



**Congreso Nacional del Medio Ambiente**  
Cumbre del Desarrollo Sostenible

**COMUNICACIÓN TÉCNICA**

# Flora, paisajes y vegetación en América del Sur

Autor: Antonio Galán de Mera

Institución: Universidad CEU-San Pablo  
E-mail: [agalmer@ceu.es](mailto:agalmer@ceu.es)

Otros autores: J.A. Vicente Orellana (Universidad CEU-San Pablo); E. Linares Perea (Universidad Nacional de San Agustín, Arequipa, Perú)



## RESUMEN:

La distribución de las plantas y las comunidades vegetales han sido utilizadas por diferentes autores desde el s. XIX para dividir el mundo en áreas o sectores. Así Martius, Flinds & Grisebach describen regiones botánicas de acuerdo con áreas geográfico-climáticas, y Drude y Flahaut & Braun-Blanquet establecen divisiones y subdivisiones fitogeográficas integrando la vegetación de los territorios. Por tanto, la biogeografía se configura como una ciencia sintética basada en criterios climatológicos, geológicos, de flora y de vegetación, capaz de determinar áreas con mayor o menor biodiversidad susceptibles de conservación. Los diferentes autores consideran entidades históricas y geográficas para establecer unidades biogeográficas, que hoy además se apoyan en la biogeografía cladística, basadas en la dispersión y filogenia de plantas que tienen los mismos patrones de distribución, con objeto de obtener diferencias y similitudes entre distintos territorios. Las descripciones biogeográficas más conocidas sobre América del Sur la dividen en el subreino Caribeo-Amazónico (con la región Amazónica y Caribeña), y el subreino Andino-Patagónico (con las regiones Andina, Chileno-Patagónica y Fernandeziana). Aunque éstas sólo son clasificaciones territoriales, todos los autores coinciden en la enorme diversidad vegetal del subcontinente y que, buena parte de ello, se debe a las elevaciones de la Cordillera Andina. La Cordillera Andina ofrece tipos de vegetación muy variables a lo largo de sus 7000 Km; desde los Andes tropicales de Colombia y Venezuela a los Andes con clima templado de Chile y Argentina. La vegetación de montaña de los Andes la podemos dividir en 4 tipos de formaciones vegetales: 1) el Páramo- donde dominan gramíneas (*Calamagrostis*, *Festuca*) y Compuestas del género *Espeletia*, 2) la Puna húmeda- con grandes graminales (*Calamagrostis*, *Festuca*), 3) la Puna seca- con extensos matorrales (*Parastrephia*), 4) Desiertos y semidesiertos de alta montaña con estepas (*Stipa*, *Hordeum*, *Poa*) y caméfitos (*Empetrum*), y 5) la vegetación de la alta montaña subantártica con matorrales (*Pernettya*), graminales (*Festuca*, *Phleum*, *Poa*) y turberas con *Sphagnum*. El objetivo de este trabajo es dar a conocer algunos resultados y conclusiones de nuestros trabajos sobre flora y vegetación en América del Sur, separando grandes unidades biogeográficas en base a un modelo climático y profundizando en algunas de ellas con datos de flora y vegetación, en áreas que requieren soluciones rápidas de conservación y cuyo desarrollo está sujeto al conocimiento de la dinámica de los ecosistemas.



La distribución de las plantas y las comunidades vegetales han sido utilizadas por diferentes autores desde el s. XIX para dividir el mundo en áreas o sectores. Así Martius, Flindts & Grisebach describen regiones botánicas de acuerdo con áreas geográfico-climáticas, y Drude y Flahaut & Braun-Blanquet establecen divisiones y subdivisiones fitogeográficas integrando la vegetación de los territorios. Por tanto, la biogeografía se configura como una ciencia sintética basada en criterios climatológicos, geológicos, de flora y de vegetación, capaz de determinar áreas con mayor o menor biodiversidad susceptibles de conservación.

Los diferentes autores consideran entidades históricas y geográficas para establecer unidades biogeográficas, que hoy además se apoyan en la biogeografía cladística, basadas en la dispersión y filogenia de plantas que tienen los mismos patrones de distribución, con objeto de obtener diferencias y similitudes entre distintos territorios.

Las descripciones biogeográficas más conocidas sobre América del Sur la dividen en el subreino Caribeo-Amazónico (con la región Amazónica y Caribeña), y el subreino Andino-Patagónico (con las regiones Andina, Chileno-Patagónica y Fernandeziana). Aunque éstas sólo son clasificaciones territoriales, todos los autores coinciden en la enorme diversidad vegetal del subcontinente y que, buena parte de ello, se debe a las elevaciones de la Cordillera Andina.

La Cordillera Andina ofrece tipos de vegetación muy variables a lo largo de sus 7000 Km; desde los Andes tropicales de Colombia y Venezuela a los Andes con clima templado de Chile y Argentina. La vegetación de montaña de los Andes la podemos dividir en 4 tipos de formaciones vegetales: 1) el Páramo- donde dominan gramíneas (*Calamagrostis*, *Festuca*) y Compuestas del género *Espeletia*, 2) la Puna húmeda- con grandes gramíneas (*Calamagrostis*, *Festuca*), 3) la Puna seca- con extensos matorrales (*Parastrephia*), 4) Desiertos y semidesiertos de alta montaña con estepas (*Stipa*, *Hordeum*, *Poa*) y caméfitos (*Empetrum*), y 5) la vegetación de la alta montaña subantártica con matorrales (*Pernettya*), gramíneas (*Festuca*, *Phleum*, *Poa*) y turberas con *Sphagnum*.

El objetivo de este trabajo es dar a conocer algunos resultados y conclusiones de nuestros trabajos sobre flora y vegetación en América del Sur, separando grandes unidades biogeográficas en base a un modelo climático y profundizando en algunas de ellas con datos de flora y vegetación, en áreas que requieren soluciones rápidas de conservación y cuyo desarrollo está sujeto al conocimiento de la dinámica de los ecosistemas.

## **1. EL CRITERIO CLIMATOLÓGICO. UN MODELO BIOCLIMÁTICO PARA DETERMINAR ÁREAS DE VEGETACIÓN**

Puesto que en la actualidad la climatología va encaminada a lograr modelos de predicción climática y cambios en la vegetación, se hace necesario aplicarla a (1) la observación de las convergencias climáticas que aparecen entre áreas distantes del mundo para poder establecer regiones con unas características florísticas y de vegetación, y (2), al origen y evolución de tipos de flora y vegetación.

### **1.1. EL ÍNDICE DE HUMEDAD TOTAL**

El índice de Humedad Total es un algoritmo constituido por dos sumandos:

$$HT = HE + HI$$



HE es el índice de Humedad Estival, y es la humedad que existe en una localidad durante los 4 meses a partir del solsticio de verano; en el hemisferio norte, durante junio, julio, agosto y septiembre, y en el hemisferio sur, durante diciembre, enero, febrero y marzo,

$$HE = \sum PE + HR_E / ETP_E$$

HI es el índice de Humedad Invernal, y es la humedad que existe en una localidad durante los 4 meses a partir del solsticio de invierno; en el hemisferio norte, durante diciembre, enero, febrero y marzo; y en el hemisferio sur durante junio, julio, agosto y septiembre,

$$HI = \sum PI + HR_I / ETP_I$$

donde P es la suma de la precipitación media de cada mes en mm, HR la suma de la humedad relativa media de cada mes, y ETP la suma de la evapotranspiración potencial media de cada mes en mm.

