes interrupciones del flujo de genes como para permitir una especiación. Dos casos con simpatría marginal y segregación altitudinal en especies relacionadas (*Aglaeactis cupripennis* y *A. castelnauii* en el Perú; *Metallura williami* y *M. baroni* en el Ecuador) (ver Fjeldså & Krabbe, 1990: 258 y 282), parecen presentar competencia de interferencia. Probablemente el colonizador más reciente empuja a la especie endémica local hacia hábitats más altos.

Aparentemente, especializaciones marcadas a los bosques de *Polylepis* fueron posibles solamente después de un período de aislamiento lejos de las probables áreas de origen. Yo postulo que las especializaciones marcadas ocurrieron principalmente durante los períodos de aislamiento en la vertiente del Pacífico o en varios valles del Perú, a considerable distancia del área de origen. Una vez especializadas para sobrevivir en las grandes alturas, algunas de estas aves podrían haber logrado una amplia distribución en el altiplano. Por esto, una especialización inicial a los bosques de *Polylepis* de algunas aves puede haber sido reforzada cuando sus poblaciones quedaron atrapadas dentro de los bosques en el interior de la puna (Vuilleumier, 1986).

Las alteraciones que ocurrieron durante la alternancia de períodos de dispersión y contracción, produjeron algunas especiaciones adicionales (e.g., por aislamiento en las cordilleras

Blanca y Real), pero no se han encontrado ejemplos de radiación policotómica. Por eso, los aislamientos de numerosas poblaciones locales que ocurrieron en el pasado, como las mostradas en la Figura 2, no fueron de una duración suficiente como para permitir especiación alguna (Vuilleumier, 1984). Esto sugiere que la marcada fragmentación de los bosques altoandinos, así como se presentan en la actualidad, no es típica para explicar la historia biogeográfica de la zona, o que poblaciones aisladas en hábitats fragmentados no sobrevivieron el tiempo suficiente como para dar nuevas líneas filogenéticas.

Algunas aves especialistas a *Polyloepis* muestran un contacto parapátrico o aún una simpatría marginal con sus taxa hermanos que ocupan altitudes bajas. Sin embargo, la mayoría de estos taxa hermanos han divergido a nivel de subgénero o género, lo que implica que el contacto puede haber sido establecido mucho tiempo después de la especiación.

## EL ESCENARIO HISTÓRICO

Los patrones sugeridos corresponden muy bien con el paradigma de los ciclos Pleistocénicos de expansión y contracción de los bosques. "Refugios" de bosques pleistocénicos pueden ser reconstruidos a partir de los centros de dispersión de aves que habitan regularmente los bosques de *Polyloepis*, lo que es posible también a partir de las condiciones topográficas de estas áreas pequeñas.

En el Perú, durante los períodos glaciares del pleistoceno, la mayoría de áreas sobre los 4000 m estuvieron cubiertas por hielo, y las lenguas glaciares descendieron por debajo de los 3000 m. El clima local puede haber sido favorable en áreas adyacentes a los glaciares, como ha sido documentado por Lindroth (1965). Zonas periglaciares con *Polyloepis* pueden haber estado mejor desarrolladas en las partes más húmedas de los Andes (Hansen *et al.*, 1984; van der Hammen & Cleef, 1986). Sin embargo yo creo, que mientras las poblaciones de aves en estas áreas tuvieron un contacto con flujo de genes con la ceja de selva adyacente, la mayoría de especializaciones a *Polyloepis* y las especiaciones ocurrieron en los valles semihúmedos que estuvieron aislados por las crestas de hielo. La parte alta del valle del Marañón fue separado de la ceja de selva por la moderadamente alta Cordillera Central, pero habría estado influenciada por la precipitación captada por los picos de la Cordillera Blanca por encima de 6500 m. La "puerta" donde el Cañón del Apurímac corta las partes altas, está en una sombra de lluvia parcial "detrás" de la proyección norte de la cordillera de Vilcabamba, pero todavía bajo la influencia de las nubes que envuelven las cumbres de 6000 m de la parte sur de la cordillera de Vilcabamba y del nevado Ampay al otro lado del cañón. La cordillera Tunari (5053 m) aísla parcialmente la cuenca de Cochabamba de las yungas húmedas, pero durante el pleistoceno una zona boscosa puede haber bordeado los grandes humedales que existían en esta cuenca a los 2500 m de altura. Se podría esperar que bosques de *Polyloepis* se presentaban en valles bien regados por debajo de glaciares en las áridas vertientes del Pacífico (ver Simpson, 1975), especialmente en la alta cordillera Occidental del departamento de Lima.

