
AMAZONIA PERUANA

VEGETACION HUMEDA TROPICAL EN EL LLANO SUBANDINO

Editores

Risto Kalliola, Maarit Puhakka y Walter Danjoy

PUBLICADO POR



Proyecto Amazonia
Universidad de Turku



Oficina Nacional de Evaluación
de Recursos Naturales

CON EL APOYO DE

Agencia Internacional de Finlandia de
Cooperación para el Desarrollo (FINNIDA)

Publicado en 1993 por:

Proyecto Amazonia, Universidad de Turku (PAUT)

Departamentos de Biología y Geología, Universidad de Turku, SF-20500 Turku, Finlandia

Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales (ONERN)

Apartado Postal 4992, San Isidro, Lima, Perú

© **Risto Kalliola, Maarit Puhakka, Walter Danjoy y los autores**

ISBN 952-90-4387-2

Este libro se imprimó en 1993 por Gummerus Printing, Jyväskylä, Finland

CAPITULO 10

PATRONES DE COMPOSICION FLORISTICA EN LA AMAZONIA PERUANA

Alwyn H. Gentry y Rosa Ortiz S.

Contrario a la apariencia que tiene desde el aire como una homogénea alfombra verde que cubre el planeta, el bosque húmedo tropical de la Amazonia del Perú varía dramáticamente en diversidad y composición florística de lugar a lugar. Las principales diferencias en la vegetación pueden ocurrir a escalas locales en respuesta a las condiciones edáficas y mosaicos sucesionales. Hay también notables cambios regionales de norte a sur en Amazonia peruana. }

RIQUEZA DE ESPECIES

Desde el punto de vista florístico la cualidad más relevante de los bosques de la Amazonia peruana es su alta riqueza de especies. ✓

Esta excepcional diversidad se da a escala local y regional. Al nivel global el noroeste de Amazonia tiene más especies de plantas leñosas que cualquier otra región de los neotropicos (Gentry 1982a). A escala local, por ejemplo en parcelas de 1 ha, de plantas mayores a 10 cm. de d.a.p., que es un sistema de muestreo ampliamente usado, las parcelas más diversas en el mundo entero son las del área de Iquitos al norte de la Amazonia peruana. Actualmente el récord mundial de diversidad local (o diversidad- α) ampliamente citado, es el de la reserva mantenida por el campamento turístico de Explorama (Explorama Tourist Camp) en Yanamono, Perú, con 300 especies mayores a 10 cm d.a.p. y 606 plantas individuales en una parcela de 1 ha (Gentry 1988a). La segunda parcela de 1 ha, más rica en especies en el mundo es solamente otra muestra del área de Iquitos, de Mishana en el río Nanay con 289 especies (Gentry 1988a). Esto nos sugiere, que la alta diversidad es propiedad únicamente de los bosques de la Amazonia del Perú. una de las parcelas ✓

Similarmente, en muestreos de 0,1 ha de plantas mayores a 2,5 cm. de diámetro, las parcelas del área de Iquitos están entre las más diversas en el mundo, con muestreos de la reserva del área de ACEER (Amazon Center

For Environmental Education and Research) en la ^{de} Allpahuayo y Mishana (río Nanay) en un virtual empate con similares muestras del Chocó colombiano como el récord mundial para riqueza de especies (ver Gentry 1988b, 1992, en prensa d). El promedio para una serie de 10 muestreos de 0,1 ha del bosque del área de Iquitos es 218 especies; si se excluyen las tahuampas que son menos ricas en especies; el promedio sería de 231 especies (Tabla 10.1).

Tabla 10.1 Riqueza de especies de 0,1-ha plots en tierras bajas de Amazonia de Peru. Datos mayormente de Gentry en prensa d.

Sitio	No. Familias ¹	No. Especies ≥ 2,5 cm dap.	No. esp. lianas ≥ 2,5 cm dap. ²	No. csp. árboles ≥ 10 cm dap. ³
LORETO				
✓ Allpahuayo	52	256	54 (+ 6 hem. + 3 estr.)	73 (+8)
✓ Indiana	62	225	49 (+ 4 hem. + 1 estr.)	62 (+4)
✓ Jenaro Herrera	59	239	40 (+ 2 hem. + 1 estr.)	68 (+8)
✓ Mishana planic. no inund.	59	249	55 (+ 5 hem.)	68
✓ Mishana, arcna blanca en tierra firme	46 (+)	196	29	52
✓ Mishana tahuampa	40 (+)	168	44 (+ 3 estr.)	53
✓ Sucusari	48 (+)	241	41 (+ 1 hem.)	63 (+ 8)
✓ Yanamono tierra firme 1	48 (+)	212	40 (+ 2hem.)	48 (+ 2)
✓ Yanamono tierra firme 2	50 (+)	225	40 (+ 2hem.)	52 (+ 6)
✓ Yanamono tahuampa	50	163	37 (+ 2hem. + 2 estr.)	43 (+ 1)
MADRE DE DIOS				
Cocha Cashu	49	165	43	57 (+ 2)
Cusco Amazónico	48 (+)	150 ?	36	42 (+ 5)
Rfo Heath	42	138	34	41 (+ 5)
Tambopata later. 1	46 (+)	151	40 (+ 1)	34 (+ 3)
Tambopata later. 2	52	161	38 (+ 3)	41 (+ 4)
Tambopata arenosa	44 (+ 1)	130	27 (+ 1)	51 (+ 3)
PASCO				
Cabeza de Mono	40 (+)	147	35 (+ 2 hem.)	38 (+ 3)
Shiringamazú	51	197	44	53 (+ 7)
SAN MARTIN				
Tarapoto	38	102	26 (+ 1)	41 (+ 1)
UCAYALI				
Bosque von Humboldt	43 (+)	154	33 (+ 1 estr.)	40 (+ 3)
PUNO				
Rfo Távara	51	187	44 (+ 4 hem. + 1 estr.)	52 (+ 1)
Rfo Candamo	65	212	40 (+ 1 hem. + 1 estr.)	63 (+ 1)