La humedad de un territorio viene dada por la circulación media de la atmósfera. En este sentido, la Tierra está dividida en cinturones de altas y bajas presiones y la dirección que adoptan éstas es la responsable de la humedad. Esta dirección además aparece moldeada por la posición de los continentes y origina las corrientes marinas que influyen sobre la vegetación. La zona constante de bajas presiones que se origina en la franja ecuatorial (zona de convergencia intertropical), acentuada durante los meses de temperaturas elevadas, hace que podamos hablar de dos regímenes de lluvias: (1) Tropical, donde los máximos de lluvia ocurren durante el verano ( $PE > PI$ ), y (2) Extratropical, con los máximos de lluvia en el invierno ( $PI > PE$ ). Ambos regímenes no tienen por qué ser exclusivos de la franja terrestre comprendida entre el trópico de Cáncer y el de Capricornio. Por ejemplo, en Japón y SE de China, las corrientes marinas cálidas de Kuro-Shio y de la costa de China, se encargan de mantener un régimen de lluvias tropical. El caso contrario sucede en el Desierto Pacífico peruano-chileno, donde la corriente fría de Humboldt aporta precipitaciones en invierno logrando un régimen extratropical mediterráneo dentro de los trópicos. Este último ejemplo, también es útil para observar la importancia de la humedad relativa del aire (HR) puesto que las cifras del índice de Humedad Invernal (HI) se elevan gracias a ésta, y el resultado es una vegetación terofítica de aspecto mediterráneo. Igual sucede con ciertos isleños de bosques secos y sabanas que se encuentran en el interior de la Cuenca Amazónica.

La evapotranspiración potencial (ETP) es el número clave para la predicción del tipo de vegetación, ya que está directamente relacionada con la humedad que existe en el suelo y con la radiación solar; ETP incluye la transpiración de las plantas y la evaporación del suelo. Esto quiere decir que, por ejemplo, en la tundra ETP resulta mucho más baja que en un bosque mediterráneo, lo cual, a grandes rasgos, nos da lugar a estos dos tipos de vegetación puesto que la humedad resultante (HE y HI) es muy diferente.

## 1.2. LA TEMPERATURA

Para lograr la delimitación de los tipos de vegetación se hace necesario considerar la temperatura media anual ( $T^{\circ}C$ ) y el número de meses en que las



temperaturas mínimas absolutas son inferiores a cero ( $nma < 0$ ).

### 1.3. DATOS METEOROLÓGICOS

Para interpretar de forma global el funcionamiento de la vegetación hemos procesado 855 estaciones meteorológicas del mundo para obtener una matriz (en ella intervienen HE, HI, T,  $nma < 0$  frente a las estaciones meteorológicas numeradas) que al ser procesadas con un programa estadístico obtuviésemos un dendrograma de divergencias y semejanzas entre el clima de localidades determinadas.

La comprobación del paralelismo entre HT, T y  $nma < 0$  y la vegetación de América del Sur se llevó a cabo con algunos viajes de observación entre 1987 y 2005 (Llanos de Venezuela, Cuenca Amazónica, Cordillera Andina, Chaco paraguayo, N y centro de Argentina, desiertos de Perú y Chile y selvas atlánticas de Paraguay y Brasil).

### 1.4. CONDICIONES CLIMÁTICAS Y TIPOS DE VEGETACIÓN EN EL MUNDO

En la tabla 1 indicamos los tipos de vegetación resultantes tras aplicar HT, T y  $nma < 0$ . Así, encontramos 13 tipos de vegetación tropical- desierto (DT), semidesierto (SMT), sabana seca (SS), estepa con árboles decíduos (ET), alta montaña tropical con vegetación periglacial dispersa (AMT), sabana húmeda (SH), bosques de coníferas y espinales (BAT), puna seca (PS), bosques lauroides (BL), alta montaña tropical continental con vegetación dispersa periglacial (AMTC), pluvisilvas con comunidades de palmeras (PL), pluvisilvas con comunidades de helechos arborescentes (PLM), puna húmeda y páramo (PH)- y 13 tipos de vegetación extratropical- tundra o pastizales de alta montaña (T), tundra arbolada o bosques dispersos de alta montaña (TA), matorrales dispersos árticos o subantárticos (MDS), taiga o bosques de coníferas (TG), bosques mixtos con coníferas y árboles decíduos (MXCC), bosque decíduo templado (ETC), desierto de carácter mediterráneo (DM), semidesierto de carácter mediterráneo (SMM), vegetación esclerófila de carácter mediterráneo (VM), estepa de carácter mediterráneo con matorrales dispersos (VAL), pastizales de alta montaña con carácter mediterráneo (AMM) y bosque mediterráneo con coníferas y árboles caducifolios (MXCE).

### 1.5. EL MAPA DE AMÉRICA DEL SUR

En la fig. 1 mostramos el mapa de América del Sur resultante de la aplicación del índice de Humedad Total,  $T^{\circ}C$  y  $nma < 0$ , y de accidentes geográficos y vegetación observada.

La vegetación tropical más extendida en el mundo son los bosques dispersos y las sabanas, que según algunos autores es la más antigua dentro de los tipos tropicales. Un aspecto muy interesante son los isleos de sabana que se encuentran en el interior de la Cuenca Amazónica y la semejanza estructural y florística entre las sabanas y bosques del norte del Perú y sur de Ecuador con las del Chaco de Argentina, Bolivia y Paraguay, situación que deja entrever la actividad tectónica miocena de los Andes y el origen común de la vegetación de estos dos territorios transandinos.

En contacto con las sabanas secas o los desiertos tropicales, encontramos la vegetación debida al régimen de lluvias mediterráneo. La vegetación esclerófila mediterránea la encontramos en los 5 continentes: áreas adyacentes a la Cuenca Mediterránea, extremo S de África, área central de Chile, alrededores de la península de

California y extremo S de Australia.

El continente americano es especialmente rico en vegetación mediterránea. Tradicionalmente el chaparral californiano ya es considerado como mediterráneo, y el centro-oeste de USA también muestra grandes áreas de tendencia mediterránea a la sombra de lluvias de las Montañas Rocosas, sobre todo con los bosques mixtos de árboles esclerófilos y coníferas, y las praderas con plantas xéricas. En América del Sur,