Conocidos refugios Pleistocénicos semicerrados (áridos) del Altiplano de Junín (Hansen *et al.*, 1984) y del gran altiplano Peruano-Boliviano (Servant & Fontes, 1978), probablemente no han tenido refugios de bosques.

Las alternancias de condiciones, como las mostradas en las Figuras 6a y b, tienen gran "poder explicativo" de los patrones biogeográficos de la avifauna que habita los queñuales. Sin embargo, Lynch (1988) advierte contra el uso de hipótesis incuestionables e invoca seguir análisis críticos. Un ensayo propuesto sería, que todos los grupos que muestren ciertos patrones de distribución siguieran el mismo cladograma de área. Esta prueba no es necesariamente

adecuada, porque los "corredores de dispersión" estuvieron abiertos en ambas direcciones y porque varios ciclos Pleistocénicos sucesivos pudieron haber creado patrones similares en escalas de tiempo diferentes. En realidad, algunos grupos de especies con patrones geográficos similares muestran niveles de diferenciación fenética marcadamente diferentes. Un mejor ensayo, todavía por probar, sería estudiar la distribución estadística de las distancias entre puntos de ramificación de varios cladogramas de área utilizando secuencias de bases de ADN y además, entender profundamente los modelos de reemplazo de nucleótidos para la obtención de medidas reales de las distancias evolutivas (ver Arctander, en prensa).

## IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACION

Aunque muchas aves adaptadas a los bosques de *Polyepis* tienen poblaciones extremadamente pequeñas, todavía no se ha documentado ninguna extinción. En parte esto puede ser consecuencia del comienzo tardío de la exploración en las grandes alturas de los Andes. Sin embargo, la existencia de patrones biogeográficos bastante consistentes ofrecen vías indirectas para postular las posibles extinciones del pasado. Yo asumo que, si los taxa se diferencian por una serie jerárquica de entrampamientos ( $A > B > C$ ), entonces la disyunción ( $A, C$ ) indicaría que la población intermedia ( $B$ ) ha desaparecido. Desafortunadamente no es posible establecer si la ausencia de una población terminal significa extinción o falta de colonización.

Basado en ese razonamiento y utilizando datos de distribución de diez clados de especies que habitan sistemas de valles desde Bolivia hasta el norte del Perú central, postulo que dos especies (entre *Upucerthia adaecola* y *U. serrana* y entre *Poospiza hypochondria* y *U. alticola*) se han extinguido.

También, la presencia de grandes disyunciones en las "rutas de distribución" de distintos taxa hermanos, pueden considerarse como evidencia de una extinción. Se podría mencionar la ausencia de poblaciones entre *Bolborhynchus ferrugineifrons* (Colombia) y *B. orbygnysius* (Perú-Bolivia), entre *Oxyopogon guerinii* (páramos de Colombia y Venezuela) y *Oreonympha nobilis* (centro de endemismo en Apurímac), y entre *Cinclodes excelsior* (Colombia-Ecuador) y *C.(e.) aricomae* (Apurímac).

Aunque muchas aves de los bosques altoandinos parecen tener una habilidad notable para sobrevivir en pequeñas poblaciones locales, algunas inevitablemente declinarán hacia la extinción si no se hace un esfuerzo para proteger sus hábitats. Collar *et al.* (manus.) considera a las siguientes aves adaptadas a los quefiales amenazadas seriamente de extinción: *Nothoprocta tacazanowskii*, *Metallura baroni*, *Cinclodes (excelsior) aricomae*, *Zaratornis stresemanni*, *Anairetes alpinus*, *Conirostrum tamarugense*, *Saltator rufiventris*, *Poospiza garleppi*, *P. rubecula* y *P. alticola*. Todas estas son especies endémicas restringidas a pequeñas áreas.

Aunque muchas partes de los altos Andes son ricas en especies de aves de bosque (Fig. 4a), solamente cuatro áreas muy pequeñas son ricas en especies endémicas (Fig. 4b). Es importante notar que gran parte de la riqueza regional presenta especies distribuidas ampliamente (adaptables), las que son versátiles para sobrevivir en uno u otro nivel de población, a pesar de la degradación considerable del hábitat.

La implicancia práctica de lo anteriormente señalado en el establecimiento de las prioridades de conservación fue determinada por comparación de avifaunas de parcelas ubicadas en centros de endemismo con otras que se encontraban en zonas de gran riqueza de especies, y con las de un grupo control escogidas al azar. Cada una de las 31 parcelas estudiadas fue de 10x10 km.