¹ (+) = más por lo menos una especie no determinada a familia

² hem. = hemiepífitos, estr. = estranguladores

³ (+ lianas ≥ 10 cm dap.)

La alta diversidad de la Amazonia peruana no está limitada únicamente a plantas. Varios lugares poseen el récord mundial para especies de aves (554 spp. en Tambopata, Madre de Dios, Parker 1991), mamíferos (>122 spp. en Balta, Ucayali, Patton *et al.* 1982), reptiles (141 spp. en Iquitos, Loreto, Dixon y Soini 1975, 1976) y mariposas (1209 spp. en Tambopata, Lamas

1985, pero ver también Emmel 1992). El récord mundial para anfibios está cerca a Santa Cecilia, Ecuador (94 spp., Duellman 1978).

Mientras algunos de los bosques más ricos en especies en el mundo están en Perú, no todos los bosques de la Amazonia peruana son excepcionalmente diversos (ver Capítulo 7). En general, áreas con mayor estacionalidad de precipitación, como aquellas más al sur son menos ricas en especies (Gentry 1982b, en prensa b). Para una serie de 6 muestreos de 0,1 ha en Madre de Dios, donde hay una estación seca bien marcada, el promedio del número de especies es sólo 149 (Tabla 10.1); de éstas, el sitio con mayor número de especies (165 spp.) es Cocha Cashu, Parque Nacional de Manú (Gentry y Terborgh 1990), el sitio con menor presión de estación seca de los muestreos de Madre de Dios.

Esta diferencia en diversidad no es una simple correlación con una mayor estacionalidad hacia el sur; pero sí es una respuesta compleja a una mezcla de presiones, al juzgar por varios muestreos en la Amazonia central de Perú. En un muestreo del Bosque von Humboldt, cerca a Pucallpa, otra región con una marcada estación seca, se encontró que la diversidad es parecida a la citada para Madre de Dios, con 154 especies. En un muestreo de un bosque deciduo, con una estacionalidad seca aún más acentuada, cerca a Tarapoto, San Martín, se tuvo solamente 102 spp., mucho menos que cualquiera de los muestreos en bosques húmedos. En contraste, muestreos en bosques húmedos en Shiringamazú, Pasco, se encontraron 197 especies aproximándose en diversidad al área de Iquitos, y en un par de sitios al pie de las montañas andinas de Puno, más al sur que cualquiera de los sitios de Madre de Dios pero en una región siempre húmeda, se tuvieron un promedio de 200 especies no mayores a 2,5 cm de diámetro en 0,1 ha (Tabla 10.1).

DISTRIBUCIONES REGIONALES CORRELACIONADAS CON LA ECOLOGIA MODERNA

Muchas especies que individualmente muestran patrones de distribución que son paralelos a los patrones de diversidad los cuales están siendo aparentemente limitados por la estacionalidad o por la cantidad de precipitación. Si la lista de las especies del área de Iquitos (Vásquez en prep, datos sin publicar) son comparados con listas similares para el área de Puerto Maldonado (Reynel y Gentry en prep., Timaná y Pipoly en prep.), sólo 44,3% de las especies identificadas por Cusco Amazónico (Timaná y Pipoly en prep.), son compartidas con la lista del área de Iquitos (Tabla 10.2). Similarmente el 45,6% de las especies del área de Tambopata (Reynel y Gentry en prep.), son compartidas con el área de Iquitos. Mientras que muchas de las especies del área de Iquitos que no se presentan en Madre de Dios están restringidas a hábitats como bosques de tahuampa inundadas estacionalmente y sobre arena blanca campinarana que ocurre sólo al parte norte de la Amazonia peruana (ver abajo), algunas, como *Ancistrothyrsus tessmannii* (Passifloraceae) y *Cassipourea peruviana* (Rhizophoraceae), parecen climáticamente restringidas a lugares siempre húmedos. Por otra

parte la mayoría de las especies del área de Puerto Maldonado que no se presentan en Iquitos como *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) y *Taccarum weddellianum* (Araceae), parecen restringidos a áreas con una estación seca bien desarrollada.