PE > PI	TROPICAL ZONES		
HE < 1	HI < 1		Desert with tropical character (DT)
	HI > 1	HI < 1.5	Semidesert with tropical character (SMT)
	HI > 2	T > 0, nma 7-9	Steppe with tropical character and with deciduous trees (ET)
HE > 1	HI < 1	T > 0, nma > 5	Dry savanna (SS)
		T > 0, nma > 8	Dry high tropical mountain ("dry puna")(PS)
	HI > 1	T > 20, nma < 5	Humid savanna (SH)
		T < 20, nma 0-7	Laurel-type forest with tropical character (BL)
		T < 20, nma 7-9	Steppe with tropical character and with deciduous trees ("pampa") (ET)
	T > 0, nma > 9	High tropical mountain with disperse periglacial vegetation (AMT)	
	T < 0, nma > 9	High continental tropical mountain with disperse periglacial vegetation (AMTC)	
HE > 2	HI > 1	T > 20, nma 0	Rain forest with palm communities (PL)
		T < 20, T > 0, nma < 4	Rain forest with arborescent fern communities (PLM)
		T < 20, T > 0, nma 4-7	Coniferous forest or espinal with tropical character (BAT)
		T < 20, T > 0, nma > 7	Humid high tropical mountain with long grass ("humid puna" and "paramo") (PH)
		HI < 1	T > 0, nma < 5
PI > PE	EXTRATROPICAL ZONES		
HE > 1	HI > 1	HI > 50 HE, T < 0, nma 10-12	Tundra or high mountain grasslands (T)
		HI > 50 HE, T 0-3, nma 10-12	Wooded tundra or high mountain disperse forest (TA)
		HI > 50 HE, T > 3, nma 12	Arctic and subantarctic disperse scrubs (MDS)
		HI > 50 HE, T > 3, nma 10-11	Taiga or coniferous forests (TG)
		HI < 50 HE, T > 0, nma < 9	Temperate deciduous forests (BCT)
		HI < 50 HE, T > 0, nma > 9	Temperate steppe with deciduous trees (ETC)
HE < 1	HI < 1		Desert with Mediterranean character (DM)
		HI 1-1.5	Semidesert with Mediterranean character (SMM)
		HI > 1.5	Sclerophyllous vegetation with Mediterranean character (VM)
			Steppe with disperse scrubs with Mediterranean character (VAL)
			High mountain grasslands with Mediterranean character (AMM)
			Mediterranean mixed forest with coniferous and sclerophyllous vegetation (MXCE)

Tab. 1.- Condiciones climáticas necesarias para predecir los diferentes tipos de vegetación

son de carácter mediterráneo la Patagonia (Argentina) y la costa pacífica desde los

alrededores de Valdivia (Chile) hasta el paralelo 8° de latitud S. En todo este territorio existe vegetación terofítica de tipo mediterráneo debida a las precipitaciones causadas por la influencia de la corriente de Humboldt. Por esta razón, la costa tropical de Perú, entre las ciudades de Tacna y Trujillo, la influencia mediterránea se mantiene con un período de precipitaciones fundamentalmente extratropical. A partir del paralelo 8°S la corriente de Humboldt se retira adentrándose en el océano Pacífico y el régimen de lluvias se hace claramente tropical.

En América del Sur también existen estepas tropicales (ET) y estepas tropicales con árboles decíduos (ETC) que pueden ser originadas por la actividad humana. Aquí, la



Fig. 1.- Mapa de América del Sur resultante de aplicar el índice de Humedad Total, T y  $nma < 0$  y atendiendo a la fisiografía y vegetación observadas. 1. Bosques de coníferas de la provincia Mesoamericana de Montaña, 2. bosques secos de las provincias Pacífica y Caribeña, 3. pluvisilvas de las provincias Pacífica y Caribeña, 4. bosques secos de la Guajira, 5. bosques semidecíduos de la provincia de la Sabana, 6. pluvisilvas de la Cuenca Amazónica, 7. graminales del Páramo, 8. graminales y matorrales de la Puna, 9. desierto peruano y chileno e Islas Galápagos, 10. bosques de la provincia del Cerrado, 11. bosques secos de la provincia de la Caatinga, 12. matorrales y bosques mediterráneos de la provincia Chilena Central y de las islas San Félix y San Ambrosio, 13. semidesiertos y sabanas de las provincias Prepuneña y Monte, 14. bosques secos de la provincia Chaqueña, 15. pluvisilvas de las provincias Atlántica y Paranense, 16. bosques de coníferas de la provincia Paranense, 17. graminales y bosques secos de las provincias Pampeana y del Espinal, 18. bosques húmedos de las provincias Subantártica y de las islas Juan Fernández, 19. graminales y caméfitos pulviniformes de la Patagonia, 20. graminales y matorrales de la provincia Insular [T son transiciones entre tipos de vegetación; se encuentran sin numerar las que tienen los datos incompletos para la determinación del HT]

estructura de la vegetación es abierta, como podemos observar en la Pampa argentina.

## 2. INTERPRETACIÓN DE LA FLORA Y LA VEGETACIÓN; PATRONES DE DISTRIBUCIÓN EN ÁREAS CON ESTRUCTURAS SEMEJANTES DE VEGETACIÓN

### 2.1. EL CHACO PARAGUAYO Y LOS BOSQUES DEL N DEL PERÚ

El Chaco paraguayo, como los bosques del N del Perú, son bosques secos (fig. 2) que en ocasiones forman sabanas dispersas. Los bosques secos paraguayos son ricos en especies de *Capparis* (*C. retusa*, *C. salicifolia*, *C. speciosa*, *C. tweediana*), Apocináceas (*Aspidosperma quebracho-blanco*), Bombacáceas (*Chorisia insignis*), Bromeliáceas terrestres (*Bromelia serra*), Cactáceas (*Harrisia pomanensis*, *Monvillea cavendishii*, *Opuntia retrorsa*, *Pereskia sacharosa*, *Quiabentia pflanzii*, *Stetsonia coryne*), Fabáceas s.l. (*Acacia aroma*, *A. furcatispina*, *A. praecox*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Cercidium praecox*, *Geoffroea decorticans*, *Parkinsonia aculeata*, *Prosopis pallida*), Nictagináceas (*Bougainvillea praecox*). Incluso en los valles andinos orientados al chaco aparecen elementos comunes con los semidesiertos andinos occidentales, como es el caso de *Bougainvillea spinosa*, que se encuentra al S de la cordillera de Cochabamba (Bolivia) y en las laderas desérticas andinas occidentales.

*Cercidium praecox*, *Geoffroea decorticans*, *Parkinsonia aculeata* y *Prosopis pallida* forman también parte de la vegetación del N del Perú (fig. 3), donde además son frecuentes especies de *Capparis* (*C. avicennifolia*, *C. eucalyptifolia*, *C. scabrida*), Apocináceas (*Prestonia cordifolia*, *Thevetia peruviana*), Bombacáceas (*Chorisia insignis*), Cactáceas (*Neoraimondia arequipensis*, *Opuntia quitensis*), Fabáceas s.l. (*Acacia macracantha*, *Bauhinia weberbaueri*, *Caesalpinia spinosa*, *Cercidium praecox*, *Eriotheca discolor*, *Mimosa pellita*, *Pithecellobium multiflorum*), Nictagináceas (*Bougainvillea pachyphylla*).



Fig. 2.- Aspecto de los bosques secos del Chaco paraguayo

## 2.2. LA VEGETACIÓN DEL N DEL PERÚ Y DEL DESIERTO PACÍFICO

Las grandes elevaciones de los Andes originan sombra de lluvias en la vertiente occidental; sin embargo, entre 100 y 1000 m de altitud aproximadamente, se desarrolla la vegetación de “lomas” que está sujeta a precipitaciones invernales “garúas”, causadas por la corriente fría de Humboldt, por lo que el régimen de lluvias de la costa centro-sur del Perú y norte de Chile, que está entre los trópicos, es extratropical ( $PI > PE$ ) con un período de sequía prolongado durante el verano austral ( $HE < 1$ ), aunque HI también es menor de 1.