El primer grupo de parcelas contiene las áreas mejor estudiadas de los principales centros de endemismo, las que se ubican en las quebradas del flanco oriental de la Cordillera Blanca

(Quebradas Cahuascancha y Rurec cerca de Huantar), en la puna de Runtacocha al suroeste de Abancay en Apurímac, y al oeste de la ladera que bordea la cuenca de Cochabamba (cerro Khefiwa Sandra) (Fig. 4b). Las aves registradas en las tres parcelas contienen el 67% de todas las especies de aves terrestres de las zonas altas del Perú y Bolivia, el 54% de todas las endémicas y el 67% de todas las especies registradas en la lista roja de Collar *et al.* (manus.). Aunque un mínimo de 25 localidades es necesario para proteger todas las especies de aves de las zonas altas de Perú y Bolivia, la mayoría de especies amenazadas podrían ser protegidas con solamente tres reservas.

El segundo grupo seleccionado de áreas con por lo menos 30 especies mostró 49% de todas las aves que se presentan en grandes alturas, 35% de las especies endémicas y solo el 19% de las especies de la lista roja (valores medios para 15 juegos de tres parcelas). Finalmente, el grupo control cuyos parcelas fueron tomadas independientemente a la densidad de especies, mostró 44% de todas las aves de altura, 30% de las endémicas y solo 14% de las especies de la lista roja.

Estos resultados confirman que el análisis de patrones biogeográficos fue eficiente como herramienta para identificar objetivos de conservación. Yo asumo que estas prioridades son también relevantes para la biodiversidad en general, aunque es conocido que las plantas (y sus insectos monófagos) y taxa endémicos muchas veces evolucionaron dentro de formaciones geológicas demasiados pequeñas como para sostener poblaciones de aves endémicas (ver Major, 1988).

### **¿QUE HACE A LOS CENTROS DE ENDEMISMO APROPIADOS PARA ESTABLECER OBJETIVOS DE CONSERVACION?**

La discusión siguiente, aunque especulativa, se basa en teorías actuales sobre los factores que influyen en la riqueza de especies y en las adaptaciones bióticas.

La explicación de la alta diversidad de especies cerca al ecuador en el pasado fue que la estabilidad ambiental permitiría la existencia de numerosos nichos ecológicos (MacArthur, 1969). Este criterio, sin embargo, no ha explicado los patrones geográficos actuales de la diversidad (Ricklefs, 1989). En la actualidad, se tienen evidencias de que una gran riqueza de especies puede ser sostenida por la heterogeneidad temporal o espacial de un área (e.g., Salo *et al.*, 1986; y modelo teórico e.g., Stenseth, 1980).

Se esperaría que las especies de ambientes heterogéneos e inestables podrían desarrollar amplios nichos ecológicos, repuestas oportunistas, conducta dispersiva y alto potencial reproductivo. De tal forma, que las comunidades ricas en especies podrían mostrar considerable elasticidad ecológica. Los paisajes con influencia humana a veces pueden presentar mosaicos de hábitats con numerosas especies, principalmente de aquellas adaptables y de amplia distribución. Por esta razón, el número de especies (*per se*) puede ser un criterio inadecuado para la identificación de las prioridades de conservación.

Es implícito en el paradigma de la especiación por contracciones de hábitats que alguna vez fueron de amplia distribución, que los "refugios" representan centros de estabilidad. Se puede esperar entonces, que especies endémicas que evolucionaron bajo esas condiciones se volvieron especialistas a un hábitat particular. En realidad, la mayor parte de la fauna endémica tiene especies con requerimientos diferentes de hábitats (Cracraft, 1985). La cuenca de Cochabamba tiene, a parte de las especies mencionadas en la leyenda de la Fig 4b, algunas especies endémicas de hábitats abiertos y otras de hábitats arbustivos subtropicales. Con su topografía compleja de cumbres y valles que capturan humedad, esa área puede haber tenido un mosaico de

hábitats, pero dentro de un área climáticamente estable y en una cuenca semicerrada que rodeaba a grandes zonas húmedas templadas que habrían mantenido condiciones predecibles; mientras que las áreas adyacentes habrían sido dominadas por cambios ecológicos muy fuertes. Este hecho promovió especializaciones y ajustes de las estrategias de vida a la situación predecible (y al gran riesgo que significa la dispersión hacia lugares más rigurosos o menos predecibles). Esto da ciertas ventajas a las especies endémicas siempre y cuando estas puedan encontrar hábitats vírgenes dentro de su dominio. Pero también se vuelven vulnerables a los cambios del hábitat y son incapaces de competir con las biotas regionales fuera del "refugio". Esto podría explicar porqué las áreas de endemismo permanecen detectables aún en los períodos de expansión de hábitats.