Tabla 10.2 Número y distribución de especies entre seis sitios cerca a Iquitos. Note que muchas identificaciones están todavía incompletas y los números son a menudo las mejores aproximaciones. Algunos grupos como orquideas están todavía muy pobremente colectados, y algunos sitios están más intensivamente colectados que otros. All = Allpahuayo, Msh = Mishana, Yan = Yanamono, Suc = Sucusari, At = Amazonas tahuampa, Nt = Nanay tahuampa.

FAMILIA	ESPECIES RESTRINGIDAS ¹						ESPECIES COMPARTIDAS ²						TOTAL ESP. ³	
	All	Msh	Yan	Suc	At	Nt	Msh- Yan	Yan- Suc	All- Msh	All- Yan	All- Suc	Msh- Suc		At- Nt
PTERIDOPHYTA														
Selaginellaceae	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	3
Helechos	1	29	26	4	3	-	-	-	3	-	-	-	-	72
GYMNOSPERMS														
Cycadaceae	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Gnetaceae	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
Podocarpaceae	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
MONOCOTYLEDONS														
Amaryllidaceae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Araceae	10	11	±15	2	1	2	3	2	6	2	-	-	2	56
Arecaceae	2	±19	±9	3	-	-	±6	1	2	1	2	-	-	54
Bromeliaceae	-	±5	±3	-	±2	2	-	-	-	-	-	-	-	15
Burmanniaceae	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Butomaceae	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	2
Cannaceae	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Commelinaceae	±2	-	3	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	7
Cyclanthaceae	-	±4	1	-	1	-	3	-	1	-	-	-	-	±11
Cyperaceae	1	9	-	-	4	-	2	-	1	1	-	1	-	20
Dioscoreaceae	-	2	1	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	6
Hamacdoraceae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Marantaceae	2	10	7	-	1	1	4	-	-	-	-	-	-	30
Musaceae	1	1	8	-	2	2	1	-	-	-	-	-	-	17
Orchidaceae	10	±5	±8	4	±2	4	-	-	3	-	-	-	-	40
Poaceae	-	±11	6	-	7	2	-	-	-	-	-	-	3	32
Pontederiaceae	-	-	±2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	2
Rapateaceae	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Smilacaceae	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	2
Zingiberaceae	1	1	6	-	2	-	1	-	1	±2	-	-	-	±12
DICOTYLEDONS														
Acanthaceae	-	1	5	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	9
Amaranthaceae	-	-	1	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Anacardiaceae	2	2	2	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	12
Annonaceae	15	9	11	9	-	-	12	21	22	20	30	9	2	105
Apiaceae	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Apocynaceae	4	4	9	3	2	5	4	±7	9	4	6	6	1	50
Aquifoliaceae	±2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Araliaceae	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3
Aristolochiaceae	-	2	±3	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	3
Asclepiadaceae	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Asteraceae	-	3	±3	-	2	1	-	-	-	-	-	-	1	3
Balanophoraceae	±1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	12
Begoniaceae	±1	±1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Bignoniaceae	1	9	15	±2	9	1	5	1	2	-	-	-	-	±2
Bixaceae	-	-	-	-	-	-	±1	-	-	-	-	2	6	61
Bombacaceae	1	1	7	2	±1	-	1	2	±3	±2	1	1	-	±19
Boraginaceae	-	-	6	2	1	-	2	1	-	-	1	1	-	11
Burscraceae	6	12	3	3	-	-	4	4	5	3	1	4	-	37

Tabla 10.2 cont.

