

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LAS COMUNIDADES DE CACTÁCEAS EN LAS VERTIENTES OCCIDENTALES DE LOS ANDES PERUANOS

Distribution patterns of cactus communities in the occidental slopes of the Peruvian Andes

ANTONIO GALÁN DE MERA

JOSÉ ALFREDO VICENTE ORELLANA

Departamento de Biología (Botánica), Facultad de Farmacia, Universidad San Pablo-CEU, Apartado 67, 28660 Boadilla del Monte, Madrid, España. agalmer@ceu.es. Autor para correspondencia: avicore@ceu.es

ELIANA LINARES PEREA

Estudios Fitogeográficos del Perú, Sánchez Cerro 219, Manuel Prado, Paucarpata, Arequipa, Perú. elialinper@hotmail.com

JOSÉ CAMPOS DE LA CRUZ

Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Apartado 140434, Lima 14, Perú. joricampos@yahoo.es

CARLOS TRUJILLO VERA

Escuela de Geografía, Facultad de Ciencias Histórico Sociales, Universidad Nacional de San Agustín, Arequipa, Perú. cartruve@hotmail.com

FRANCISCO VILLASANTE BENAVIDES

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Nacional de San Agustín, Arequipa, Perú. fvillabe@gmail.com

RESUMEN

El presente trabajo trata de establecer una relación entre las comunidades de Cactáceas y su distribución en las vertientes occidentales de los Andes del Perú. Para ello empleamos distintos valores climáticos de precipitación y evapotranspiración potencial, y los índices climáticos de termicidad y aridez. Sobre una matriz con la composición florística de las comunidades aplicamos el índice de Sørensen obteniendo un dendrograma que explica cómo se agrupan las comunidades según provincias biogeográficas y pisos bioclimáticos. Aplicando sobre las distintas localidades seleccionadas un Análisis de Componentes Principales (ACP) podemos deducir cómo se agrupan en función de la altitud y los valores e índices climáticos. Las poblaciones de Cactáceas situadas al norte del paralelo 8°Sur son las más influidas por la humedad aportada por la corriente de El Niño; bajo el paralelo 8°Sur, las localidades situadas en las vertientes occidentales andinas dependen de la escasa humedad estival (HE), aunque en el sur también puede ser evidente la invernal (HI) al recibir las lluvias de depresiones aisladas que se desprenden de borrascas sub-antárticas entre julio y agosto; no obstante, los andenes de cultivo ancestrales reflejan un clima más húmedo que el actual. En la costa y áreas basales próximas al desierto abiótico, la aridez es muy elevada aunque aún están presentes las comunidades con *Neoraimondia arequipensis*.

Las comunidades situadas al norte del paralelo 8° Sur pertenecen a la provincia biogeográfica Pacífica, las del centro a la provincia Ancashino-Paceña, las de los departamentos de Arequipa, Moquegua y Tacna, a la provincia Oruro-Arequipeña, y las del Desierto Pacífico a la provincia Limeño-Ariqueña.

Palabras clave. *Cactaceae*, biogeografía, bioclimatología, El Niño, corriente de Humboldt, Andes, Perú.

ABSTRACT

Using climatic values of precipitation and potential evapotranspiration, as well as climate indices of thermicity and aridity, in this work we try to establish a relationship between cactus communities and their distribution in the western slopes of the Peruvian Andes. Using the Sørensen index on a matrix with the floristic composition of plant communities, we obtained a dendrogram that explains their grouping according to biogeographic provinces and bioclimatic belts. Using a Principal Component Analysis (PCA) on selected localities, we can infer how they are grouped according to the altitudinal gradient and climatic values and indices. Cactus populations located north of the 8° parallel south are the most influenced by the humidity provided by El Niño stream; those populations south of the 8° parallel south, on the western slopes of the Andes, depend on the low summer humidity (HE), although it can also be evident the winter humidity (HI) due to rainfalls of isolated depressions that emerge from sub-Antarctic storms between July and August. However, the crop terraces of ancestral cultures reflect a more humid ancient climate. In the coast and basal areas of the Andes, next to the abiotic desert, the aridity is very high, although communities with *Neoraimondia arequipensis* are still present. Communities located north of the 8° parallel south belong to the Pacific biogeographic province, those of the central Peru belong to the Ancash-La Paz province, those of the Arequipa, Moquegua and Tacna departments to the Oruro-Arequipa province, and finally those communities of the Pacific Desert belong to the Lima-Arica province.

Key words. *Cactaceae*, biogeography, bioclimatology, El Niño, Humboldt stream, Andes, Peru.

INTRODUCCIÓN

La Cordillera Andina se extiende a lo largo de 9000 km en América del Sur. En Perú se inicia en la Cordillera del Cóndor, al norte, y finaliza al sur en la Cordillera del Barroso, dentro de los Andes tropicales. Su vegetación está influida por la situación anticiclónica debida a la corriente fría de Humboldt, la sombra de lluvias causada por las altitudes de la cordillera, las lluvias irregulares de la corriente de El Niño y, al oriente, las lluvias amazónicas (Galán de Mera *et al.* 1997, Fagan 2009). El rasgo más destacado

de su relieve son sus grandes altitudes con el vulcanismo terciario y cuaternario en el sur (Lissón 1980)(p.ej. Ampato -6288 m-, Coropuna -6305 m-, Huascarán -6768 m-, Solimana -6093 m-) y valles muy profundos (Colca, Cotahuasi), que aumenta la diversidad de comunidades presididas por Cactáceas, y una acción antrópica que se refleja en la ganadería extensiva y en un uso agrícola del suelo ancestral sustentado en los “ayllus” (unidad básica de población pre-hispanica) y, posteriormente, en las poblaciones de estructura española (Murra 2009).

El origen de la vegetación presidida por Cactáceas en los Andes occidentales parece ir asociada al Mioceno, pues en esta época ya se evidenciaban en el norte de Chile fenómenos de aridez de origen anticiclónico (Hartley 2003) potenciados por el desarrollo de la corriente de Humboldt y la orogenia andina (Garziona *et al.* 2008). La separación gradual de la Antártida de América del Sur tuvo lugar durante el Eoceno, hace entre 50 y 30 Ma (Livermore *et al.* 2005), lo que aisló a la Antártida de las aguas marinas cálidas y contribuyó a la expansión de los glaciares, al enfriamiento del mar, y por tanto, al fortalecimiento de la corriente fría de Humboldt. Por otra parte, el cierre del corredor oceánico de América Central a finales del Plioceno (Ibaraki 1997) produjo una expansión de la corriente de Humboldt hacia el norte coincidiendo con el comienzo del periodo de hiperaridez en el desierto de Atacama (Luebert & Gajardo 2005).

En el oeste de América del Sur hace unos 15 Ma, la combinación entre la situación anticiclónica debida a la corriente de Humboldt y la sombra de lluvias de los Andes, diferenciaron elementos florísticos pre-adaptados a la aridez de las vertientes occidentales andinas (Graham 2009); por ello, posiblemente en el Mioceno comienza la especiación y endemidad de las Cactáceas en los Andes occidentales, acompañadas de algunos xerófitos (Villagrán & Hinojosa 2005), como *Prosopis* L., *Acacia* Willd., *Loxopterygium* Hook., *Bulnesia* Gay (Solbrig 1976), *Larrea* Cav. (Schwarzer *et al.* 2010) o *Bougainvillea* Comm. ex Juss. (Linares Perea *et al.* 2010), cuya vegetación quedó separada por la Cordillera.

Schwarzer *et al.* (2010) sugieren una estrecha relación entre los efectos del vulcanismo moderno y las comunidades vegetales ante la explosión del volcán Huaynaputina hace 400 años y que, en general, el vulcanismo terciario y cuaternario en el sur del Perú originó la

formación de profundos valles interandinos que aislaron incluso a endemismos orientales formándose otros asociados a determinadas condiciones geomorfológicas procedentes de eventos volcánicos de diferente edad. Estos eventos coinciden con la interpretación filogenética de otros autores (Hershkovitz & Zimmer 1997) que sugieren, con evidencias de ADN de cloroplastos de Cactáceas, un origen de esta familia hace unos 30 Ma, a mediados del Terciario, y una diversificación posterior a finales de este periodo coincidente con el desarrollo del Desierto Pacífico. Similares resultados aportan las paleomadrugeras de roedores fósiles del sur del Perú (Holmgren *et al.* 2001) que indican un predominio de Cactáceas durante el Holoceno.