Si esta interpretación es correcta, significa entonces que los procesos de evolución en fragmentos relictuales de hábitat, dan como resultado especies vulnerables a cambios ecológicos. Esto explica en forma lógica el porqué la identificación de centros de endemismo también identifica los lugares con concentración de especies vulnerables.

## ALGUNOS PUNTOS DE VISTA SOBRE LA PROTECCION DE ESPECIES

La protección de bosques montanos en el sentido estricto (legal) probablemente no tendrá éxito, por lo menos como medida única. Tampoco parecen apropiados los programas de conservación que enfocan a especies individuales. Parecería tener un mayor significado convencer a la gente local sobre el valor que tiene la conservación de los queñuales de tipo pristino (denso, rico en epífitos), por los suministros de plantas raras (ullucu silvestre y otros tubérculos, plantas medicinales), por su potencial en la retención de agua. Así también, de la economía negativa a plazo largo que trae la quema de los bosques para obtener pastos durante sólo dos o tres años o para hacer carbón. Aunque la protección de los bosques representa el "uso racional", la promoción de este concepto ciertamente requiere de estudios cuidadosos de las tradiciones. Consejos buenos fallan si no se provee alternativas atractivas. Esto podría ser en particular, el abastecimiento de leña, por ejemplo a través de programas de reforestación fuertemente subvencionados en zonas de amortiguamiento circundando relictos de bosques prístinos.

Es una tarea enorme cambiar el manejo de tierras donde la gente vive a niveles de subsistencia. Aunque los hábitats de bosques deberían ser protegidos en todo los Andes, tenemos que suponer todavía que grandes áreas van a desaparecer antes de que se realice algún mejoramiento significativo. Pero la posibilidad de conservar la diversidad biológica no está totalmente descartada. Muchas especies parecen adecuarse a sobrevivir en pequeñas poblaciones aisladas. Además, los patrones biogeográficos (Fig. 4b) indican que dependerá en gran medida de la selección de áreas de prioridad para las acciones de conservación. El presente análisis muestra que la extinción de muchas de las aves más raras de los Andes podría evitarse si el hábitat estaría protegido en ciertas pequeñas localidades específicas.

Dentro de tales "áreas prioritarias", algunos lugares deberían ser protegidos en el sentido más estricto posible. Así por ejemplo la puna del sureste de Abancay presenta unos 30 queñuales, la mayoría de ellos de pocas hectáreas de extensión, sin embargo, existe uno que cubre un área de casi 1 km<sup>2</sup>. Como las únicas personas que viven en esa zona (dos familias) tienen los suministros adecuados de leña procedente de los pequeños queñuales cercanos, no necesitan realmente usar el bosque grande. Muy bien se podría declarar a éste como "zona intangible", donde únicamente se podría realizar investigaciones sobre la ecología de fragmentos de hábitats prístinos. Por otro lado, la posibilidad de proteger todos los fragmentos de

bosques de esa zona, incluida su fauna, sería muy difícil a no ser que se establezcan áreas de amortiguamiento mediante programas de reforestación en los valles adyacentes.

### AGRADECIMIENTOS

Por la compañía y ayuda durante la fase de recolección de datos, estoy endeudado con P. Arctander, T. Aucca C., V. Baptista V., E. Bering, D. Boertmann, J. Brandbyge, G. Dreyfus, K. Fahne, O. Karsholt, J. Krabbe, T. Valqui H. y W. Vust, y particularmente con Niels Krabbe. Informaciones valiosas sobre las aves de bosques altoandinos han sido obtenidas especialmente de G. Engblom, P. Hocking, M. Kessler, T.A. Parker, T. Schulenberg, L. Venero y B. Walker. B. Feiring tradujo el borrador del manuscrito al español.