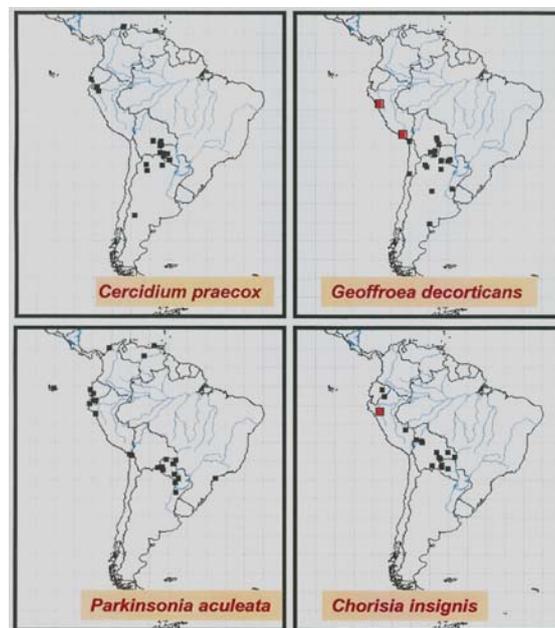


Fig. 3.- Algunas plantas comunes de los bosques secos del Chaco paraguayo y el N del Perú (los cuadrados rojos son nuevas localidades encontradas en los últimos años. La base cartográfica es de Missouri Botanical Garden)

El efecto de estas precipitaciones es muy irregular a lo largo de todo este territorio dando lugar a endemismos muy localizados (fig. 4):

Área de Lima: *Aloisia minthiosa*, *Arnaldoa macbrideana*, *Baccharis alnifolia*, *Cistanthe lingulata*, *Geranium limae*, *Presliophytum heucheraefolia*, *Nolana gayana*, *Paramongaia weberbaueri*, *Senecio lomincola*, *Solanum chancayense*, *Tarasa thyrsoides*, *Tiquilia dichotoma*;

Área de Ica: *Haageocereus icensis*, *Nolana insularis*, *N. willeana*, *Onoseris humboldtiana*, *Oxalis xerophyton*, *Senecio icaensis*, *Solanum andersonii*, *Tecoma guarume*, *Tillandsia marconae*;

Área de Arequipa a Tacna: *Cistanthe tovarii*, *Eragrostis attenuata*, *Haageocereus decumbens*, *Neoporteria islayensis*, *Nolana amplexicaulis*, *N. arenicola*, *N. aticoana*, *N.*

*coronata*, *N. johnstonii*, *N. pallida*, *N. pallidula*, *N. pearcei*, *Oxalis lomana* var. *glabrescens*, *Plantago tacnensis*, *Pygmaeocereus familiaris*, *Tillandsia wedermannii*, *Tiquilia tacnensis*, *Weberbauerella brougniartioides*, *W. raimondiana*.

En las lomas hay una gran abundancia de hierbas anuales (fig. 5), e incluso en distintas localidades existen neófitos que están integrados en la vegetación mediterránea europea (*Erodium malacoides*, *Fumaria parviflora*, *Lophochloa cristata*, *Silene gallica*, *Stachys arvensis*). Según las observaciones que hemos realizado en la costa del Perú, también hemos encontrado elementos de bosques secos- *Capparis prisca*, *Croton alnifolius*- que junto a otros (*Capparis angulata*, *C. ovalifolia*, *Geoffroea decorticans*, *Prosopis pallida*, *Vallesia glabra*) ya reportados en el Desierto Pacífico peruano demuestran que, en algún momento, cuando la corriente de Humboldt estaba debilitada, la costa peruana podría ser un bosque seco que sufrió un cambio en el régimen de precipitaciones.

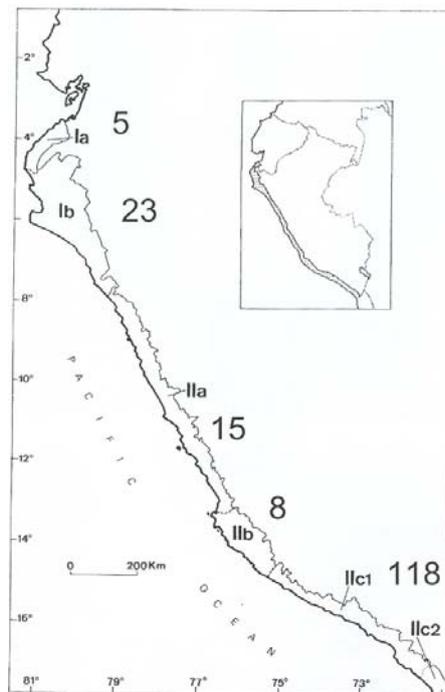


Fig. 4.- Áreas biogeográficas en el desierto pacífico peruano con el número de endemismos. Ia- área de Tumbes, Ib- área de Sechura, IIa- área de Lima, IIb- área de Ica, IIc1- área de Arequipa, IIc2- área de Tacna



Fig. 5.- Aspecto de las comunidades terofíticas de las lomas de Iguanil, al N de Lima

### 2.3. LA VEGETACIÓN DEL N DEL PERÚ Y SU RELACIÓN CON LA COSTA ECUATORIANA Y COLOMBIANA

A partir del paralelo 7° S la distribución altitudinal de la vegetación está influida por la corriente de El Niño y por la menor altitud de los Andes en esta latitud, lo que permite la entrada de perturbaciones desde oriente. La vegetación de las tierras más bajas (0-200 m) está caracterizada por formaciones de freatófitos (*Capparis avicennifolia*, *C. scabrida*, *Cryptocarpus pyriformis*, *Prosopis pallida*), que en las zonas más secas son muy dispersas. Entre los 200-1500 m se reconoce un bosque espinoso rico en Cactáceas (*Acacia macracantha*, *Capparis scabrida*, *Cercidium praecox*, *Eriotheca discolor*, *Loxopterygium huasango*, *Neoraimondia arequipensis*), a la que suceden, entre los 1500-2500 m, formaciones cerradas de arbustos y árboles dispersos (*Annona cherimola*, *Ceroxylon* sp., *Hypericum laricifolium*, *Miconia lambayequensis*, *Nectandra laurel*, *Oreocallis grandiflora*). Entre los 2500-3000 m se extiende un bosque perennifolio húmedo (*Chusquea scandens*, *Ocotea architectorum*, *Podocarpus oleifolius*, *Weinmannia cymbifolia*), y a partir de los 3500 m se inicia la jalca o páramo.

Desde Trujillo (Perú) se puede observar un gradiente creciente de lluvias hasta la costa colombiana que se corresponde con un aumento gradual de la cobertura vegetal, desde un desierto tropical hasta pluvisilvas. Por ello, desde el paralelo 7° S hacia el norte nos vamos a encontrar elementos comunes con la costa y la sierra de Colombia y Ecuador (*Abutilon reflexum*, *Amaranthus urceolatus*, *Cacosmia rugosa*, *Chrysactinium hieracioides*, *Cienfuegosia hitchcockii*, *Cordia polyantha*, *Dicliptera scutellata*, *Geoffroea striata*, *Kosteletzkyia depressa*, *Lagascea mollis*, *Loxopterygium huasango*, *Plagiocheilus bogotensis*) (fig. 6).