	All	Msh	Yan	Suc	At	Nt	Msh- Yan	Yan- Suc	All- Msh	All- Yan	All- Suc	Msh- Suc	At- Nt	TOTAL
Cactaceae	-	-	±1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Campanulaceae	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Capparaceae	1	-	2	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	±6
Caricaceae	-	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Caryocaraceae	-	1	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	4
Celastraceae	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Chrysobalanaceae	3	3	2	3	-	2	3	1	9	2	1	1	1	±37
Clusiaceae	±2	±12	±10	±1	1	1	1	-	2	-	1	1	-	±33
Cochlospermaceae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Combretaceae	2	3	2	-	2	-	1	-	1	1	-	-	-	13
Connaraceae	1	1	±1	-	-	1	1	-	1	-	1	-	-	±7
Convolvulaceae	1	±2	1	-	5	1	2	-	1	-	-	-	2	17
Cucurbitaceae	±1	4	8	-	8	-	-	-	-	-	-	-	1	24
Dichapetalaceae	1	±2	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	±7
Dilleniaceae	5	1	±6	1	-	1	1	-	2	2	2	1	-	15
Ebenaceae	2	±2	2	1	±1	-	-	-	-	±1	-	-	-	±9
Elaeocarpaceae	±3	4	±4	-	-	-	1	-	±1	1	-	-	-	±14
Erythroxylaceae	1	1	-	-	-	-	1	2	-	-	-	1	-	4
Euphorbiaceae	5	17	12	-	3	3	5	3	9	3	-	1	3	±71
Fabaceae	4	34	46	7	13	10	7	-	4	1	-	-	5	±144
Flacourtiaceae	1	7	7	1	3	-	8	1	6	6	1	2	-	37
Gentianaceae	-	4	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	9
Gesneriaceae	±1	1	5	-	1	-	1	1	1	±1	-	1	-	16
Hippocrateaceae	-	7	5	-	-	2	2	-	2	1	-	-	1	24
Humiriaceae	1	3	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
Icacinaeae	-	4	±5	-	-	-	2	-	1	1	-	-	-	11
Labiatae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Lacistemataceae	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2
Lauraceae	19	6	±8	6	±1	-	4	7	18	8	19	10	-	±76
Lecythidaceae	-	4	2	-	-	2	2	3	-	±2	-	1	1	±16
Lentibulariaceae	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
Linaceae	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Loganiaceae	1	3	2	-	1	1	2	-	1	1	-	-	1	14
Loranthaceae	-	±2	±1	-	1	4	-	-	1	-	-	-	2	±12
Lythraceae	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Magnoliaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2
Malpighiaceae	-	4	5	1	±3	4	1	-	2	-	-	-	-	±24
Malvaceae	-	2	1	-	±2	-	-	-	-	-	-	-	-	6
Marcgraviaceae	-	±3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	±3
Melastomataceae	2	22	±16	-	3	3	7	1	8	3	2	1	1	±75
Meliaceae	1	5	7	2	±1	1	7	6	4	6	4	2	-	32
Menispermaceae	1	11	±2	-	±1	-	3	1	4	2	-	1	1	±23
Monimiaceae	2	2	7	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	16
Moraceae	8	±7	16	13	±3	1	20	30	25	28	31	22	5	117
Myristicaceae	1	±4	1	2	-	-	15	17	15	17	16	16	-	34
Myrsinaceae	±5	±7	±2	-	±2	-	1	-	1	1	-	-	-	±19
Myrtaceae	1	7	5	-	±2	-	±2	-	±3	±2	-	-	1	±22
Nyctaginaceae	-	±2	3	-	-	-	1	-	±1	-	-	-	-	7
Nymphaeaceae	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ochnaceae	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Oleaceae	-	2	1	2	-	1	1	-	4	1	2	2	1	13
Onagraceae	-	1	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	10
Oxalidaceae	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Passifloraceae	1	4	4	-	3	2	1	-	-	-	-	-	1	17
Phyllolaccaceae	-	±1	1	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	3
Piperaceae	8	5	11	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	32
Polygalaceae	±1	2	1	-	-	2	-	-	-	-	-	-	1	10
Polygonaceae	-	1	4	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	11
Proteaceae	-	±1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	2

Tabla 10.2 cont.

	All	Msh	Yan	Suc	At	Ni	Msh- Yan	Yan- Suc	All- Msh	All- Yan	All- Suc	Msh- Suc	At- Ni	TOTAL
Quinaceae	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	3
Rhamnaceae	-	-	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Rhizophoraceae	-	2	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-	3
Rosaceae	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Rubiaceae	5	34	39	-	±12	7	11	2	7	4	-	1	3	137
Rutaceae	-	±6	4	±1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
Salicaceae	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Sabiaceae	-	2	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	4
Sapindaceae	1	7	14	4	3	3	3	2	1	1	-	-	1	45
Sapotaceae	11	4	6	8	±1	2	2	4	11	9	17	7	-	±63
Scrophulariaceae	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	3
Simaroubaceae	2	-	±3	-	±1	-	-	-	1	1	-	-	-	6
Solanaceae	1	5	±11	-	±3	1	-	-	1	1	-	-	-	±27
Sphenocleac	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Staphyleaceae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2
Sterculiaceae	1	-	5	-	±3	1	2	-	-	1	-	-	-	14
Styracaceae	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
Theaceae	-	±1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	±2
Theophrastaceae	-	-	±3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Thymelaeaceae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Tiliaceae	1	1	2	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	6
Trigonaceae	-	±1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Turneraceae	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
Ulmaceae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2
Urticaceae	-	-	2	-	2	-	-	-	-	1	-	-	1	7
Verbenaceae	-	6	5	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	15
Violaceae	1	3	3	-	1	-	1	1	1	2	1	-	2	13
Vitaceae	-	1	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Vochysiaceae	1	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	5

1 Número de especies restringidas a cada sitio

2 Número de especies compartidas entre algunas combinaciones de pares de sitios

3 Total de especies en los seis sitios estudiados cerca a Iquitos

Lo de arriba puede ser considerado como hipótesis del "clima moderno" sobre distribuciones restringidas. Según esta teoría, las especies simplemente crecen en las áreas con climas apropiados para ellos, algunas requieren humedad casi constante, otras pueden requerir estación seca. Esta correlación de distribución con precipitación está bien establecido (e.g. Gentry en prensa b) y fundamenta el sistema ecológico de Holdridge, muy usado en América Central, aún a menudo rechazado en Amazonia por el clima supuestamente constante. Alta diversidad- α es asociada con baja estacionalidad de precipitación; diferencias florísticas entre sitios, se dan, en gran parte, debido a diferencias ecológicas entre los sitios.