### LITERATURA CITADA

- ARCTANDER, P. 1991. Avian systematics by sequence analysis of mtDNA, pp. 619-628. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologicus* 619-628.
- COLLAR, N., L. P. GONZAGA, & N. Krabbe. (manus). *Threatened birds of the Americas*. ICBP y IUCN, Cambridge, U.K.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism, pp. 49-84. In: Buckley, P. A., M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely & F. G. Buckley (Eds.), *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs*. 36.
- ELLENBERG, H. 1958. Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzen-decke der Anden Perus. *Die Umschau* 1958: 645-681.
- FJELDSÅ, J. 1987. *Birds of Relict Forests in the High Andes of Peru and Bolivia*. Zoological Museum, Copenhagen.
- FJELDSÅ, J. 1991. The activity of birds during snow-storms in high-level woodlands in Peru. *Bulletin of the British Ornithological Club* 111: 4-11.
- FJELDSÅ, J. En prensa a. Relict forests of the high Andes of Peru, and their avifauna. A progress report. *I Simposio de Ecología y Conservación, Perú*.
- FJELDSÅ, J. En prensa b. Biogeographic patterns and evolution of the avifauna of the relict high-altitude woodlands of the Andes. *Steenstrupia*.
- FJELDSÅ, J. & N. KRABBE. 1990. *Birds of the High Andes*. Zoological Museum, Copenhagen.
- FRIMER, O. & S. M. NIELSEN. 1989. *The status of Polylepis forests and their avifauna in Cordillera Blanca, Peru*. Zoological Museum, Copenhagen.
- HANSEN, B. C. S., H. E. WRIGHT & J. P. BRADBURY. 1984. Pollen studies in the Junin area, central Peruvian Andes. *Bulletin of the Geological Society of America* 95: 1454-1465.
- JORDAN, E. 1983. Die Verbreitung von Polylepis-Beständen in der Westkordillera Boliviens. *Tuexenia* 3: 101-112.
- LINDROTH, C. H. 1965. Skafafell, Iceland - a living glacial refugium. *Oikos* (Suppl.): 1-142.
- LYNCH, J. D. 1988. *Refugia*, pp. 311-342. In: Myers, A. A. & P. S. Giller (Eds.), *Analytical biogeography*. Chapman & Hall, London.
- LAEGAARD, S. En prensa. *Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador*. In: Luteyn, J. & H. Balslev (Eds.), *Proceedings of the Páramo Symposium 11-12 June 1991*. Botanical Institute, University of Aarhus, Aarhus.

- MACARTHUR, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society* 1: 19-30.
- MAJOR, J. 1988. *Refugia: a botanical perspective*, pp. 117-146. In: Myers, A. A. & P. S. Giller (Eds.), *Analytical Biogeography*. Chapman & Hall, London.
- RICKLEFS, R. E. 1989. *Speciation and diversity: the integration of local and regional processes*, pp. 599-622. In: Otte, D. & J. A. Endler (Eds.), *Speciation and its Consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- SERVANT, M. & J. C. FONTES. 1978. Les lacs quaternaires des hauts plateaux des Andes boliviennes. Premières interpretations paleoclimatiques. *Cahiers ORSTOM, Sr. Geologico* 10: 9-23.
- SIMPSON, B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the tropical Andes. *Paleobiology* 1: 273-294.
- SIMPSON, B. 1979. A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). *Smithsonian Contributions in Botany* 43: 1-62.
- STENSETH, N. C. 1980. Spatial heterogeneity and population stability: some evolutionary consequences. *Oikos* 35: 165-184.
- VAN DER HAMMEN, T. & A. M. CLEEF. 1986. *Development of the high Andean páramo flora and vegetation*, pp. 153-201. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, New York.
- VUILLEUMIER, F. 1984. Patchy distribution and systematics of *Oreomanes fraseri* (Aves, Coerebidae) in Andean *Polylepis* woodlands. *American Museum Novitates* 2777:1-17.
- VUILLEUMIER, F. 1986. *Origins of the tropical avifaunas of the high Andes*, pp. 586-622. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, New York.
- VUILLEUMIER, F. & D. SIMBERLOFF. 1982. Ecology versus history as determinants of patchy and insular distributions in high Andean birds. *Evolutionary Biology* 12: 235-379.

## **ESTRATEGIAS NUEVAS PARA LA CONSERVACION DEL BOSQUE MONTANO**

**por**

**ANTONIO BRACK**  
*ECODESC, Oxapampa, Pasco.*

### **RESUMEN**

La conservación de los bosques montanos en el Perú no ha dado los resultados esperados, por un sesgo muy marcado hacia lo ambiental y las especies en peligro de extinción, y la falta de integración de los pobladores locales. Se hace necesario un enfoque económico, social y ambiental integral. Además del establecimiento de unidades de conservación (Parques, Reservas y Santuarios Nacionales) es factible conservar áreas para servir como territorios de uso tradicional de recursos de pueblos indígenas, bosques de protección con fines hidroenergéticos, y fuentes de abastecimiento de agua potable y plantas útiles. El ordenamiento del territorio a nivel regional es una necesidad urgente para la conservación de los bosques montanos en el Perú.