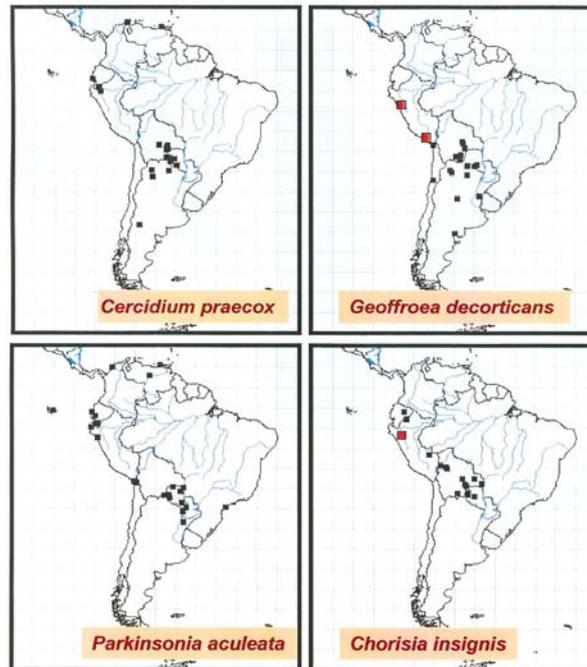


Fig. 6.- Distribución de algunas plantas características en el N de Perú, Ecuador y Colombia (la base cartográfica es de Missouri Botanical Garden)

#### 2.4. EL PÁRAMO, LA PUNA HÚMEDA, LA PUNA SECA

Al igual que sucede con la vegetación en la costa al W de los Andes, existe un gradiente de humedad desde el páramo- Venezuela, Colombia, Ecuador y N del Perú hasta la puna seca- S del Perú, Bolivia, Chile y Argentina. El centro y S del Perú se diferencia por la asimetría entre la vegetación xerofítica a occidente e higrofitica (bosques húmedos) a oriente; por el contrario, desde Venezuela a Ecuador encontramos bosques húmedos en ambas vertientes separados por el páramo.

Según nuestras observaciones, y de forma general, podríamos decir que páramo y puna se inician sobre los 1500 m en las laderas occidentales de los Andes y sobre los 500 m en las laderas orientales. Existen una serie de bioindicadores que limitan lo andino a ambas vertientes. En la vertiente occidental del centro peruano, las escasas precipitaciones permiten la presencia de formaciones de Cactáceas columnares (fig. 7)(*Armatocereus procerus*, *Espostoa melanostele*, *Gnidoscolus basiacanthus*, *Haageocereus limensis*, *Neoraimondia arequipensis*, *Orthopterygium huacui*) que indican el comienzo de la vegetación de la provincia biogeográfica de la Puna. En las vertientes orientales, las pluvisilvas montanas con *Rubus urticifolius*, gran cantidad de helechos arborescentes (*Cyathea*, *Pteris*), y la ausencia de comunidades de palmeras (sobre todo de *Mauritia flexuosa*), características de la Amazonía, indican que nos encontramos en la versión cálida y húmeda de los Andes.



Fig. 7.- Aspecto de las áreas más secas de la unidad biogeográfica de la Puna húmeda al norte de Lima a unos 1500 m de altitud (valle del río Chillón)

Entre el páramo, la puna húmeda y la puna seca, por encima de los 2500-2800 m, también podemos encontrar una serie de elementos que indican el límite de estas tres unidades biogeográficas. De la bibliografía diversa que existe sobre el páramo podemos destacar *Aragoa abietina*, *Calamagrostis effusa*, *Diplostephium phylloides*, *Espeletia argentea*, *E. schultzei*, *Espeletiopsis colombiana*, *E. corymbosa*, *Festuca subulifolia*, *Hieracium avilae*, *Hypericum laricifolium*, *H. mexicanum*, *H. strictum*. *C. effusa* y *F. subulifolia* no alcanzan los Andes peruanos; tampoco *Aragoa*, *Espeletia* ni *Espeletiopsis*. Sin embargo, *Hypericum laricifolium* forma matorrales y arbustedas por encima de 7° S y que junto a otras especies (*Bejaria resinosa*, *Brachyotum figueroae*, *Chusquea polyclados*, *Coriaria ruscifolia* subsp. *microphylla*, *Orthosanthus chimboracensis*, *Siphocampylus jelskii*), indican que el páramo llega a Perú (fig. 8).

La puna húmeda peruana y boliviana, desde la Cordillera Blanca en el Perú hasta la cuenca del lago Titicaca, se caracteriza por pajonales, bosques frondosos de *Polylepis*, y arbustedas que forman la vegetación permanente de los valles con grandes pendientes. Son endemismos de la puna húmeda: *Aa mathewsii*, *Ageratina sternbergiana*, *Aristeguietia discolor*, *Bartsia camporum*, *B. patens*, *Bomarea involucrosa*, *Calceolaria aperta*, *C. bicolor*, *C. cuneiformis*, *C. glauca*, *Cheilanthes scariosa*, *Chuquiraga spinosa*, *Citharexylum dentatum*, *Clematis peruviana*, *Eremocharis integrifolia*, *Helogyne ferreyrae*, *Jaltomata bicolor*, *Lupinus ballianus*, *Matucana haynei*, *Pasiflora trifoliata*, *Peperomia naviculaefolia*, *Polylepis racemosa*, *Siphocampylus biserratus*, *Tillandsia caulescens*, *Tristerix peruvianus*, *Villadia reniformis*.

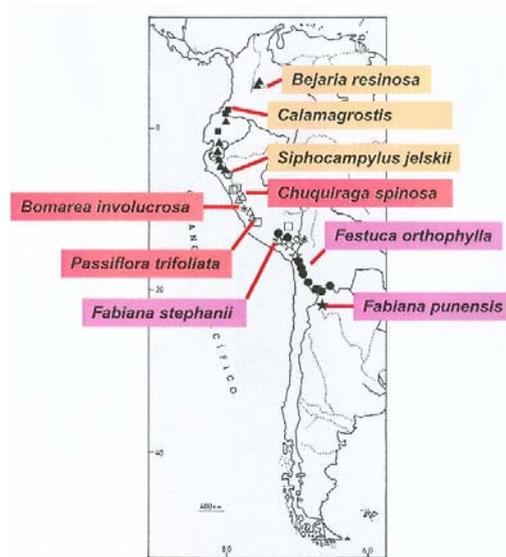


Fig. 8.- Bioindicadores del Páramo, la Puna húmeda y la Puna seca

La puna seca abarca las zonas del altiplano donde llegan con dificultad las lluvias de procedencia amazónica (fig. 9), desde el sur del departamento de Ayacucho (Perú) a la sierra de la Laguna Blanca y de Aguas Calientes (Argentina). Si la puna húmeda se caracteriza por el territorio que abarcan los pajonales, en la puna seca son típicos los matorrales y la vegetación especializada de los saladares que se encuentran a más de 4000 m. Según la distribución del género *Fabiana* en América del Sur, *F. punensis* marca el límite meridional, mientras que los matorrales con *Azorella compacta*, *Festuca orthophylla* y *Parastrephia lepidophylla* dibujan el borde septentrional. Son plantas endémicas o características de la puna seca: *Adesmia atacamensis*, *A. spinosissima*, *Anthobryum triandrum*, *Arenaria serpens*, *Azorella compacta*, *Chersodoma arequipensis*, *Diplostephium tacorense*, *Echinopsis pamparuizii*, *Fabiana ramulosa*, *F. stephanii*, *Festuca orthophylla*, *Junellia arequipense*, *J. juniperina*, *Mutisia orbygniana*, *Opuntia corotilla*, *O. ignescens*, *O. soehrensii*, *Oreocereus hempelianus*, *Parastrephia lepidophylla*, *P. quadrangularis*, *Puccinellia frigida*, *Senecio spinosus*, *Xenophyllum poposum*.