REFUGIOS PLEISTOCÉNICOS

Sin embargo, hay hipótesis alternativa que pretenden explicar esos patrones de distribución localizada. La más notable de éstas es la hipótesis de los refugios pleistocénicos, la cual sugiere que la evolución en supuestas islas de bosques, o refugios, durante períodos secos en el Pleistoceno originó las distribuciones locales vistas hoy (Haffer 1969, Prance 1973, ver Capítulos 2 y 9). Según esta teoría, el sur de la Amazonia peruana constituyó parte de un

refugio diferente: el refugio del este, de Perú-Acre (Prance 1982b), pero Loreto formó parte del refugio del Napo, de este modo podría esperarse tener una serie de especies diferentes.

Ambas teorías; la de refugios del Pleistoceno y la hipótesis de la ecología moderna, predicen las diferencias florísticas observadas entre el norte y el sur en la Amazonia del Perú (ver Capítulo 12). De cualquier modo sería una prueba de las dos teorías. Muchas de las especies de Madre de Dios que no ocurren cerca a Iquitos, ocurren en áreas secas alrededor de Tarapoto y en el área más fuertemente estacional cerca a Pucallpa. Similarmente, muchas de las especies del área de Iquitos, las cuales no ocurren alrededor de Puerto Maldonado alcanzan latitudes equivalentes o aún más al sur dentro de Bolivia en áreas más húmedas a lo largo de la base de los Andes. Tales distribuciones concuerdan con la hipótesis del "clima moderna". De otra fuente, hay especies que parecen realmente restringidas al suroeste de la Amazonia y podría proveer sustento para la hipótesis de refugios del Pleistoceno. Por ejemplo, cerca del 12% de las especies que ocurren en Tambopata parecen estar restringidas al sur de la Amazonia del Perú y a la parte adyacente de Bolivia (Reynel y Gentry en prep.).

MOSAICO DE HABITAT Y DIVERSIDAD- β

Otro patrón fitogeográfico que caracteriza la florística de la Amazonia del Perú está asociado discontinuamente con diferencias en suelos (Capítulo 6).

Este aspecto de ecología moderna puede ser aún más importante que el clima en la determinación de distribución de especies. Los factores edáficos son claramente los principales determinantes fitogeográficos. En el sentido más amplio la diferenciación de un área con suelos ricos a lo largo de la base de los Andes, donde sedimentos relativamente jóvenes, ricos en nutrimentos están concentrados, y una zona más vieja con suelos pobres, altamente lixiviados más allá de las montañas, es responsable para muchas de las diferencias florísticas entre la Amazonia central y la Amazonia alta.

La banda de suelo relativamente rico se extiende de América Central a lo largo del piedemonte andino hasta Bolivia.

Foster y Brokaw (1982) y Foster (1990b) han enfatizado cómo la flora de la estación de campo de Cocha Cashu en el Parque Nacional de Manú es similar a la de América Central. Por lo menos 22% de las especies de la Isla de Barro Colorado, en Panamá son compartidas con Cocha Cashu. Realmente la similitud florística de Cocha Cashu con América Central es más grande que con el área de Iquitos, del cual está geográficamente más cerca (Gentry 1990).

Mucha de la zona de suelo relativamente fértil cerca a la base de los Andes ha sido destruída por la agricultura, no solamente porque es más accesible para inmigrantes adyacentes a la región montañosa de los Andes, sino también porque es más productiva. Como resultado, la vegetación natural original de ésta área ha permanecido pobremente conocida hasta recientemente. Una de las pocas áreas donde esta vegetación de suelo rico ha

sido estudiada es en el Parque Nacional de Manú, donde muchas especies de América Central previamente desconocidas en el Perú han sido descubiertas. Así mismo, el descubrimiento de especies de América Central en el sur del Perú antes que en el Norte pareció sorprendente; pero, en vista de su correlación con suelos ricos, actualmente, es el lugar donde uno podría haber esperado encontrarlos.

Ejemplos de especies de América Central asociadas con suelos ricos que son comunes a lo largo de la base de los Andes en Madre de Dios pero generalmente ausentes o poco conocidos en el área de Iquitos o Amazonia de Brasil son *Celtis schippii* (Ulmaceae), *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) y *Mansoa parvifolia* (Bignoniaceae).

Significativamente, hay también algunas islas de hábitats de suelos relativamente fértiles más lejos de los Andes, en las tierras bajas amazónicas. Un ejemplo es Varadero de Mazan, la península de tierra depositada por los ríos que separa al río Napo del río Amazonas, del norte de Iquitos a la boca del río Napo. Dos reservas de bosques, mantenidos por la compañía de turismo Explorama, en esta faja de tierra han sido intensamente estudiados en años recientes, uno en Indiana y el otro en Yanamono. En ambos hay aparentemente muchas poblaciones disjuntas de las que previamente se pensó que eran especies del piedemonte andino. Por ejemplo *Metteniusa tessmanniana* (Icacinaceae), *Arrabidaea verrucosa* (Bignoniaceae), *Centropogon cornutus* (Campanulaceae), *Guarea ecuadoriensis* (Meliaceae) y *Juanulloa mexicana* (Solanaceae).