### **ABSTRACT**

The conservation of montane forests has not been as successful as hoped for in Peru because of an overemphasis on environmentalism and endangered species, and because of the lack of local participation. An integrated economic, social, and environmental approach is needed. In addition to the establishment of nature reserves or national parks, it is also possible to conserve areas such as those used traditionally for extraction of resources by indigenous people, forests used for the production of hydroelectric energy, and those that supply potable water and useful plants. Planification at a regional level is an urgent need for the conservation of montane forest in Peru.

## INTRODUCCION

Los bosques montanos, también conocidos como "ceja de montaña" y "bosques de neblina", están ubicados en el Perú en las vertientes orientales andinas y en las vertientes occidentales del norte y centro. Además estos bosques incluyen los de *Polylepis*, que se ubican en las zonas altas de los Andes.

Los bosques montanos de las vertientes orientales andinas, debido a la orografía compleja de las estribaciones orientales conforman una serie de áreas en parte contínuas y en parte aisladas. Al este del río Marañón y al sur del Paso de Porculla existen bosques montanos aislados, especialmente en las provincias de Cutervo y Chota. Estos bosques eran muy extensos en el pasado, quedando en la actualidad apenas algunos restos en la Cordillera de Tarros (Cutervo) y en las partes altas del río Chotano (Chota). Al norte del río Marañón, en las provincias de Huancabamba (Piura), Jaén y San Ignacio (Cajamarca), y Bagua y Condorcanqui (Amazonas) se extienden grandes bosques montanos hasta la frontera con Ecuador, ubicados en las cuencas altas de los ríos Huancabamba, Huallabamba, Chinchipe, Cenepa y Santiago, principalmente en la Cordillera del Cóndor. Una extensa franja de bosques montanos se extiende en las vertientes orientales andinas en las cuencas altas de los ríos Mayo, Huallaga, Pachitea, Perené, Ene, Urubamba y Madre de Dios. En algunas zonas existen bosques montanos aislados, como los de Ampay (provincia de Abancay) y los de Ollantaytambo, al pie del nevado Alangoma (provincia de Urubamba).

Los bosques montanos de las vertientes occidentales andinas se encuentran en varios sectores al norte y al sur del Paso de Porculla. Al norte, en las cuencas altas de los ríos Quiroz y Piura, en las provincias de Ayabaca, Morropón y Huancabamba, existen relictos de bosques montanos. Al sur, en las cuencas altas de los ríos La Leche, Reque, Zaña, Chicama, Santa, Huaura y Rímac también existen restos de bosques montanos. Los más importantes son los de Incahuasi, Taulis-Udima-La Florida y Sunchubamba.

## IMPORTANCIA DE LOS BOSQUES MONTANOS

Los bosques montanos son de extrema importancia por su biodiversidad, los recursos hídricos y la protección de cuencas, la seguridad de los pobladores y los beneficios económicos que se derivan de ellos.

La biodiversidad de los bosques montanos es única por los ecosistemas, las especies y el germoplasma que contienen. Muchos contienen ecosistemas únicos para el país y nuestro planeta, como es el caso de los bosques montanos de la Cordillera de Tarros (Cutervo), Ampay (Abancay) y Taulis-Udima-La Florida. La diversidad de especies de flora y fauna es muy variada y con muchas especies endémicas. Constituyen el hábitat de especies raras de mamíferos (oso de anteojos, pudú, mono choro de cola amarilla), aves (muchos géneros y especies), reptiles, anfibios, peces y numerosos invertebrados, especialmente moluscos. Además, los bosques contienen especies silvestres que han dado origen a numerosas plantas domésticas, especialmente las solanáceas (*Brugmansia*, *Nicotiana*, *Solanum*), caricáceas (*Carica*), pasifloráceas (*Passiflora*), lauráceas (*Persea*), rosáceas (*Fragaria*, *Rubus*), fabáceas (*Phaseolus*), oxalidáceas (*Oxalis*), cucurbitáceas (*Cucurbita*, *Cyclanthera*), apiáceas (*Arracacia*), dioscoreáceas (*Dioscorea*) y aráceas (*Xanthosoma*), entre otras.