Fig. 9.- Aspecto de Puna seca en el departamento de Tacna (S de Perú)

## 2.5. LA VEGETACIÓN DE LOS LLANOS OCCIDENTALES DEL ORINOCO Y SU RELACIÓN CON AMÉRICA CENTRAL Y LA AMAZONÍA

Los Llanos del Orinoco (fig. 10) presentan una buena cantidad de plantas en común con la Amazonía y con otros bosques húmedos del norte de Sudamérica y de América Central (p.ej. *Arrabidaea mollissima*, *Cissampelos pareira*, *Combretum laxum*, *Copaifera officinalis*, *Monstera adansonii*, *Platymiscium pinnatum*, *Smilax cumanensis*, *Strychnos panamensis*). Sin embargo, especies cuyas familias están muy representadas en la Amazonía no llegan a los Llanos.



Fig. 10.- Aspecto de las sabanas de El Frío (Llanos del Orinoco, Apure, Venezuela)

En el mapa de la fig. 11 está señalada la distribución de plantas que se localizan especialmente en los Llanos: *Annona jahnii*, *Coccoloba obtusifolia*, *Duguetia riberensis* y *Randia venezuelensis*. Por el contrario, *Couratari oblongifolia*, *C. gloriosa* y *Rourea cuspidata* son amazónicas y no alcanzan los Llanos, por lo que el límite sur de la provincia biogeográfica de los Llanos lo marcan las elevaciones de Meta y la Guainía, al E de Colombia. En Colombia, al SW de los Llanos, en la región de Aracucara, la vegetación característica de los Llanos Occidentales (bosques semidecídus de *Bromelia chrysantha* y *Platymiscium pinnatum*, palmerales de *Copernicia tectorum*, arbustadas de *Randia venezuelensis* y *Annona jahnii*) es sustituida por las arbustadas de *Bonnetia martiana*, *Dimorphandra cuprea* e *Ilex divaricata*, relacionadas con la vegetación de la Gran Sabana y las “caatingas” amazónicas.

Tanto al W como al N, los Llanos dejan paso entre 200 y 500 m a la gran unidad del Páramo y a la provincia Costera Venezolana formando parte de la región Caribeño-Mesoamericana lo cual puede justificarse por los bosques con una combinación de elementos comunes con los bosques caribeños, como *Bursera tomentosa*, *Casearia hirsuta*, *Cecropia peltata*, *Ceiba pentandra*, *Genipa caruto*, *Guazuma ulmifolia*, *Hamelia patens*, *Malvaviscus arboreus*, *Samanea saman* y *Spondias mombin*.

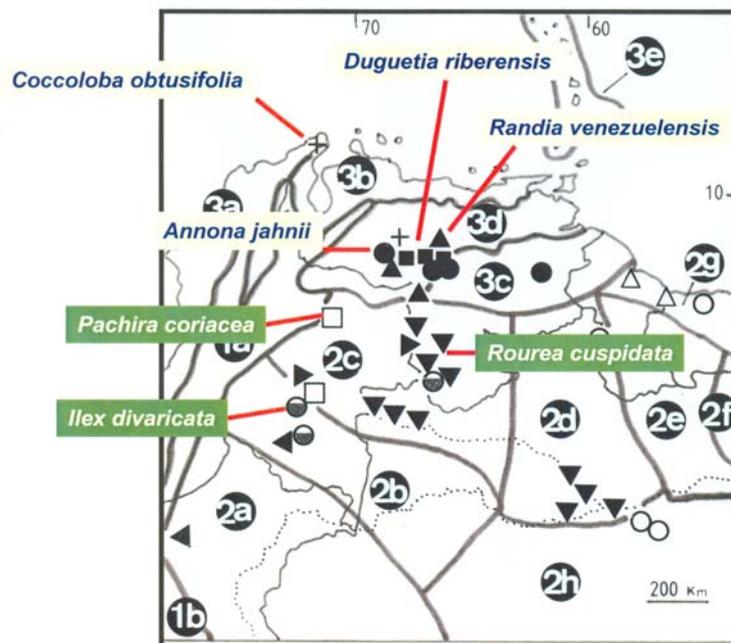


Fig. 11.- Distribución de algunas plantas características de los Llanos del Orinoco y de la Amazonía [las letras representan las unidades biogeográficas del N de América del Sur: 1- Región Andina (1a- provincia del Páramo, 1b- provincia de la Puna), 2- Región Amazónica (2a- Suroeste, 2b- Solimões-Amazonas oeste, 2c- Noroeste-Alto Río Negro, 2d- Roraima-Manaus, 2e- Jari-Trombetas, 2f y 2g- Costa atlántica), 3- Región Caribeño-Mesoamericana (3a- provincia Pacífica, 3b- provincia Costera Venezolana, 3c- provincia de la Guayana, 3d- provincia de los Llanos, 3e- provincia del Caribe)]

### 3. LA VEGETACIÓN DE AMÉRICA DEL SUR EN EL CONTEXTO MUNDIAL. LA HIPÓTESIS DE LAS CRONOSECUENCIAS DE VEGETACIÓN

En América del Sur encontramos áreas tropicales que contactan con áreas mediterráneas (fig. 1), y áreas mediterráneas con otras de clima templado. Asimismo en la Amazonía vemos ciertos isleos de bosques xerófilos. De ello podemos decir que un tipo de vegetación limita con otra de la cual puede proceder si han existido ciertas variaciones climáticas, y en una de ellas existen plantas de la otra que han quedado de forma relictual.

El dendrograma de la fig. 12 es el que hemos obtenido al procesar las 855 estaciones meteorológicas estudiadas de todo el mundo. En el cuadro 1 hay una buena cantidad de estaciones que presentan vegetación esclerófila mediterránea (VM), bosques lauroides (BL) y pluvisilvas montanas (PLM) que están interrelacionadas y que, bajo un mismo espacio térmico, sólo se diferencian en el régimen de precipitaciones. Esta situación permite que se pueda establecer una relación de vicarianza entre los bosques lauroides del E de China, Anatolia septentrional, Islas Canarias, S de la Península Ibérica, los bosques húmedos africanos y las pluvisilvas montanas de América del Sur, con la presencia de géneros comunes (tab. 2), lo que nos puede dar una pista sobre el origen de los distintos tipos de vegetación.