Otro aspecto de diferenciación edáfica que es extremadamente importante biogeográficamente en la Amazonia del Perú es el mosaico de diferentes tipos de suelos que caracterizan dramáticamente partes de la región. Este mosaico de hábitat es complejamente desarrollado al norte de Loreto, alcanzando aparentemente su límite cerca a Jenaro Herrera a 5° de latitud sur y extendiéndose al noroeste hasta Colombia y el área del río Negro. En la región norte de Loreto, en una área relativamente pequeña pueden encontrarse por lo menos 15 diferentes tipos de vegetación bien definidos (Revilla 1974, Encarnación 1985). Mientras algunos de esos no son fuertemente diferenciables florísticamente, otros pueden ser notablemente distintos. La alta diversidad- β del área de Iquitos es justificadamente famosa (Gentry 1981, 1986, 1988b, 1989b, en prensa c, Ortiz en prensa). Bosques adyacentes en arena blanca, suelo laterítico, suelo alluvial, y tahuampas (*várzea*) inundado por ríos de agua blanca o ríos de agua negra generalmente comparten muy pocas especies aún cuando todos pueden ser muy abundantes en especies. Por ejemplo, en un muestreo de 0,1 ha de ése tipo de vegetación se encontró 168-230 especies mayores a 2,5 cm. de diámetro, pero sólo de 3-24 especies coinciden entre los diferentes sitios muestreados (Gentry 1986).

Similarmente, las flómulas de los diferentes sitios cerca a Iquitos (Vásquez en prep.) y similares listas de especies locales para otros hábitats (Gentry, datos no publicados) muestran una especialización del hábitat muy fuerte (Tabla 10.2); 1481 (o 65%) de las 2265 especies completamente identificadas del área de Iquitos que ocurren en nuestro sitio de estudio, son encontradas únicamente sólo en un sitio. Algunas de estas diferenciaciones

✓ pueden ser solo ^{así} de colección pero, a juzgar por los registros del herbario y por observaciones casuales, muchos de esos parecen ser especies restringidas a tipos específicos de bosques. La relación florística más cerca es entre Mishana, un bosque sobre arena blanca y Allpahuayo, un bosque híbrido que incluye suelos de arena blanca y suelos lateríticos. Más interesante es el gran número de especies compartidas entre Allpahuayo y Yanamono, que está mucho más lejos pero con similar suelo laterítico. Por otra parte nuestros datos muestran un pequeño cruzamiento entre hábitats. Especialmente notable es el bajo cruzamiento (58 especies) entre tahuampa inundada con agua negra del río Nanay y la tahuampa inundada con agua blanca del río Amazonas (ver Capítulo 11).

✓ Una de las vegetaciones más notables de la Amazonia del Perú es el bosque tipo varillal o campinarana encontrada en substratos de arena blanca (Revilla 1974, Kinsey y Gentry 1979, Capítulo 9). Este tipo de hábitat es bien desarrollado en el área de Iquitos al norte de la Amazonia del Perú, pero, aparentemente no alcanza la frontera con Ecuador al oeste, tampoco llega a Pucallpa por el sur. Las áreas de bosques sobre arena blanca mejor estudiadas están cerca a Mishana en el río Nanay y cerca a Jenaro Herrera en el río Ucayali. De modo extraordinario, muchas de las especies que ocurren en esos sitios son compartidas entre ellos. Muchas de esas mismas especies son también encontradas en similares áreas de arena que predominan en el drenaje del alto río Negro. De cualquier modo hay un complemento significativo de especies endémicas conocidas solo del área de Iquitos o de otros tipos de bosques de arena blanca, como *Jacqueshubera lorentensis* (Leguminosae), *Ambelania occidentalis* (Apocynaceae), *Spathelia terminalioides* (Rutaceae) e *Hirtella revillae* (Chrysobalanaceae), y parece probable que esas áreas aisladas de arena blanca funcionan como islas de hábitats facilitando la especiación local, tal como hacen las islas de similares substratos extraordinarios en otras partes de la Amazonia (Prance 1982b, Gentry 1986). Sin embargo algunos de esos como *Schlegelia cauliflora* (Bignoniaceae), *Jacaranda macrocarpa* (Bignoniaceae) y *Podocarpus* sp. nov. (Podocarpaceae) se han encontrado recientemente en hábitats similares en Araracuara, Amazonia colombiana, muchos de ellos pueden no ser localmente endémicos como se ha estado pensando. No obstante su grado de endemismo, esas especies son muy diferentes de las que se dan en otros substratos en la Amazonia de Perú y su existencia incrementa significativamente la diversidad- β local en la región de Iquitos.