Los bosques montanos contienen el 78% de los recursos hidroenergéticos del país, especialmente en las vertientes orientales andinas. Estos recursos son escasamente aprovechados en la actualidad, pero serán de gran importancia en el futuro desarrollo del país, especialmente para la producción de energía limpia.

Todos los bosques montanos son de extrema importancia para la protección de las cuencas altas de los ríos. Este aspecto es crucial para los ríos de la costa norte del país donde el agua es de trascendental importancia para la agricultura y el uso urbano.

La seguridad de los pobladores depende en gran parte de los bosques montanos, debido a su importancia para la conservación de la infraestructura vial y el agua para la agricultura y los centros poblados; para el control de los desastres naturales en forma de aluviones; y para diversos pueblos indígenas que dependen de ellos. Tal es el caso de los bosques montanos de la provincia de Condorcanqui para los aguaruna-huambisas; de los bosques del Yanachaga para los yaneshas; de los de El Sira, Gran Pajonal y Vilcabamba para los ashaninkas.

La importancia económica directa e indirecta de los bosques montanos no ha sido aún calculada en toda su magnitud. Sin embargo la agricultura de la costa norte (Piura, Lambayeque, La Libertad) y de muchos valles interandinos (Jaén, Bagua y otros) depende del agua proveniente de los bosques montanos de las cuencas altas. Los numerosos reservorios de agua (San Lorenzo, Poecchos, Tinajones) dependen a su vez del agua de las cuencas altas y su vida útil también depende de la conservación de los bosques. En muchas partes la industria maderera depende de especies propias de los bosques montanos como *Podocarpus* (ulcumano, diablofuerte, intampa), *Juglans* (nogal), *Clusia*, entre otros. En diversas zonas estos bosques constituyen una de las fuentes de energía, en forma de leña, de los pobladores rurales y de su manejo adecuado depende el abastecimiento futuro.

## SITUACION ACTUAL DE LOS BOSQUES MONTANOS

La situación actual de los bosques montanos del Perú es preocupante por la destrucción acelerada de que son objeto y por los escasos resultados obtenidos en su conservación.

La destrucción de los bosques montanos no es un aspecto reciente. Ya durante la época prehispánica han sido ocupadas diversas zonas de bosques montanos y han sido transformados en áreas de producción agrícola, como lo atestiguan los restos de Kuélap (Amazonas), Pajatén (San Martín) y Machu Picchu (Cusco).

En los tiempos modernos, especialmente a partir del siglo pasado, la intervención humana ha sido más agresiva, especialmente con la construcción de las carreteras transandinas de penetración hacia la Amazonía. A lo largo de las vías de comunicación la destrucción de los bosques montanos se ha incrementado aceleradamente. En los departamentos de Cajamarca (Jaén, San Ignacio), Amazonas (Bagua, Condorcanqui, Bongará, Chachapoyas, Rodríguez de Mendoza), San Martín, Huánuco, Pasco (Oxapampa), Junín (Satipo, Chanchamayo, Tarma), Ayacucho (La Mar, Huanta), Apurímac (Abancay), Cusco (La Convención, Calca, Urubamba, Paucartambo) y Puno (Sandia, Carabaya) la ocupación humana ha avanzado aceleradamente durante los últimos 50 años.

Los bosques montanos de las vertientes occidentales del norte han sufrido una destrucción muy acelerada y hoy quedan sólo algunos relictos aislados. A pesar de las grandes obras de irrigación en la zona, la protección de estos bosques no ha sido integrada al sistema de manejo de las cuencas.

Los esfuerzos realizados para la conservación de áreas representativas de los bosques montanos no han dado los resultados esperados. Se han establecido Parques Nacionales (Cutervo,

Tingo Marfa, Río Abiseo, Huascarán, Yanachaga-Chemillén y Manu), Santuarios Nacionales (Ampay, Tabaconas-Namballe), Santuarios Históricos (Machu Picchu), Bosques de Protección (Alto Mayo, Pui-Pui, San Matías-San Carlos), Reservas Comunales (Yanesha) y Bosques Nacionales como áreas de tratamiento especial, que en su mayor parte no han tenido ni el financiamiento suficiente ni una administración adecuada. Muchas de estas áreas están siendo invadidas y destruidas. Como un ejemplo patético baste mencionar el caso del Parque Nacional Cutervo, la primera área protegida del país, que nunca fue delimitado y cuyos bosques han sido parcelados y adjudicados por el mismo Ministerio de Agricultura.