La vegetación occidental actual del sur del Perú se puede sintetizar con la de las lomas costaneras del Desierto Pacífico (250-1000 m), las formaciones de cactus columnares (1200-3100 m), separada de la anterior por un desierto abiótico que puede tener una extensión de 100 Km de ancho, arbustadas y matorrales (3100-3800 m), pajonales de la puna (3800-4800 m), y las comunidades ligadas a la geomorfología periglacial (> 4800 m), que en realidad son las formaciones vegetales de todo el occidente peruano (Weberbauer 1912, 1945) bajo la influencia de la corriente de Humboldt. Las comunidades con cactus están situadas en las lomas del desierto costero y en los pisos basales de los Andes. Su diversidad es debida a la endemidad y a las condiciones ecológicas. Por ello, el objetivo de este trabajo es profundizar en cómo están relacionadas con diferentes parámetros e índices climáticos, cuyos valores están influidos por la corriente de Humboldt, El Niño, o las lluvias andinas de origen amazónico.

MATERIALES Y MÉTODOS

El territorio estudiado y muestreos seleccionados. Se seleccionaron 27 localidades a lo largo de la costa y de las vertientes occiden-

tales de los Andes peruanos (Fig. 1, Tabla 1). En ellas se han levantado muestreos siguiendo el método fitosociológico de Braun-Blanquet (1932), tomando como base trabajos ya publicados (Galán de Mera & Vicente Orellana

1996, Galán de Mera & Gómez Carrión 2001, Galán de Mera *et al.* 2002, 2004, 2009), y nuevos inventarios realizados entre los años 2008 y 2011. En total se han manejado 88 muestreos y 146 especies.

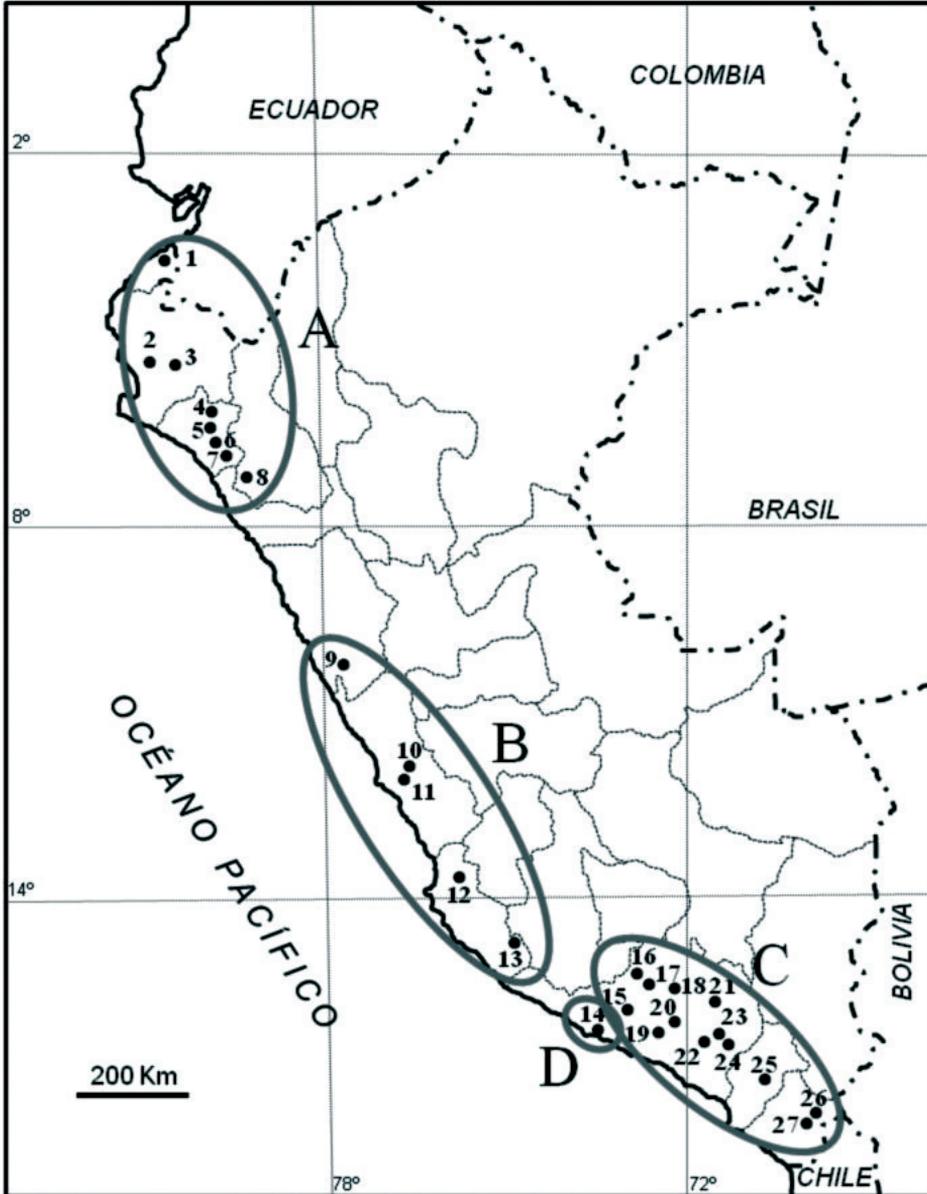


Figura 1. Mapa del Perú con las localidades estudiadas (Tabla 1) agrupadas por provincias biogeográficas. A- provincia Pacífica, B- provincia Ancashino-Paceña, C- provincia Oruro-Arequipeña, D- provincia Limeño-Ariqueña.

Tabla 1. Localidades con sus altitudes, piso bioclimático y coordenadas.

Nº localidad	Localidad	Altitud (m)	Piso bioclimático	Coordenadas
1	Zarumilla (TU)	5	Infratropical	3°48'S,80°28'W
2	La Brea (PI)	500	Infratropical	4°65'S,81°05'W
3	Querocotillo (PI)	104	Infratropical	4°85'S,80°59'W
4	Olmos (LA)	300	Infratropical	5°96'S,79°70'W
5	Batán Grande (LA)	400	Infratropical	6°48'S,79°51'W
6	Chancay (LA)	400	Infratropical	6°66'S,79°56'W
7	Cayalti (LA)	400	Infratropical	6°83'S,79°48'W
8	Jequetepeque (CA)	800	Termotropical	7°21'S,79°16'W
9	Chamana (AN)	1000	Termotropical	10°25'S,77°57'W
10	Sayán (LI)	1600	Termotropical	11°12'S,77°12'W
11	Quives (LI)	1264.2	Termotropical	11°66'S,76°78'W
12	Pisco (IC)	1255	Termotropical	13°65'S,75°79'W
13	Ingenio (IC)	935	Termotropical	14°62'S,74°95'W
14	Atico (AR)	55	Termotropical	16°26'S,73°50'W
15	Aplao (AR)	1229	Termotropical	16°07'S,72°49'W
16	Velinga (AR)	1925.6	Termotropical	15°26'S,73°02'W
17	Cotahuasi (AR)	2146	Termotropical	15°22'S,72°94'W
18	Soro (AR)	2523	Mesotropical	15°61'S,71°98'W
19	Huacán (AR)	2091.6	Termotropical	16°13'S,72°21'W
20	Huacán (AR)	2394.6	Mesotropical	16°08'S,72°18'W
21	Chivay (AR)	3420.5	Supratropical	15°65'S,71°63'W
22	Uchumayo (AR)	2052.5	Termotropical	16°42'S,71°67'W
23	Arequipa (AR)	2837.8	Mesotropical	16°22'S,71°66'W
24	Chiguata (AR)	2724	Mesotropical	16°40'S,71°37'W
25	Torata (MO)	2293	Mesotropical	17°08'S,70°84'W
26	Caplina (TA)	2662.5	Mesotropical	17°71'S,70°00'W
27	Caplina (TA)	3060	Mesotropical	17°69'S,69°97'W

Abreviaturas de los departamentos del Perú: AN- Ancash, CA- Cajamarca, IC- Ica, LA- Lambayeque, LI- Lima, MO- Moquegua, PI- Piura, TA- Tacna, TU- Tumbes.

Fuentes botánicas. Las especies de Cactáceas en el Perú han sido estudiadas por varios autores (Rauh 1958, Britton & Rose 1963, Ritter 1981, Ostolaza Nano 2011), aunque Rauh (1958) y Ritter (1981) son los que aportan una mayor cantidad de datos sobre su distribución geográfica permitiendo elaborar una discusión sobre sus causas. Para la actualización de la nomenclatura de las plantas que intervienen en las comunidades presididas por Cactáceas hemos seguido a Brako & Zarucchi (1993) y la base de datos Tropicos

(2012). En particular, las Cactáceas siguen a Hunt (2006) excepto para *Corryocactus puquiensis* Rauh & Backeb., *Echinopsis schoenii* (Rauh & Backeb.) Friedrich & G.D. Rowley, *Oreocereus piscoensis* (Rauh & Backeb.) F. Ritter, *O. tacnaensis* F. Ritter y *Weberbauerocereus torataensis* F. Ritter, en que no hemos considerado la sinonimia al tratarse de plantas morfológicamente diferentes y donde a veces su distribución ni siquiera abarca las localidades típicas del taxón sinonimizado. Para la distribución de

endemismos hemos consultado a Arakaki *et al.* (2006).