Mientras algunas formas de tahuampa de agua blanca abarcan desde el sur de Pucallpa en el Ucayali hasta el Napo en la frontera con Ecuador, por el Marañón hasta el pongo de Manseriche (Kalliola *et al.* 1991, Gentry 1989b); la flora distintiva de tahuampa se vuelve más atenuada río arriba de la boca del Ucayali. Desde la Reserva Nacional Pacaya—Samiria, en la boca del Ucayali, donde éste tipo de vegetación es dominante, a lo largo del Amazonas la tahuampa alcanza hasta Belén casi ininterrumpidamente, a pesar de que actualmente mucha de ésta área ha sido convertida a la agricultura. En contraste, Madre de Dios carece de verdadera várzea, la cual alcanza el río Madeira solo hasta los saltos de agua cerca a la frontera Rondonia-Bolivia. En algunos lugares hay aún inundaciones anualmente,

pero no ocurren las predecibles y prolongadas inundaciones que caracterizan la tahuampa del área de Iquitos.

La tahuampa inundada por agua negra (*igapó*, Prance 1980) es aún más limitada en extensión en el Perú (Capítulo 8). El río de agua negra mejor conocido es el Nanay, cuyo bosque estacionalmente inundado es florísticamente muy similar al bosque que se encuentra a lo largo del río Negro con géneros como *Symmeria* (Polygonaceae) y *Mollia* (Tiliaceae) y especies como *Caryocar microcarpum* (Caryocaraceae) que son desconocidas en el alto Amazonas. A juzgar por los récords botánicos solamente el río Nanay puede ser verdaderamente tahuampa de agua negra en el Perú, aunque, Encarnación (1985) incluye otros ríos dentro de ésta clasificación. Las aguas negras ocurren más ampliamente en los pantanos permanentes asociados con ríos de agua blanca y en pequeños riachuelos que drenan ^{de} tierras altas de arena blanca pero esas regiones carecen de característicos elementos del igapó del río Negro. Puede haber vegetación inundada por agua negra a lo largo de los ríos Yanayacu, Yubinetu y Tapiche de acuerdo a lo indicado por Encarnación (1985), pero éstas han sido poco estudiadas botánicamente (ver Capítulos 8 y 11).

- ✓ El mosaico de diferentes hábitats y de alta diversidad- β explica mucho la distinción florística del norte de la Amazonia peruana, comparado con el centro y el sur, donde solamente parecen estar bien desarrollados suelos tales como tierra firme laterítico, arena laterítica y aluviales. Además, es posible que algo de la diversidad- α más alta del norte de la Amazonia es explicado por la yuxtaposición de muchos hábitats diferentes, debido al cual ha sido llamado el fenómeno de "efecto de masa" (Schmida y Wilson 1985), en el que las especies adaptadas para un tipo de hábitat, pueden persistir marginalmente en vegetaciones adyacentes a la cual han sido accidentalmente dispersados. Una mayor diversidad biológica regional debido a un complejo mosaico de hábitat local (diversidad- β) debería también traducir más riqueza individual de comunidades de plantas (diversidad- α) debido puramente a fenómenos asociados con la dinámica de parches e inmigraciones locales (Hubbell y Foster 1986).

RIOS COMO BARRERAS

- ✓ Hay por lo menos otra teoría que ha sido sugerida por algunas de las diferenciaciones florísticas entre partes de la Amazonia del Perú. Esta es la especiación alopátrica en lados opuestos de los principales ríos, como ha sido sugerido para algunas especies de plantas en la Amazonia del Brazil (Ducke y Black 1954). En el Perú, algunos taxos de animales son conocidos por tener miembros pares de diferentes especies en lados opuestos del Amazonas. Por ejemplo *Saguinus nigricollis* ocurre en el lado norte y *Saguinus mystax* al suroeste del sistema Amazonas-Ucayali, al este de los departamentos de Loreto y Ucayali (Emmons 1990). En aves este fenómeno ha sido estudiado con algunos detalles de diferenciación genética entre poblaciones de la misma especie separadas por el río, siendo más grande la diferenciación

genética a lo largo del bajo Napo donde el río es más angosto y forma barreras menos formidables (Capparella 1988). Si los ríos son las principales barreras aislantes, entonces los cambios en el canal, que cambia poblaciones dentro de las curvas de meandros de un lado del río para el otro, podría ser un mecanismo significativo de especiación-inducida. Salo *et al.* (1986) han enfatizado el papel potencial de la especiación por dinámicas fluviales en la Amazonia. Infortunadamente tenemos un conocimiento demasiado incompleto de las plantas de la Amazonia del Perú para detallar mejor acerca del posible rol en generación o mantenimiento de especies, de esas potencialmente barreras biogeográficas.