## NECESIDAD DE NUEVAS ESTRATEGIAS

La conservación de los bosques montanos en el Perú, como también de otras áreas, no puede enfocarse sólo desde un aspecto ambiental, es decir, de protección de especies y paisajes. Una de las causas principales de los fracasos en la conservación de las áreas protegidas ha sido, sin lugar a dudas, el sesgo hacia lo ambiental por lo ambiental, con demasiada insistencia en la flora y la fauna en peligro de extinción, sin involucrar los aspectos sociales y económicos.

El enfoque actual debe ser mucho más integral y con consideración de los impactos sociales, económicos y ambientales en conjunto, lo que se puede denominar como un enfoque ecosocial.

Esta estrategia implica involucrar a la población local y sus necesidades económicas prioritarias para usar los recursos en forma sustentable, de manera que la conservación sea un buen negocio para ellos y no sólo una prohibición del uso de algo y la obligación de conservarlo sin ningún beneficio.

## OPCIONES DE USO

Desde este punto de vista la conservación de los bosques montanos debe ofrecer una serie de opciones de manejo adecuadas a la realidad local y regional integrando los intereses de los diferentes actores usuarios de los recursos que brinda el área a conservarse. Las principales opciones, en este sentido, podrían ser:

1.) Área tradicional de uso de recursos para pueblos indígenas aledaños, donde ellos mismos administran el área y la utilizan en forma tradicional. De esta forma se garantizarían territorios para ellos y se protegerían los bosques montanos. Las áreas más interesantes en este sentido son reservas comunales en las cuencas de los ríos Cenepa, Santiago, Mayo, Potro y Paranapura para los aguaruna-huambisas; reserva comunal en la Cordillera de El Sira y Gran Pajonal para los ashaninkas, en las vertientes del Pichis y Ucayali; y reservas comunales en la Cordillera de Vilcabamba, en las cuencas del Ene, Tambo y Apurímac para los ashaninkas de esa zona.

2.) Bosques de protección para fines hidroenergéticos, en coordinación con las regiones y las empresas eléctricas nacionales y regionales. El objetivo primordial de estos bosques sería conservar el recurso hídrico para fines energéticos. Las áreas más interesantes al respecto estarían en las cuencas altas del río Mayo, para San Martín, y otras áreas a ubicarse dentro de los planes regionales de desarrollo energético.

3.) Bosques de protección para fines de conservación de cuencas y abastecimiento de agua para la agricultura costeña y las ciudades en el norte del país, integrando a los grandes proyectos de irrigación y a los usuarios del recurso, como los Comités de Regantes, los Distritos de Riego y los Consejos Municipales de las ciudades más importantes. Bajo esta opción se podría

lograr la conservación de bosques montanos en las cuencas altas de los ríos Chira, Piura, La Leche, Reque, Zaña, Jequetepeque, Chicama y otros.

4.) Muchas áreas más pequeñas se podrían conservar como bosques de protección locales para fines de abastecimiento de agua potable, hidroenergía, turismo, manejo de plantas ornamentales (orquídeas, bromelias, aráceas) y uso de plantas medicinales, trabajando directamente con los pobladores locales, los concejos municipales y empresas turísticas.

Para lograr establecer las opciones de uso de los bosques montanos con fines de conservación será imprescindible coordinar con las Regiones el establecimiento del ordenamiento del espacio a nivel local y regional.

El desorden en la ocupación del espacio es uno de los escollos más importantes en la actualidad. Desde la construcción de carreteras hasta la adjudicación de tierras no existe un ordenamiento que fije espacialmente y a largo plazo las opciones de uso de la tierra, conciliando intereses muchas veces sobrepuertos. Esta responsabilidad incumbe actualmente a los gobiernos regionales y locales.

También se necesita un mejor conocimiento de los bosques montanos en tres aspectos fundamentales:

1.) Sobre su ubicación y situación actual, especialmente de los que están más amenazados de desaparecer como los de las vertientes occidentales del norte y de la cuenca del río Marañón.

2.) Sobre su ecología y biología. Pocas investigaciones se han hecho en forma exhaustiva de la flora y la fauna y de las especies útiles presentes en ellos.

3.) Sobre aspectos locales de importancia para los pobladores aledaños a ellos, especialmente en lo referente a los beneficios económicos que se obtienen o pueden obtener de ellos.

**Impreso en ARTEX EDITORES EIRL. Psje. Peñaloza 271 Lima -1 Telf. 237308**