Para la determinación de las plantas de los muestreos hemos utilizado los herbarios AQP, F, MO, NY, US y USM; los especímenes colectados se conservan en AQP.

Las comunidades vegetales con Cactáceas estudiadas a lo largo de las vertientes occidentales andinas son las que figuran en la Tabla 2 donde quedan identificadas por sus especies más representativas.

Datos climáticos. Para intentar estudiar la influencia del clima sobre las comunidades de Cactáceas, hemos utilizado parámetros e índices climáticos con valores de temperatura, precipitación y humedad: Precipitación anual en mm (P), precipitación estival (PE), precipitación invernal (PI), evapotranspiración

potencial anual (ETP), evapotranspiración potencial estival (ETP_E), evapotranspiración potencial invernal (ETP_I), humedad estival (HE), humedad invernal (HI), aridez estival (1/HE) y aridez invernal (1/HI) (Tabla 3).

Como índice de temperaturas hemos calculado el Índice de Termicidad (It) con el fin de aplicar el modelo de los “pisos bioclimáticos” de Rivas-Martínez *et al.* (1999) en localidades próximas o con altitud semejante adonde se han levantado los muestreos (Tabla 3). Los valores de It son coincidentes con cinturas altitudinales y latitudinales de flora y vegetación, y en ellas se pueden seleccionar bioindicadores (Kuentz *et al.* 2007, Galán de Mera *et al.* 2010). En el territorio estudiado podemos distinguir 4 pisos bioclimáticos: infratropical (It > 610), termotropical (It = 610-471), mesotropical (It = 470-311) y supratropical (It = 310-171).

Tabla 2. Especies representativas y abreviaturas de las comunidades con Cactáceas.

Especies representativas	Abreviaturas
<i>Armatocereus riomajensis</i> , <i>Echinopsis schoenii</i> , <i>Euphorbia apurimacensis</i> , <i>Junellia arequipensis</i>	ARM-EUP
<i>Armatocereus riomajensis</i> , <i>Neoraimondia arequipensis</i> , <i>Oreocereus hempelianus</i> , <i>Weberbauerocereus rauhii</i>	ARM-NEO
<i>Ambrosia artemisioides</i> , <i>Balbisia weberbaueri</i> , <i>Corryocactus brevistylus</i> , <i>Huthia coerulea</i>	BAL-AMB
<i>Bulnesia retama</i> , <i>Cercidium praecox</i> , <i>Cleistocactus acanthurus</i> , <i>Haageocereus multangularis</i> , <i>Oreocereus piscoensis</i>	CLE-OPI
<i>Browningia candelaris</i> , <i>Corryocactus aureus</i> , <i>C. brevistylus</i> , <i>Haageocereus platinospinus</i>	COR-BCA
<i>Austrocylindropuntia subulata</i> , <i>Corryocactus puquiensis</i> , <i>Diplostephium tacorense</i> , <i>Grindelia bergii</i>	GRI-COR
<i>Haageocereus limensis</i> , <i>Cnidocolus basiacanthus</i> , <i>Neoraimondia arequipensis</i> , <i>Orthopterygium huaucui</i>	HAA-NEO
<i>Armatocereus procerus</i> , <i>Haageocereus versicolor</i>	HAA-ARM
<i>Armatocereus cartwrightianus</i> , <i>Bulnesia retama</i> , <i>Capparis sp.pl.</i> , <i>Eriotheca discolor</i> , <i>Loxopterygium huasango</i> , <i>Neoraimondia arequipensis</i>	LOX-ERI
<i>Armatocereus riomajensis</i> , <i>Browningia hertlingiana</i> , <i>Melocactus peruvianus</i> , <i>Neoraimondia arequipensis</i> , <i>Weberbauerocereus rauhii</i>	NEO-BVI
<i>Corryocactus brachypetalus</i> , <i>Eriosyce islayensis</i> , <i>Neoraimondia arequipensis</i>	NEP-NEO
<i>Corryocactus brevistylus</i> , <i>Oreocereus leucotrichus</i> , <i>Oreocereus tacnaensis</i>	ORE-COR
<i>Browningia candelaris</i> , <i>Haageocereus platinospinus</i> , <i>Neoraimondia arequipensis</i> , <i>Weberbauerocereus rauhii</i>	WRA-BCA
<i>Armatocereus riomajensis</i> , <i>Browningia candelaris</i> , <i>Corryocactus brevistylus</i> , <i>Weberbauerocereus rauhii</i>	WRA-COR
<i>Browningia candelaris</i> , <i>Neoraimondia arequipensis</i> , <i>Weberbauerocereus weberbaueri</i>	WWE-BCA
<i>Browningia candelaris</i> , <i>Corryocactus brevistylus</i> , <i>Haageocereus platinospinus</i> , <i>Weberbauerocereus weberbaueri</i>	WWE-COR
<i>Bougainvillea spinosa</i> , <i>Browningia candelaris</i> , <i>Corryocactus brevistylus</i> , <i>Weberbauerocereus torataensis</i>	WTO-COR

Tabla 3. Localidades, muestreos, comunidades estudiadas, valores e índices climáticos.

Localidad	Muestreos	Comunidad	It	P	PE	PI	ETP	ETP _E	ETP _I	1/HE	1/HI
1	BX	LOX-ERI	715	319	200	24	960	349	287	1.7	11.9
2	CG	LOX-ERI	653	217	150	9	1131	400	352	2.6	39.1
3	BW	LOX-ERI	612	121	95	2	1185	425	360	4.4	180
4	CF	LOX-ERI	669	253	108	51	1323	108	51	4.6	7.3
5	CE	LOX-ERI	669	155	75	23	1391	534	385	7.1	16.7
6	CD	LOX-ERI	669	140	73	18	1408	544	389	7.4	21.6
7	CC	LOX-ERI	669	127	71	13	1361	526	375	7.4	28.8
8	CB	LOX-ERI	588	186	99	21	1218	466	337	4.7	16
9	CH-CM	HAA-ARM	508	186	127	5	1059	414	283	3.2	56.6
10	CA	HAA-NEO	508	303	184	33	987	389	264	2.1	8
11	AT-AW	HAA-NEO	508	194	121	22	968	406	240	3.3	10.9
12	BZ	CLE-OPI	534	258	175	22	1061	433	274	2.4	12.4
13	BY	CLE-OPI	551	117	81	10	1295	525	329	6.4	32.9
14	AJ-AS	NEP-NEO	502	2	2	0	1168	517	262	4.7	131
15	AH-AI	WRA-LAR	502	57	55	1	1300	486	375	8.8	375
16	W-AE	NEO-BVI	502	273	219	14	1205	459	333	2	23.7
17	AF-AG	ARM-NEO	502	313	247	16	1193	449	332	1.8	20.7
18	P-V	ARM-EUP	441	360	298	14	1154	427	328	1.4	23.4
19	D-H	WRA-BCA	502	178	147	6	1283	447	394	3	65.6
20	I-M	WRA-COR	397	246	202	10	1250	435	384	2.1	38.4
21	BB-BH	GRI-COR	309	489	398	21	1118	415	316	1	15
22	AX-AY	WWE-BCA	502	206	193	4	1283	462	383	2.3	94.7
23	AZ-BA	WWE-COR	397	492	449	11	1197	447	341	0.9	31
24	BI-BL	BAL-AMB	397	172	260	7	1188	449	335	1.7	47.8
25	N-O	WTO-COR	359	228	197	9	1093	429	289	2.1	32.1
26	BU-BV	COR-BCA	331	172	153	6	937	388	227	2.5	37.8
27	BM-BS	ORE-COR	331	207	182	6	893	365	220	2	36.6

Las abreviaturas de los muestreos son las de la matriz de datos, y las de las comunidades coinciden con la Tabla 2. It: Índice de termicidad, P: precipitación anual en mm, PE: precipitación estival, PI: precipitación invernal, ETP: evapotranspiración potencial anual, ETP_E: evapotranspiración potencial estival, ETP_I: evapotranspiración potencial invernal, 1/HE: aridez estival, 1/HI: aridez invernal.

Siguiendo el modelo climático de predicción de la vegetación de Galán de Mera & Vicente Orellana (2007) para los valores e índices relativos a la humedad de los territorios (HE, HI), tomamos como meses estivales diciembre, enero, febrero y marzo, y como meses invernales junio, julio, agosto y septiembre. La evapotranspiración potencial (ETP) es muy importante para predecir los tipos de vegetación, ya que está directamente relacionada con la humedad del suelo y la radiación solar. ETP incluye la transpiración de las plantas y la evaporación del suelo (Schultz 1995). Consideramos a la humedad de una localidad como el cociente entre la precipitación y ETP. Sin embargo, como la precipitación en las estaciones meteorológicas del desierto costero es demasiado baja como para que tenga valores significativos, utilizamos los valores inversos de la humedad (aridez), 1/HE y 1/HI.