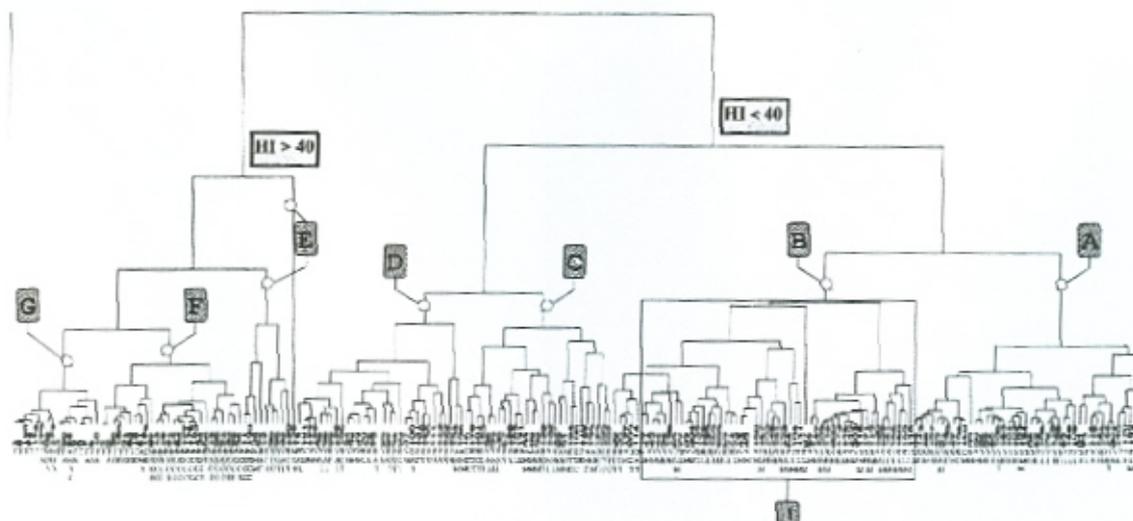


Fig. 12.- Dendrograma de similitud entre el clima y la vegetación de las estaciones meteorológicas estudiadas

	Sam	Canl	SPIb	Afr	NAn	Ech
<i>Alnus</i> L.	+				+	+
<i>Prunus</i> L.	+				+	+
<i>Rudax</i> L.					+	+
<i>Ptilarctus</i> L.	+				+	+
<i>Myrica</i> L.	+				+	+
<i>Ficus</i> L.	+				+	+
<i>Elaphoglossum</i> Schott.	+				+	+
<i>Rhododendron</i> Sm.	+				+	+
<i>Davallia</i> Sm.	+				+	+
<i>Hymenophyllum</i> Sm.	+				+	+
<i>Laurus</i> L.					+	+
<i>Daphniphyllum</i> Swartz	+				+	+
<i>Ficus</i> L.					+	+
<i>Rhododendron</i> L.					+	+
<i>Persea</i> Miller	+				+	+
<i>Polypodium arifolium</i> (Forsk.) T. Moore					+	+
<i>Thelypteris</i> subg. <i>Cyclanurus</i> (Lam.) Mont					+	+
<i>Culcita</i> K. Presl	+				+	+
<i>Psidium</i> Swartz	+				+	+
<i>Cecropia</i> Aublet	+				+	+
<i>Arbutus</i> L.					+	+
<i>Begonia</i> L.	+				+	+
<i>Clethra</i> Klotsch	+				+	+
<i>Pilea inaequalis</i> Cav.					+	+
<i>Vernonia</i> L.					+	+
<i>Dryopteris</i> <i>gawachica</i> Gibby & Jermy					+	+
<i>Polypodium macaronesicum</i> Dobson					+	+
<i>Isotriaena</i> L.	+				+	+
<i>Cyanus</i> J.E. Smith	+				+	+
<i>Sideroxylon</i> L.	+				+	+
<i>Stegonogramma</i> Blume					+	+
<i>Asplenium archaicum</i> (Humm.) Borch					+	+
<i>Rapanea</i> Aublet	+				+	+
<i>Psychotria</i> L.	+				+	+
<i>Rhus</i> L.	+				+	+
<i>Apollonia</i> Nees					+	+
<i>Polystichum javoyolencicum</i> Aliston					+	+
<i>Adiantum reniforme</i> L.					+	+
<i>Magnolia</i> L.					+	+
<i>Citrus</i> L.					+	+

Tab. 2.- Presencia de algunos táxones característicos de bosques lauroides y pluvisilvas montanas del mundo. Abreviaturas: SAm- América del Sur, Canl- Islas Canarias, SPIb- S de la Península Ibérica, Afr- bosques húmedos africanos, NAn- N de Anatolia, Ech- E de China

Para que en una localidad exista una pluvisilva montana el régimen de lluvias debe ser tropical ( $PE > PI$ ),  $HE > 2$  y  $HI > 1$  (ver tab. 1 y fig. 13). Si HE desciende, la pluvisilva pasa a ser un bosque laurifolio, y si  $HE < 1$ , podemos observar un bosque xerófilo o una sabana. Al cambiar el ecuador de posición,  $PE < PI$  puesto que nos alejamos de la zona de convergencia intertropical y esto, además, va a traer como consecuencia que ETP es lo suficientemente alta para que  $HE < 1$ , dando lugar a un clima mediterráneo. Si en un bosque laurifolio desciende la temperatura y el régimen de lluvias se hace extratropical, tenemos un bosque caducifolio templado. De igual forma, las formaciones subtropicales con árboles caducifolios (ET) están muy próximas en el dendrograma a las pluvisilvas montanas ya que éstas sólo se distinguen porque  $HE > 2$ . Aquí tenemos la razón de porqué los bosques laurifolios están en contacto con bosques xerófilos y éstos con vegetación esclerófila mediterránea.

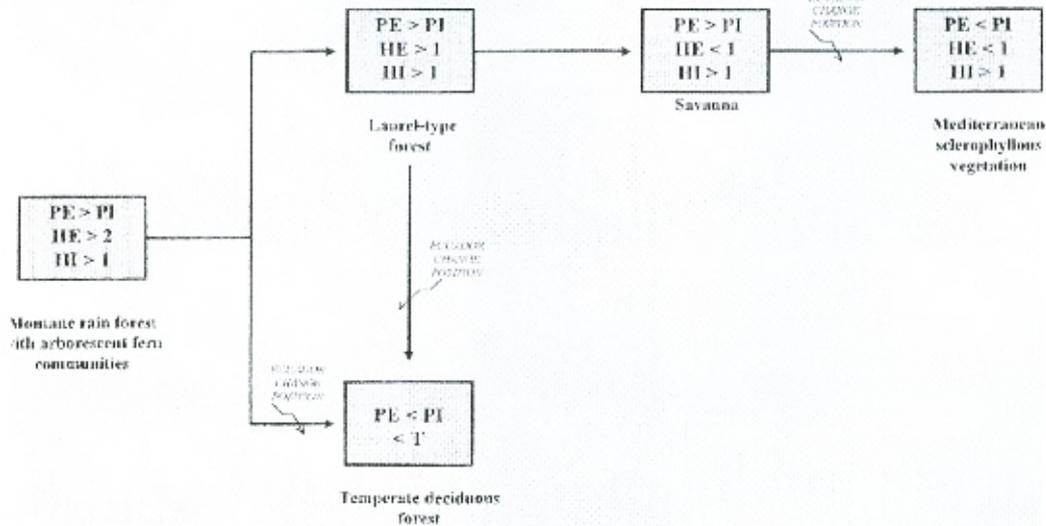


Fig. 13.- Origen de los climas y la vegetación

Este modelo está de acuerdo con lo expuesto por otros autores sobre el origen de la vegetación caducifolia en latitudes tropicales por descenso de la temperatura y sobre la vegetación terciaria de la Cuenca Mediterránea que, al parecer, fue similar a la actual del SE de China.