COMPOSICION FLORISTICA

No obstante su diferencia en detalles específicos las comunidades vegetales de la Amazonia del Perú son sorprendente e intrincadamente similares en composición florística en niveles taxonómicos más altos. Las comunidades de plantas neotropicales son puestas juntas indudablemente no al azar. Así, la frecuencia del nivel de comunidades de diferentes formas de dispersión de semillas y síndromes de polinización es generalmente predecible por parámetros ambientales (Gentry 1982b, 1983). Similarmente, la composición florística de diferentes comunidades vegetales es remarcablemente consistente, por lo menos al nivel de familias. La familia Leguminosae es virtualmente siempre la más diversa en bosques primarios de tierras bajas neotropicales. La excepción es sólo los suelos extremadamente ricos donde la Moraceae llega a ser tan rica en especies como Leguminosae en las parcelas de 0,1 ha (Gentry 1988b, en prensa a).

Las otras familias que contribuyen mayormente a la riqueza de especies de diferentes comunidades de plantas son también las mismas en diferentes bosques. En la mayoría de los neotrópicos, incluyendo la Amazonia, las mismas once familias — Leguminosae, Lauraceae, Annonaceae, Rubiaceae, Moraceae, Myristicaceae, Sapotaceae, Meliaceae, Palmae, Euphorbiaceae — contribuyen con cerca de la mitad (38% - 73%, promedio 52%) de la riqueza de especies en muestreos de 0,1 ha de cualquier bosque de baja altitud. Por lo menos ocho de esas familias están siempre entre las 10 con mayor riqueza de especies en cualquier bosque húmedo amazónico (Gentry 1988b). La familia de lianas más importante, como en cualquier otra parte de las tierras bajas de los neotrópicos, es Bignoniaceae, seguido por Leguminosae, Hippocrateaceae, Menispermaceae, Sapindaceae y Mapighiaceae (Gentry 1991).

Hay también algunas diferencias significativas en composición florística entre diferentes bosques de tierras bajas neotropicales, por ejemplo entre suelos pobres y suelos ricos. Siete familias — Moraceae, Combretaceae, Flacourtiaceae, Rubiaceae, Myristicaceae, Melastomataceae, y Tiliaceae — tienen significativamente más individuos en suelos ricos intermedios y una familia — Euphorbiaceae — en suelos arenosos pobres (Gentry en prensa a). Si los promedios de números de especies son comparados, 16 de las 52

familias más prevalentes tienen significativamente diferente representación en diferentes tipos de suelos en la Amazonia. Chrysobalanaceae, Sapotaceae, Lauraceae, y, marginalmente Apocynaceae tienen significativamente más especies en bosques de suelos arenosos pobres en nutrientes. Mientras Moraceae, Combretaceae, Flacourtiaceae, Monimiaceae, Nyctaginaceae, Piperaceae, Polygonaceae, Violaceae, Hippocrateaceae y Guttiferae (y marginalmente Palmae y Tiliaceae) tienen más especies en suelos aluviales ricos en nutrimentos o en suelos arcillosos (Gentry en prensa a).

Esos patrones son también aparentes en los datos sumarizados en la tabla 2 de la flórmula del área de Iquitos. Un número de familias que generalmente tienen más riqueza de especies en suelos pobres de Amazonia central (Gentry 1990) — incluyen Sapotaceae, Apocynaceae, Burseraceae, Myristicaceae y Chrysobalanaceae — están entre las 20 familias más ricas en especies en las flórmulas combinadas del área de Iquitos. Sin embargo, familias que generalmente están asociados con mejores suelos o condiciones climáticas más húmedas y pobremente representados en Amazonia central — incluyen Araceae, Hypericaceae, Poaceae, Piperaceae, Meliaceae y Marantaceae — están igualmente bien representadas en el área de Iquitos. Los sitios representados en la tabla 2 tomados juntos tienen mucho más especies que cualquiera de los otros para los cuales los datos de flórmulas están disponibles (Gentry 1990). La combinación de elementos florísticos de suelos ricos y suelos pobres, en el mosaico de hábitat representado por esta serie de sitios es responsable de la excepcional riqueza de especies del área de Iquitos.

CONCLUSION

- ✓ La diversidad y la composición florística son predecibles a partir de factores geográficos y ambientales, con la máxima diversidad de plantas que se dan en todas las áreas tropicales de tierras bajas con suelos ricos a intermedios, alta precipitación anual y/o poco estrés de estación seca y complejos mosaicos de diferentes substratos. Es precisamente en la alta Amazonia que esta serie de características ambientales co-ocurren en su máxima extensión.
- ✓ Parece que florísticamente la Amazonia peruana tiene un papel único en el mundo por su alto grado de diversidad.

AGRADECIMIENTO

Agradecemos a Pew Foundation y a una serie de subvenciones de National Science Foundation, National Geographic Society, Mellon Foundation y MacArthur Foundation los cuales han financiado el trabajo de campo en el que se basa el presente. También agradecemos a Rodolfo Vásquez y Martín Timaná quienes hicieron disponible los datos de flórmulas no publicados, a los editores cuales revisaron el manuscrito, finalmente agradecemos numerosos colegas quienes colaboraron en la reunión de los datos resumidos en la tabla 1.