Los datos meteorológicos para determinar las características climáticas de las distintas localidades han sido tomados de Müller (1982), Rivas-Martínez & Rivas-Saenz (1996-2009) y Senamhi (2012). Sin embargo, siguiendo el sistema de superficies interpoladas de Hijmans *et al.* (2005), hemos utilizado la base de datos SamSam Water (2012), con la que hemos interpolado los valores de precipitación (P, PE y PI), y evapotranspiración potencial (ETP, ETP_E y ETP_I). Con ello, podemos conocer los valores e índices relativos a la humedad en el punto exacto de realización de los muestreos.

Análisis estadístico. Se construyó una matriz de 88 muestreos ordenados entre D y CM en el eje X (Tabla 3) y 146 especies en el eje Y que están presentes o ausentes en cada muestreo. Sobre esta matriz hemos utilizado el índice de

similitud de Sørensen (Sørensen 1948) y un Análisis de Componentes Principales (ACP) elaborados con el programa informático PAST 1.89 (Hammer *et al.* 2009).

El índice de similitud de Sørensen produce un dendrograma donde podemos observar la distancia entre diferentes muestreos de vegetación. Con el ACP podemos interpretar los datos climáticos que afectan de una forma u otra a las diferentes comunidades de Cactáceas, usando vectores con los que podemos deducir la influencia de las variables climáticas sobre las localidades seleccionadas.

RESULTADOS

Pisos bioclimáticos. De acuerdo con los valores del Índice de Termicidad (It), las áreas de Perú que se extienden sobre el paralelo 8° Sur pertenecen al piso infratropical (localidades 1-7). El resto de las localidades de la Fig. 1, hasta el departamento de Arequipa, pertenecen al piso termotropical (8-15 y 22), mientras que las comunidades situadas hacia el interior de Arequipa (18, 20, 23 y 24), Moquegua (25) y Tacna (26 y 27) pertenecen al mesotropical, excepto las situadas en las zonas basales de los valles interandinos (16, 17 y 19), que vuelven a ser termotropicales. La localidad 8 queda en el límite entre los pisos infra- y termotropical, y la 21 se encuentra en el piso supratropical.

Dendrograma de Sørensen. El dendrograma de similitud de Sørensen (Fig. 2) muestra dos grandes ramificaciones, A: muestreos que no llevan *Corryocactus brevistylus* (K. Schum. ex Vaupel) Britton & Rose, ni especies de *Browningia* Britton & Rose ni de *Weberbauerocereus* Backeb., y B: muestreos donde estos elementos están presentes. En A, la ramificación A1 son los muestreos termotropicales del departamento de Ica con *Bulnesia retama* (Gillies ex Hook. & Arn.) Griseb., *Cercidium praecox* (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms, *Cleistocactus*

acanthurus (Vaupel) D.R. Hunt, *Haageocereus multangularis* (Haw.) F. Ritter y *Oreocereus piscoensis*. A2 coincide con los muestreos del piso termotropical con poca riqueza florística, sobre todo de arbustos, y que pertenecen a las comunidades de *Eriosyce islayensis* (Foerster) Katt. y *Neoraimondia arequipensis* Backeb. (A21) y a las de *Haageocereus versicolor* (Werderm. & Backeb.) Backeb. y *Armatocereus procerus* Rauh & Backeb. (A22) (Fig. 3A); la ramificación A3 corresponde a inventarios termotropicales ricos en arbustos (*Grabowskia boerhaaviifolia* (L.f.) Schltdl., *Trixis cacalioides* (Kunth) D. Don.), como ocurre en la comunidad de *Haageocereus limensis* (Salm-Dyck) F. Ritter y *Neoraimondia arequipensis* del centro del Perú (A31), y al piso infratropical con comunidades donde están presentes *Eriotheca discolor* (Kunth) A. Robyns, *Loxopterygium huasango* Spruce ex Engl. y *Neoraimondia arequipensis* (A32).

B presenta dos grandes ramificaciones: B1 con la comunidad supratropical de *Grindelia bergii* (Hieron.) Cabrera y *Corryocactus puquiensis*, que al llevar plantas que alcanzan una mayor altitud (*Austrocyllindropuntia subulata* (Muehlenpf.) Backeb., *Diplostephium tacorense* Hieron., *Proustia oblongifolia* D. Don o *Tunilla soehrensii* (Britton & Rose) D.R. Hunt & Iliff), muestra una mayor distancia, y B2, con inventarios, la mayoría termo- y mesotropicales, donde están *Armatocereus riomajensis* Rauh & Backeb., *Corryocactus brevistylus*, *Euphorbia apurimacensis* Croizat, *Weberbauerocereus rauhii* Backeb., *W. torataensis* y *W. weberbaueri* (K. Schum. ex Vaupel) Backeb. La división de B2 nos lleva a una gran diversidad de comunidades en el sur del Perú ligada a los valles interandinos de origen volcánico. B21 comparte elementos occidentales como *Ambrosia artemisioides* Meyen & Walp. ex Meyen, *Browningia candelaris* (Meyen) Britton & Rose, *Corryocactus aureus* (Meyen) Hutchison o *Haageocereus platinospinus* (Werderm. &

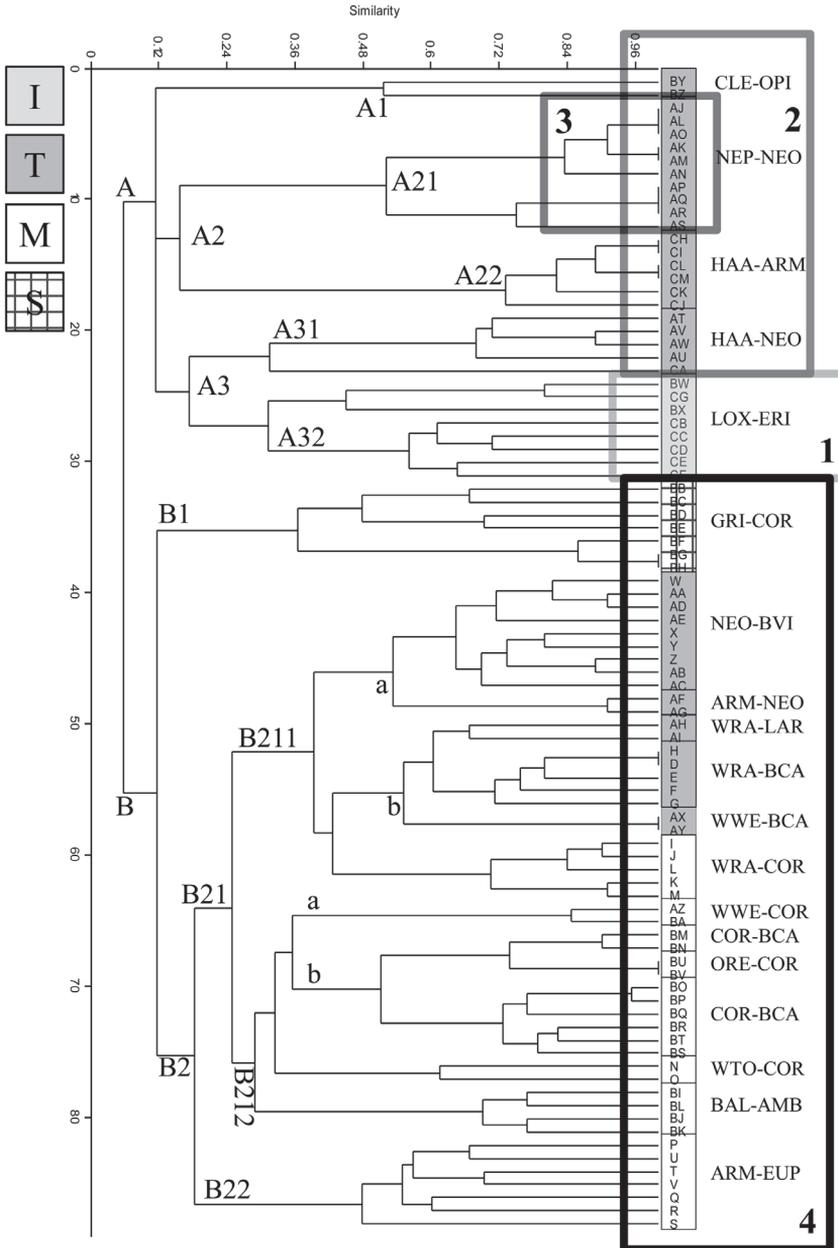


Figura 2. Dendrograma resultante de la aplicación del índice de similitud de Sørensen donde se agrupan muestreos y comunidades de Cactáceas según unidades biogeográficas representadas por rectángulos (1- provincia Pacífica, 2- provincia Ancashino-Paceña, 3- provincia Limeño-Ariqueña, 4- provincia Oruro-Arequipeña) y pisos bioclimáticos (I- infratropical, T- termotropical, M- mesotropical, S- supratropical). Las abreviaturas de las comunidades son las de la Tabla 2 (ARM-EUP a WTO-COR) y las de los muestreos, derivados de la matriz de datos, coinciden con las de la Tabla 3 (BX a BM-BS).