La fig. 14 pretende ilustrar la hipótesis de las cronosecuencias de vegetación. En A, (1) es la vegetación tropical húmeda en contacto con bosques espinosos y sabanas (2); la vegetación mediterránea (3) posiblemente se originó en suelos calizos, pues es donde, existiendo un clima tropical, se emula mejor el mediterráneo si consideramos que la filtración de agua disminuye la humedad estival que caracteriza a éste. En (B), la vegetación mediterránea (3) avanza sobre los bosques espinosos y sabanas (2); la vegetación tropical húmeda queda solamente en localidades favorecidas, y además muy empobrecida en elementos tropicales, que pasan a ser relictuales. Es decir, una cronosecuencia de vegetación es la sucesión de la vegetación a lo largo de épocas geológicas. Un ejemplo lo podemos encontrar en la vegetación de América del Sur cuando encontramos plantas de origen holártico (p.ej. *Rubus urticifolius*) en el seno de una pluvisilva montana. *Rubus* proviene de un tipo de bosque de épocas más frías cuyos elementos han quedado sólo de forma relictual frente a los tropicales de la pluvisilva.

El conocimiento de la flora y vegetación de América del Sur nos lleva a concluir en la posibilidad de predecir sustituciones en los tipos de flora que componen una unidad de vegetación ante un cambio climático, subyace en modelos predictivos con índices climáticos, lo cual sugiere preguntas a investigar como qué ocurriría en el clima ante un cambio drástico de la vegetación realizado por el hombre, o cómo afectaría al clima la deforestación amazónica.

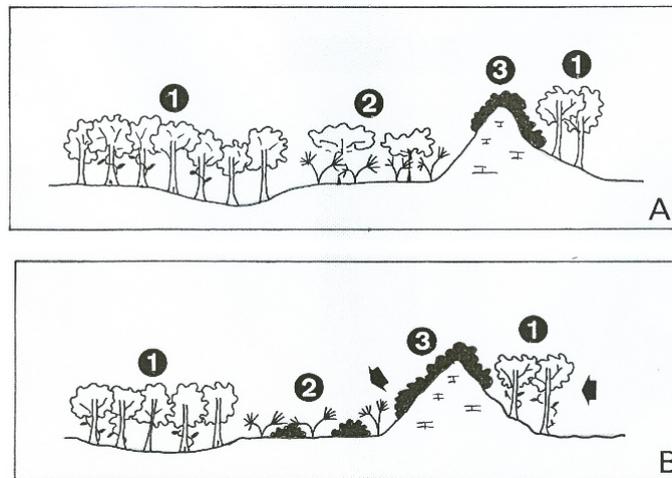


Fig. 14.- Hipótesis de las cronosecuencias de vegetación (explicación en el texto). 1- Vegetación tropical húmeda, 2- bosques espinosos y sabanas, 3- vegetación mediterránea

#### 4. BIBLIOGRAFÍA SELECCIONADA

Axelrod DI (1975): Evolution and biogeography of the Madrean-Tethyan sclerophyllous vegetation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 280-334.

Bocquet G, Widler B & Kiefer H (1978) : The Messinian Model. A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea* 33: 269-287.

Box, EO (1996): Plant functional types and climate at the global scale. *J. Veg. Sci.* 7 : 309-320.

Cabrera AL & Willink A (1973) : Biogeografía de América Latina. OEA Sér. Biología Monogr. 13.

Craw RC, Grehan JR & Heads MJ (1999) : Panbiogeography. Tracking the history of life. Oxford University Press. New York, Oxford.

Eiten G (1974): An Outline of the Vegetation of South America. *Symp. 5<sup>th</sup> Congr. Primat. Soc.*: 529-545.

Emanuel WR, Shugart HH & Stevenson MP (1985): Climatic change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystems complexes. *Climatic Change* 7: 29-43.

Fischlin A & Gyalistras D (1997): Assessing impacts of climatic change on forests in the Alps. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 6: 19-37.

Galán de Mera A. (2007): Flora y Vegetación de la Estación Biológica El Frío. Publicaciones de la Asociación Amigos del Coto de Doñana, Sevilla.



Galán de Mera A, Baldeón S, Beltrán H, Benavente M & Gómez J. (2004): Datos sobre la vegetación del centro del Perú. *Acta Bot. Malacitana* 29: 89-115.

Galán de Mera A, Cáceres C & González A (2003): La vegetación de la alta montaña andina del sur del Perú. *Acta Bot. Malacitana* 28: 121-147.

Galán de Mera A & Linares Perea E (2008): Datos sobre la vegetación de los humedales de América del Sur. De las sabanas bolivianas a los Llanos del Orinoco (Venezuela). *Acta Bot. Malacitana* 33 (en prensa).

Galán de Mera A & Vicente Orellana JA (2001): Biogeographical relationships in humid forests, based on a climatic model. *Bocconea* 13: 523-536.

Galán de Mera A & Vicente Orellana JA (2007): Cronosequences of vegetation—a bioclimatic theory for interpreting the patterns of relic vegetation types. *Phytocoenologia* 37: 471-494.

Galán de Mera A, Vicente Orellana JA, Lucas García JA & Probanza Lobo A (1997): Phytogeographical sectoring of the Peruvian coast. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 6: 349-367.

Hills TL (1969): *The Savanna Landscapes of the Amazon Basin*. McGill University, Montreal.

Holdridge LR (1947): Determination of the World plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.

Hubalek Z & Horakova M (1988): Evaluation of the climatic similarity between areas in biogeography. *J. Biogeogr.* 15: 409-418.

Hueck K (1966): *Die Wälder Südamerikas*. Fischer, Stuttgart.

Lauer W, Daud Rafiqpoor M & Frankenberg P (1996): *Die Klimate der Erde. Eine Klassifikation auf ökophysiologischer Grundlage der realen Vegetation*. *Erkunde* 50: 275-300.

Médail F & Quézel P (1997): Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84 : 112-127.

Müller MJ (1982): *Selected climatic data for a global set of standard stations for vegetation science*. Dr. W. Junk Publishers. The Hague, Boston, London.

Prance GT (1982): *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press.

Prance GT (1996): Islands in Amazonia. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351: 823-833.

Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA & Solomon AM (1992): A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J. Biogeogr.* 19: 117-134.



Raven PH (1964): Catastrophic selection and edaphic endemism. *Evolution* 18(2): 336-338.

Rivas-Martínez S, Sánchez-Mata D & Costa M (1999): North American Boreal and Western Temperate Forest Vegetation (Syntaxonomical synopsis of the potential natural communities of North America, II). *Itinera Geobot.* 12: 5-316.

Rull V (2005): Biotic diversification in the Guayana Highlands: a proposal. *J. Biogeogr.* 32: 921-927.

Schultz J (1995): *The ecozones of the world. The ecological divisions of the geosphere.* Springer, Berlin.

Takhtajan AL (1981): *Flowering Plants. Origin and Dispersal.* Bishen Singh Mahendra Pal Singh- Otto Koeltz Science, Dehra Dun-Koenigstein.

Takhtajan AL (1986): *Floristic regions of the World.* University of California Press, Berkeley.

Tchebakova NM, Monserud RA, Leemans R & Golovanov S (1993): A global vegetation model based on the climatological approach of Budyko. *J. Biogeogr.* 20: 129-144.

Walter H & Lieth H (1997): *Zonas de vegetación y clima.* Omega, Barcelona.