Backeb.) Backeb. La comunidad interandina de *Armatocereus riomajensis* y *Euphorbia apurimacensis* (B22) (Fig. 3B) está compuesta por una flora muy particular donde están presentes los endemismos *Echinopsis schoenii* y *Junellia arequipense* (Botta) Botta.

La diferencia entre B211 y B212 la marca la presencia en B211 de *Weberbauerocereus rauhii*, y la mayor parte de esta ramificación se corresponde con inventarios termotropicales, de tal forma que las comunidades de *Browningia candelaris*, *Corryocactus brevistylus*, *Weberbauerocereus rauhii*, *W. weberbaueri* y *Neoraimondia arequipensis* son las más térmicas y de menor altitud en las vertientes occidentales de los Andes de Arequipa. Bajo B211, a y b son muestreos termotropicales y tienen como elemento común a *Neoraimondia arequipensis*, un bio-indicador termo-infratropical; a, es una rama constituida por la comunidad interandina de *Neoraimondia arequipensis* y *Browningia hertlingiana* (Rauh) Buxb., y la comunidad de *Armatocereus riomajensis* y *N. arequipensis*, que tienen en común *Armatocereus riomajensis*, *N. arequipensis*, *Oreocereus hempelianus* (Gürke) D.R. Hunt y *Weberbauerocereus rauhii*; la primera incluye a *Melocactus peruvianus* Vaupel, un elemento común con las comunidades del centro y del norte. b reúne a las comunidades termotropicales con *Weberbauerocereus* donde además puede intervenir *Larrea divaricata* Cav. B212 corresponde a la vegetación mesotropical caracterizada por tres endemismos que se extienden entre los departamentos de Arequipa y Tacna; en los alrededores de Arequipa (a) *Weberbauerocereus weberbaueri*, en Tacna (b) *Oreocereus tacnaensis*, y en Moquegua (c) *W. torataensis*.

ACP y condiciones climáticas. Del ACP de la Fig. 4 deducimos que las localidades se encuentran agrupadas por pisos bioclimáticos y altitudes, y que muestran una mayor o

menor lejanía de los vectores 1/HE y 1/HI que significan la aridez estival o invernal. El grupo I son las estaciones infratropicales con mayor índice It, por el contrario, también son las situadas a menor altitud (A); según nos desplazamos hacia los valores positivos del eje 1, pasamos al grupo T (termotropical), M (mesotropical), y S (supratropical), a la vez que se va ascendiendo en altitud.

Las localidades 1-12 son las que están más alejadas de la aridez invernal, y conforme los valores del eje 2 son más elevados, la humedad estival (HE) e invernal (HI) se van haciendo mayores debido a la influencia de la corriente El Niño que se pone de manifiesto, sobre todo en 1 (Zarumilla-Tumbes), 2 (La Brea-Piura) y 4 (Olmos-Lambayeque), con una vegetación formada por *Armatocereus cartwrightianus* (Britton & Rose) Backeb. ex A.W. Hill, *Bulnesia retama*, *Bursera graveolens* (Kunth) Triana & Planch., *Capparis* L. sp.pl., *Cercidium praecox*, *Eriotheca discolor*, *Loxopterygium huasango* y *Neoraimondia arequipensis*. Las localidades 9-13 están situadas por debajo del paralelo 8° Sur; aquí la humedad invernal (HI) también es importante ya que procede de las nieblas aportadas por la corriente de Humboldt, y la humedad estival (HE) es debida a las escasas precipitaciones andinas, aunque en 12 (Pisco-Ica) y 13 (Ingenio-Ica) es algo mayor, coincidiendo con la presencia de *Bulnesia retama* y *Cercidium praecox*. Todas estas localidades tienen en común a *Cnidioscolus basiacanthus* (Pax & K. Hoffm.) J.F. Macbr., *Espostoa melanostele* (Vaupel) Borg, *Gravouwsia boerhaaviifolia*, *Neoraimondia arequipensis* y *Orthopterygium huaucaui* (A. Gray) Hemsl. En 9 (Chamana, Ancash) hay una mayor aridez ya que los muestreos pertenecen a las partes secas basales del río Fortaleza, destacando *Haageocereus versicolor* y *Armatocereus procerus* en su composición florística.

Las localidades de los grupos M y S presentan

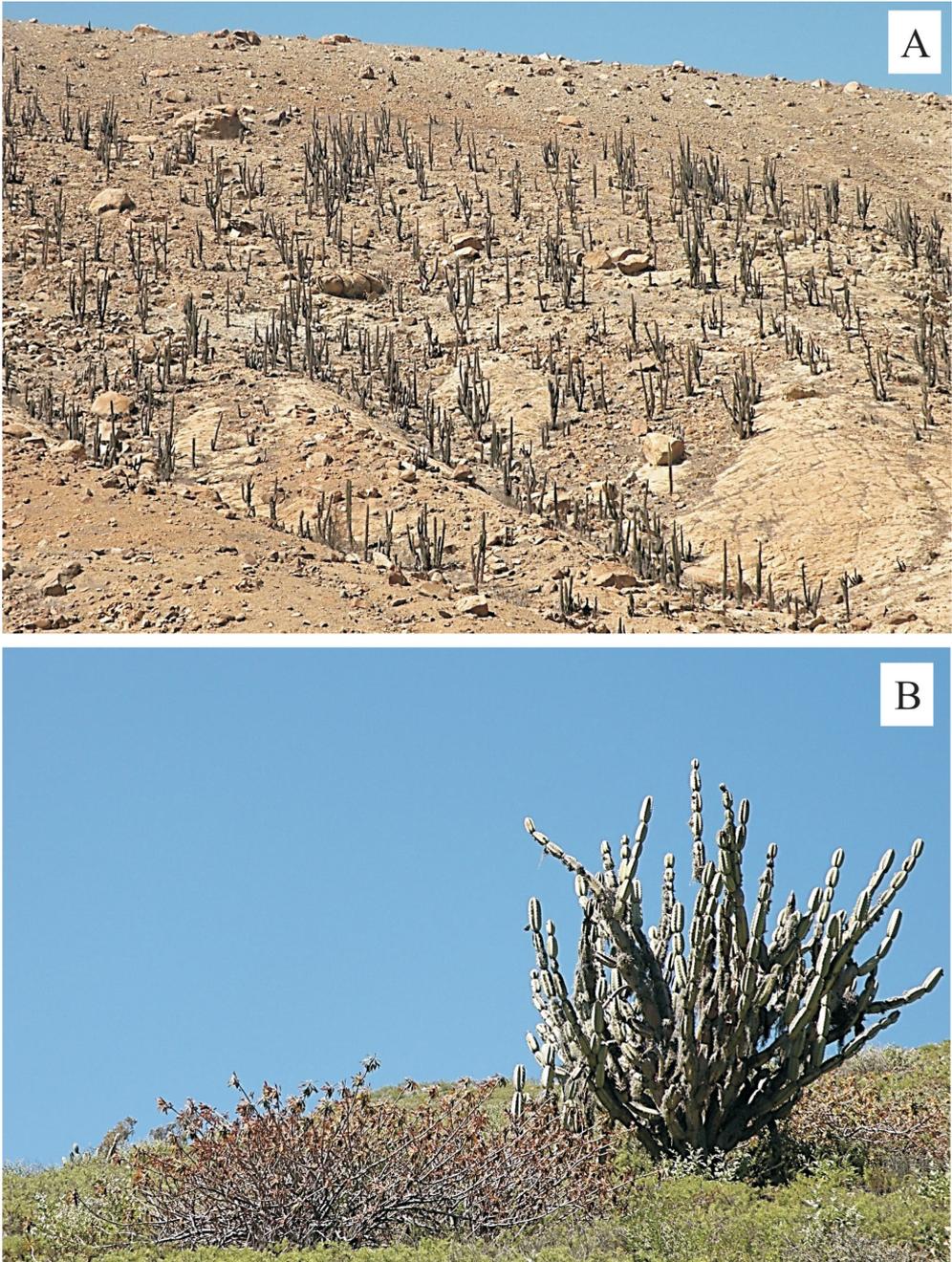


Figura 3. Aspecto de las comunidades de *Haageocereus versicolor* y *Armatocereus procerus* en Chamana (Ancash)(A), y *Armatocereus riomajensis* y *Euphorbia apurimacensis* en Soro (Arequipa)(B).

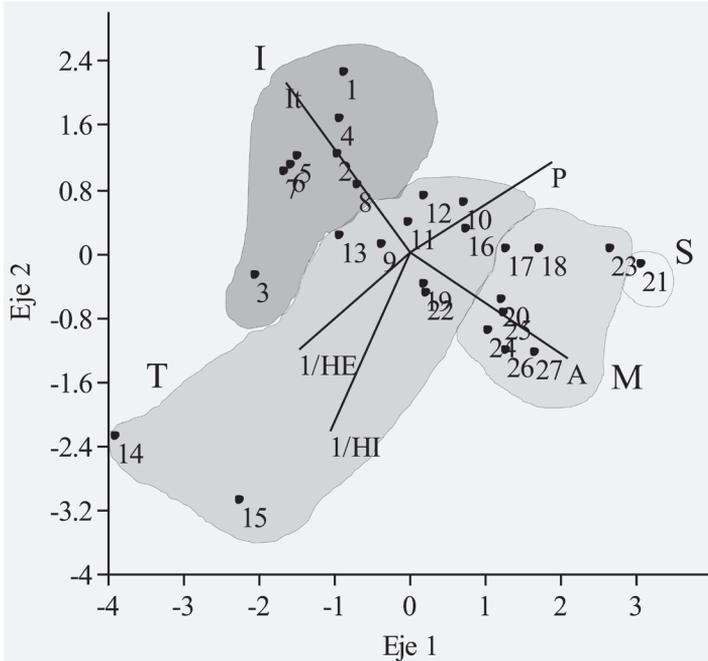


Figura 4. ACP mostrando, en áreas sombreadas, la agrupación de las localidades estudiadas por pisos bioclimáticos (I- infratropical, T- termotropical, M- mesotropical, S- supratropical) y su correlación con valores e índices climáticos (It- índice de termicidad, P- precipitación anual, 1/HE- aridez estival, 1/HI- aridez invernal), y la altitud (A).

sobre todo influencia de la humedad estival (HE), aunque en menor grado que 1 (Zarumilla-Tumbes). En M, cuanto más nos adentramos en los valores positivos del eje 2 la aridez estival (1/HE) se va haciendo menor, y al desplazarnos hacia la derecha en el eje 1 HI tiene una cierta importancia, pues 16 (Velinga-Arequipa), 17 (Cotahuasi-Arequipa) y 18 (Soro-Arequipa) pertenecen a valles interandinos, más próximos a las vertientes orientales de los Andes. 19 (Huacán-Arequipa) y 22 (Uchumayo-Arequipa) presentan mayor aridez estival (1/HE) e invernal (1/HI) puesto que están al finalizar el desierto abiótico en las partes más bajas de los Andes, y esta aridez se extiende hasta Atico-Arequipa (14) y Aplao-Arequipa (15). Atico está en la costa y Aplao igualmente al inicio de las estribaciones andinas con la originalidad de la presencia de *Larrea divaricata*.

En los grupos M, S y las localidades 15-17, y

19 y 22 de T encontramos vegetación donde interviene *Corryocactus brevistylus* en el piso meso- y supratropical, *Neoraimondia arequipensis*, en el termotropical, y en general, *Browningia candelaris*, *Weberbauerocereus rauhii*, *W. torataensis* y *W. weberbaueri*. En 14, *N. arequipensis* se acompaña de *Eriosyce islayensis*, con una aridez estival e invernal muy elevadas, y en 16 podemos destacar a *Browningia hertlingiana*.

DISCUSIÓN

Comunidades de Cactáceas y territorios biogeográficos. Los grupos A y B del dendrograma (Fig. 2) marcan dos grandes territorios, A, donde *Corryocactus brevistylus* está ausente, y B, donde *C. brevistylus* está presente en todas las comunidades limitando la vegetación de Cactáceas hasta unos 3500 m de altitud dentro de la provincia Oruro-

Arequipaña (Galán de Mera *et al.* 2009), que se extiende también por las laderas occidentales de los Andes chilenos adyacentes (Luebert & Gajardo 2005). En B, el paquete de plantas que acompañan a *C. brevistylus*, en especial *Armatocereus riomajensis*, *Browningia candelaris*, *Weberbauerocereus rauhii* y *W. weberbaueri*, son sustituidas por las de la rama A: *Armatocereus procerus*, *Cnidoscolus basiacanthus*, *Espositoa melanostele* u *Orthopterygium huaucoi*, de la provincia Ancashino-Paceña, y éstas por *Armatocereus cartwrightianus*, *Bursera graveolens*, *Capparis sp. pl.*, *Cercidium praecox* o *Loxopterygium huasango* de la provincia Pacífica (A32) (Galán de Mera *et al.* 2002). Estos bosques y arbustadas de la provincia Pacífica se encuentran relacionados con los de Ecuador (Linares-Palomino 2006); así los trazos de *A. cartwrightianus* que muestran Loaiza S. & Morrone (2011) se continúan desde Perú indicando una distribución andina occidental, y la extensión de la provincia biogeográfica Pacífica hacia Ecuador, coincidiendo con lo que estos autores llaman “trazo generalizado costero seco”.

En todos los Andes occidentales del Perú, desde las menores altitudes hasta unos 2100 m, se encuentra *Neoraimondia arequipensis*, que al ser un endemismo peruano (Brako & Zarucchi 1993) de los pisos bioclimáticos infra- y termotropical (Galán de Mera *et al.* 2010) que se extiende de norte a sur, es quien mantiene la originalidad de las comunidades de Cactáceas en el territorio. Aunque Rauh (1958) y Ritter (1981) llevan esta especie hasta Chile, no está citada en su flora (Marticoarena & Quezada 1985). Las comunidades con *Eriosyce islayensis* de la rama A21 pertenecen a la provincia costera Limeño-Ariqueña.

En análisis de la distribución de Cactáceas de Bolivia que presenta Navarro (1996), que también utiliza el modelo de los pisos bioclimáticos

y define unidades biogeográficas, las especies enumeradas no se encuentran en nuestro territorio estudiado, pues aunque el altiplano peruano limita con el occidente boliviano, la cordillera establece una barrera biogeográfica entre los valles de ambos lados. La vegetación de los valles suroccidentales de Bolivia está relacionada con la del Chaco (Navarro & Maldonado 2005); la presencia de *Armatocereus* Backeb. y *Browningia* Britton & Rose en los Andes áridos occidentales peruanos tal vez tenga su origen en los bosques secos del norte del Perú (Loaiza S. & Morrone 2011), lo que hace que sus comunidades sean muy diferentes florísticamente a las bolivianas.

En el mapa de la Fig. 1 podemos dibujar círculos de distribución de Cactáceas que coinciden con estas unidades biogeográficas: A- *Armatocereus cartwrightianus*, *Austrocylindropuntia pachypus* (K. Schum.) Backeb., *Espositoa lanata* (Kunth) Britton & Rose (provincia Pacífica); B- *Armatocereus procerus*, *Espositoa melanostele*, *Mila* Britton & Rose *sp. pl.* (provincia Ancashino-Paceña); C- *Armatocereus riomajensis*, *Browningia candelaris*, *Corryocactus brevistylus*, *Weberbauerocereus rauhii*, *W. weberbaueri* (provincia Oruro-Arequipeña), y D- *Corryocactus brachypetalus* (Vaupel) Britton & Rose, *Eriosyce islayensis* y *Haageocereus decumbens* (Vaupel) Backeb. (provincia Limeño-Ariqueña).

Recientemente Ostolaza Nano (2011), divide *N. arequipensis* en tres subespecies, cuya distribución vuelve a coincidir con estas unidades biogeográficas (Fig. 1): *N. arequipensis* subsp. *arequipensis*, de la provincia Oruro-Arequipeña y Limeño-Ariqueña (C y D respectivamente), *N. arequipensis* subsp. *gigantea* (Werderm. & Backeb.) Ostolaza, de la provincia Pacífica (A), y *N. arequipensis* subsp. *roseiflora* (Werderm. & Backeb.) Ostolaza, de la provincia Ancashino-Paceña (B).



Figura 5. Cactáceas en los andenes de cultivo que fueron usados por la cultura Wari. Comunidad de *Weberbauerocereus rauhii* y *Corryocactus brevistylus* en Huacán (Arequipa)(A) y comunidad de *Neoraimondia arequipensis* y *Browningia hertlingiana* en Velinga (Arequipa)(B).

Distribución de comunidades de Cactáceas de Norte a Sur. Del ACP (Fig. 4) deducimos cómo las localidades 1-8 son las más influidas por la humedad estival (HE) e invernal (HI) relacionadas con la corriente de El Niño, cuya humedad persiste durante más de un año (Huertas Vallejos 2009, Fagan 2010). Los bosques xerófilos de este territorio, donde intervienen Cactáceas, son debidos a la humedad aportada por las lluvias procedentes del Océano Pacífico y a la aportada desde la Cuenca Amazónica (Koepcke 1961, Ferreyra 1983). Como ya indicaron Galán de Mera *et al.* (1997), hacia el sur va disminuyendo progresivamente la riqueza de árboles y arbustos hasta los 8° Sur (latitud de la Cordillera Blanca con el Huascarán, 6768 m). La falta de lluvias occidentales, como consecuencia de la sombra de lluvias de los Andes y de la corriente de Humboldt, disminuye la presencia de arbustos en el círculo de Cactáceas B y C de la Fig. 1. No obstante, en el valle del río Ingenio (Ica), las comunidades con *Neoraimondia arequipensis* albergan, de forma relictual, *Bulnesia retama* y *Cercidium praecox* (Weberbauer 1945, localidad 13 del ACP, muestreo BY del dendrograma), lo que coincide con los lapsos de clima más húmedo detectados hace más de 5000 años (Arntz & Fahrbach 1996) y, posteriormente, fuertes episodios de El Niño, que vienen a producir una gran proliferación de la vegetación (Beresford-Jones *et al.* 2009).

Distribución de las comunidades de Cactáceas de Oeste a Este en el Sur del Perú. Recientemente han sido registradas en el occidente del sur del Perú algunas plantas, como *Browningia hertlingiana* [= *B. viridis* (Rauh & Backeb.) Buxb.] y *Euphorbia apurimacensis*, con una mayor distribución en el oriente peruano (Ritter 1981, Linares Perea 2005, Linares Perea *et al.* 2009). A ellas hay que añadir el nuevo registro de *Larrea divaricata* en los alrededores de Aplao (localidad 15 del ACP, muestreos BI y BH del dendrograma)(Fig. 2).

La presencia de *Larrea divaricata* en el seno de una comunidad de *Weberbauerocereus rauhii* y *Browningia candelaris*, refleja un clima anterior más húmedo y cálido semejante al de las sierras de Mendoza, Córdoba y La Rioja en Argentina (Hunziker 1952, Eskuche & Landolt 1986). En la actualidad, *L. divaricata* sobrevive en áreas con afloramientos pre-cámbricos y avalanchas volcánicas procedentes de erupciones del Terciario inferior, época que precede a la creciente aridez de las vertientes occidentales de los Andes a finales del Plioceno (Hartley 2003, Lamb & Davis 2003).

Las comunidades de *Armatocereus riomajensis*, *Echinopsis schoenii* y *Euphorbia apurimacensis* (localidad 18 del ACP, muestreos P-V del dendrograma) y de *Neoraimondia arequipensis* y *Browningia hertlingiana* (localidad 16 del ACP, muestreos W-AD del dendrograma) están situadas en valles interandinos transversales en el departamento de Arequipa, y correlacionadas en el ACP con la humedad estival de las lluvias andinas. Están asentadas sobre materiales volcánicos miocenos cuyo areal registró una creciente aridez por la elevación de la Cordillera y la formación de valles profundos debidos al vulcanismo terciario y cuaternario (Lissón 1980). Las localidades 18 (Soro-Arequipa) y 23 (Arequipa)(mesotropicales), y 21 (Chivay-Arequipa) (supratropical) y 24 (Chiguata-Arequipa)(mesotropical) son las más favorecidas por la humedad estival andina (HE), aunque también adquiere una cierta importancia la humedad invernal (HI) debido a las depresiones aisladas que se desprenden de las borrascas subantárticas entre julio y agosto (Mestanza Hernández 2005).

Comunidades de Cactáceas y uso del territorio. La correlación entre la humedad estival (HE) e invernal (HI), y las comunidades de Cactáceas occidentales en el sur del Perú se materializa con la presencia de grupos agro-pastoralistas desde hace unos 5000 años

(Grosjean *et al.* 2005). Éstos usaban los pastos anuales que crecen en las comunidades de Cactáceas ejerciendo la trashumancia desde las partes altas (Rostworowski 2009), en muchas ocasiones favorecida por episodios de El Niño, coincidentes con sequías en las altitudes andinas y una mayor humedad estival en las partes bajas; incluso, se han encontrado espinas de cactus en zonas de combustión de los asentamientos humanos del piso termotropical, que pudieron ser usadas como elementos de las vestimentas u otros enseres domésticos (Núñez *et al.* 2005). Tal vez en épocas muy arcaicas comience a establecerse entre los pobladores el uso del máximo de pisos ecológicos que perdura hasta la actualidad (Murra 2009), con diferentes tipos de cultivos entre el piso termotropical y orotropical, como una originalidad de las culturas Inca y pre-Inca consecuente con los cambios climáticos.

Las fotografías de las Fig. 5A y Fig. 5B reflejan la importancia que debió tener la humedad estival (HE) en las localidades 16 (Velinga-Arequipa) y 20 (Huacán-Arequipa) durante la cultura Wari (s. VIII-X) que, con un clima aún más húmedo que el actual (Ortloff & Kolata 1993), cultivaban en andenes donde hoy la aridez es evidente, al estar invadidos por los elementos de las comunidades de Cactáceas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado con el apoyo de la Cátedra de Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente de la Universidad San Pablo-CEU-Grupo Santander (2009-2011). Nuestro agradecimiento a la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (Lima, Perú) y a la Universidad Nacional de San Agustín (Arequipa, Perú) por su apoyo constante. Gracias a los dos revisores anónimos cuyos comentarios han mejorado el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ARAKAKI, M., C. OSTOLAZA, F. CÁCERES & J. ROQUE. 2006. Cactaceae endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología* 13(2): 193-219.
- ARNITZ, W.E. & E. FAHRBACH. 1996. *El Niño. Experimento climático de la naturaleza*. Fondo de Cultura Económica, México D.F. 309 pp.
- BERESFORD-JONES, D., H. LEWIS & S. BOREHAM. 2009. Linking cultural and environmental change in Peruvian prehistory: Geomorphological survey of the Samaca Basin, Lower Ica Valley, Peru. *Catena* 78: 234-249.
- BRAGO, L. & J.L. ZARUCCHI. 1993. *Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú*. Missouri Botanical Garden, San Luis. 1286 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1932. *Plant Sociology. The study of plant communities*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein. 439 pp.
- BRITTON, N.L. & J.N. ROSE. 1963. *The Cactaceae*. Reimpresión de la 2ª edición, 1937. Dover, Nueva York. 4 vol.
- ESKUCHE, U. & E. LANDOLT. 1986. Contribution to the knowledge of flora and vegetation of northern Argentina. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübél Zürich* 91: 14-140.
- FAGAN, B. 2009. *El gran calentamiento*. Gedisa, Barcelona. 350 pp.
- FAGAN, B. 2010. *La corriente de El Niño y el destino de las civilizaciones. Inundaciones, hambrunas y emperadores*. Gedisa, Barcelona. 347 pp.
- FERREYRA, R. 1983. Los tipos de vegetación de la costa peruana. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 40: 241-256.
- GALÁN DE MERA, A., S. BALDEÓN, H. BELTRÁN, M. BENAVENTE & J. GÓMEZ. 2004. Datos sobre la vegetación del centro del Perú. *Acta Botanica Malacitana* 29: 89-115.
- GALÁN DE MERA, A. & J. GÓMEZ CARRIÓN. 2001. Las comunidades con Cactáceas del

- sur del Perú. Nuevos datos sobre la alianza *Corryocactus brevistyli*. *Acta Botanica Malacitana* 26: 240-246.
- GALÁN DE MERA, A., E. LINARES PEREA, J. CAMPOS DE LA CRUZ & J.A. VICENTE ORELLANA. 2009. Nuevas observaciones sobre la vegetación del sur del Perú. *Del Desierto Pacífico al Altiplano. Acta Botanica Malacitana* 34: 107-144.
- GALÁN DE MERA, A., E. LINARES PEREA, C. TRUJILLO VERA & F. VILLASANTE BENAVIDES. 2010. Termoclima y humedad en el sur del Perú. *Bioclimatología y bioindicadores en el departamento de Arequipa. Zonas Áridas* 14: 71-82.
- GALÁN DE MERA, A., M.V. ROSA & C. CÁCERES. 2002. Una aproximación sintaxonómica sobre la vegetación del Perú. Clases, órdenes y alianzas. *Acta Botanica Malacitana* 27: 75-103.
- GALÁN DE MERA, A. & J.A. VICENTE ORELLANA. 1996. Las comunidades con *Corryocactus brevistyli* del sur del Perú. *Phytologia* 80: 40-47.
- GALÁN DE MERA, A. & J.A. VICENTE ORELLANA. 2007. Cronosequences of vegetation—a bioclimatic theory for interpreting the patterns of relic vegetation types. *Phytocoenologia* 37: 471-494.
- GALÁN DE MERA, A., J.A. VICENTE ORELLANA, J.A. LUCAS GARCÍA & A. PROBANZA LOBO. 1997. Phytogeographical sectoring of the Peruvian coast. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 349-367.
- GARZIONE, C.N., G.D. HOKE, J.C. LIBARKIN, S. WITHERS, B. MACFADDEN, J. EILER, P. GHOSH & A. MULCH. 2008. Rise of the Andes. *Science* 320: 1304-1308.
- GRAHAM, A. 2009. The Andes: A Geological Overview from a Biological Perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 371-385.
- GROSJEAN, M., L. NÚÑEZ & I. CARTAJENA. 2005. Cultural response to climate change in the Atacama Desert. En: Smith, M. & P. Hesse (eds.). *23° South: The Archaeology and Environmental History of the Southern Desert*: 156-171. National Museum of Australia. Canberra.
- HAMMER, Ø., D.A.T. HARPER & P.D. RYAN. 2009. *PAST- Paleontological Statistics*, ver.1.89. University of Oslo, Oslo. 92 pp.
- HARTLEY, A.J. 2003. Andean uplift and climate change. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 62(2): 497-500.
- HERSHKOVITZ, M.A. & E.A. ZIMMER. 1997. On the evolutionary origins of the cacti. *Taxon* 46: 217-232.
- HIJMANS, R.J., S.E. CAMERON, J.L. PARRA, P.G. JONES & A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- HOLMGREN, C.A., J.L. BETANCOURT, K.A. RYLANDER, J. ROQUE, O. TOVAR, H. ZEBALLOS & E. LINARES. 2001. Holocene Vegetation History from Fossil Rodent Middens near Arequipa, Peru. *Quaternary Research* 56: 242-251.
- HUERTAS VALLEJOS, L. 2009. *Injurias del tiempo. Desastres naturales en la historia del Perú*. Universidad Ricardo Palma, Lima. 403 pp.
- HUNT, D. 2006. *The New Cactus Lexicon*. Dh Books, Milborne Port. 373 pp.
- HUNZIKER, J.H. 1952. Las comunidades vegetales de la cordillera de La Rioja. *Revista de Investigación Agrícola* 6(2): 167-181.
- IBARAKI, M. 1997. Closing of the Central American Seaway and Neogene coastal upwelling along the Pacific coast of South America. *Tectophysics* 281: 99-104.
- KOEPCKE, H-W. 1961. *Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden*. Ferd. Dümmlers, Bonn. 320 pp.
- KUENTZ, A., A. GALÁN DE MERA, M-P. LEDRU & J-C. THOURET. 2007. Phytogeographical data and modern pollen rain of the puna belt in southern Peru (Nevado Coropuna, Western Cordillera). *Journal of Biogeography* 34: 1762-1776.
- LAMB, S. & P. DAVIS. 2003. Cenozoic climate change as a possible cause for the rise of the Andes. *Nature* 425: 792-797.

- LINARES-PALOMINO, R. 2006. Phytogeography and Floristics of Seasonally Dry Tropical Forests in Peru. En: Pennington, R.T. & J.A. Ratter (eds.). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation: 257-279*. CRC Press. Boca Raton.
- LINARES PEREA, E. 2005. Cotahuasi, Perú. Un paraíso de Cactus. *Quepo* 19: 92-97.
- LINARES PEREA, E., J. CAMPOS DE LA CRUZ, W. NAURAY HUARI, J.A. VICENTE ORELLANA & A. GALÁN DE MERA. 2010. Nuevas adiciones a la flora del Perú, V. *Arnaldoa* 17: 99-112.
- LINARES PEREA, E., A. GALÁN DE MERA, J. CAMPOS DE LA CRUZ, W. NAURAY HUARI & J.A. VICENTE ORELLANA. 2009. Nuevas adiciones a la flora del Perú, IV. *Arnaldoa* 16: 75-79.
- LISSÓN, G. 1980. Cómo se generó el suelo peruano. Contribución a la paleogeografía del Perú y las causas del relieve actual. En: Samame Boggio, M. (ed.). *El Perú Minero, III. Geología*: 61-82. Ingemmet. Lima.
- LIVERMORE, R., A. NANKIVELL, G. EAGLES & P. MORRIS. 2005. Paleogene opening of Drake Passage. *Earth and Planetary Science Letters* 236: 459-470.
- LOAIZA S., C.R. & J.J. MORRONE. 2011. Análisis panbiogeográfico de algunas Cactaceae del Ecuador. *Gayana Botánica* 68(2): 220-225.
- LUEBERT, F. & R. GAJARDO. 2005. Vegetación alto andina de Parinacota (norte de Chile) y una sinopsis de la vegetación de la Puna meridional. *Phytocoenologia* 35: 79-128.
- MARTICORENA, C. & M. QUEZADA. 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana Botánica* 42: 5-157.
- MESTANZA HERNÁNDEZ, F. 2005. Episodios sinópticos de la nevada en la Sierra Sur-Año 2004. *Boletín de la Sociedad Geográfica de Lima* 118: 67-78.
- MÜLLER, M.J. 1982. *Selected climatic data for a global set of standard stations for vegetation science*. Dr. W. Junk, La Haya, Boston, Londres. 306 pp.
- MURRA, J.V. 2009. *El mundo andino. Población, medio ambiente y economía*. Instituto de Estudios Peruanos-Pontificia Universidad Católica del Perú, Lima. 511 pp.
- NAVARRO, G. 1996. Catálogo ecológico preliminar de las cactáceas de Bolivia. *Lazaroa* 17: 33-84.
- NAVARRO, G. & M. MALDONADO. 2005. *Geografía ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos*. Fundación Simón Patiño, Santa Cruz. 719 pp.
- NÚÑEZ, L., M. GROSJEAN & I. CARTAJENA. 2005. *Ocupaciones humanas y paleoambientes en la puna de Atacama*. Universidad Católica de Chile-Taraxacum, San Pedro de Atacama. 480 pp.
- ORTLOFF, CH. & A.L. KOLATA. 1993. Climate and collapse: Agro-ecological perspectives on the decline of the Tiwanaku state. *Journal of Archaeological Science* 20: 195-221.
- OSTOLAZA NANO, C. 2011. *101 cactus del Perú*. Ministerio del Ambiente, Lima. 253 pp.
- RAUH, W. 1958. *Beitrag zur Kenntnis der Peruanischen Kakteenvegetation*. Springer, Heidelberg. 542 pp.
- RITTER, F. 1981. *Kakteen in Südamerika, 4*. Friedrich Ritter Selbstverlag, Spangenberg. 1692 pp.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. & S. RIVAS-SAENZ. 1996-2009. *Worldwide Bioclimatic Classification System* (<http://www.globalbioclimatics.org>). Madrid.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., D. SÁNCHEZ MATA & M. COSTA. 1999. North American Boreal and Western temperate Forest Vegetation (Syntaxonomical synopsis of the potential natural plant communities of North America, II). *Itinera Geobotanica* 12: 5-316.
- ROSTWOROWSKI, M. 2009. *Historia del Tahuantinsuyu*. Instituto de Estudios Peruanos, Lima. 359 pp.
- SAM SAM WATER FOUNDATION. 2012. *SamSam Water Climate Tool*. (<http://www.samsamwater.com>). AA Zaandam, Holanda.

- SCHULTZ, J. 1995. *The ecozones of the world. The ecological divisions of the geosphere*. Springer, Berlin. 449 pp.
- SCHWARZER, C., F. CÁCERES HUAMANÍ, A. CANO, M.I. LA TORRE & M. WEIGEND. 2010. 400 years for long-distance dispersal and divergence in the northern Atacama desert-Insights from the Huaynaputina pumice slopes of Moquegua, Peru. *Journal of Arid Environments* 74: 1540-1551.
- SENAMHI. 2012. *Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología del Perú* (<http://www.senamhi.gob.pe>). Lima.
- SOLBRIG, O. 1976. The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semiarid regions. En: Goodall, D. (ed.). *Evolution of desert biota*: 7-50. University of Texas Press. Austin.
- SØRENSEN, T. 1948. A method of stabilizing groups of equivalent amplitude in plant sociology based on the similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 5: 1-34.
- TROPICOS. 2012. <http://www.tropicos.org>. Missouri Botanical Garden, San Luis.
- VILLAGRÁN, C. & L.F. HINOJOSA. 2005. Esquema biogeográfico de Chile. En: Llorente Bousquets, J. & J.J. Morrone (eds.). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*: 551-577. Universidad Nacional Autónoma de México. México DF.
- WEBERBAUER, A. 1912. Pflanzengeographische Studien im südlichen Peru. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 107: 27-46.
- WEBERBAUER, A. 1945. *El mundo vegetal de los Andes Peruanos (Estudio fitogeográfico)*. Ministerio de Agricultura, Lima. 777 pp.

Recibido: 14/04/2012

Aceptado: 01/10/2012