

Los bosques estacionalmente secos del Perú: un re-análisis de sus patrones de diversidad y relaciones florísticas

The seasonally dry forests of Peru: a re-analysis of their diversity patterns and floristic relationships

Reynaldo Linares-Palomino*¹

<https://orcid.org/0000-0002-7631-5549>
linaresr@si.edu

Isau Huamantupa-Chuquimaco²

<https://orcid.org/0000-0002-4153-5875>,
andeanwayna@gmail.com

Eva Padrón³

<https://orcid.org/0000-0002-3832-5834>
evap@tenerife.es

María de los Ángeles La Torre-Cuadros⁴

<https://orcid.org/0000-0001-9325-3186>
mlatorrec@cientifica.edu.pe

Manuel Roncal-Rabanal⁵

<https://orcid.org/0000-0002-7870-9824>
manuelroncal@unc.edu.pe

Nikki Choquecota⁶

<https://orcid.org/0000-0002-3729-0924>
nikki.mccastle@gmail.com

Leonardo Collazos⁷

<https://orcid.org/0000-0002-6189-1375>
leonardo.collazos@gmail.com

Renzo Elejalde⁷

<https://orcid.org/0000-0002-0994-6287>
20180197@lamolina.edu.pe

Nicole Vergara⁶

<https://orcid.org/0000-0001-6671-707X>
nicky.astrid.17@gmail.com

José Luis Marcelo-Peña⁸

<https://orcid.org/0000-0002-0095-4643>
jose_marcelo@unj.edu.pe

***Corresponding author**

1 Smithsonian National Zoo and Conservation Biology Institute, Calle Lord Cochrane 111, Oficina 9, San Isidro, 15073, Perú.

2 Herbario HAG, Universidad Nacional Amazónica de Madre de Dios, Puerto Maldonado, Perú.

3 Área de Gestión del Medio Natural y Seguridad, Unidad de Conservación y Restauración Forestal-STPPF, La Laguna, Tenerife, España.

4 Universidad Científica del Sur, Lima, Perú.

5 Universidad Nacional de Cajamarca Filial Celendín, Shuitute s/n, Chacapampa, Perú.

6 Universidad Nacional Federico Villareal, San Miguel, Lima, Perú.

7 Círculo de Investigación de Bosques Secos del Perú, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional Agraria La Molina, La Molina, Lima, Perú.

8 Facultad Ingeniería Forestal y Medio Ambiental, Universidad Nacional de Jaén, Cajamarca, Perú.

Citación

Linares-Palomino R, Huamantupa-Chuquimaco I, Marcelo-Peña JL, Padrón E, La Torre-Cuadros MA, Roncal-Rabanal M, Choquecota N, Collazos L, Elejalde R, Vergara N. 2022. Los bosques estacionalmente secos del Perú: un re-análisis de sus patrones de diversidad y relaciones florísticas. *Revista peruana de biología* 29(4): e21613 001- 020 (Noviembre 2022). doi: <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v29i4.21613>

Presentado: 30/11/2021

Aceptado: 31/08/2022

Publicado online: xx/10/2022

Cierre de número: 25/11/2022

Editor: Blanca León

Journal home page: <http://revistasinvestigacion.unmsm.edu.pe/index.php/rpb/index>

© Los autores. Este artículo es publicado por la Revista Peruana de Biología de la Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Este es un artículo de acceso abierto, distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons Atribución 4.0 Internacional. (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.es>) que permite Compartir (copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato), Adaptar (remezclar, transformar y construir a partir del material) para cualquier propósito, incluso comercialmente.

Resumen

Los bosques estacionalmente secos en el Perú constituyen un conjunto de ecosistemas que incluye tres grandes grupos florísticos: bosques costeros, interandinos y orientales. Con la excepción de los bosques estacionalmente secos de las llanuras costeras del norte del país, hasta hace poco la ausencia de datos hacía difícil describir adecuadamente estos grupos en base a su florística. En los últimos 20 años, en estos bosques se han generado diversos estudios florísticos e inventarios botánicos enfocados en plantas leñosas, que han llenado vacíos de conocimiento en áreas críticas. Con estos estudios hemos generado la base de datos DRYFLOR Perú que a la fecha incluye 526 inventarios cuantitativos (listas de especies en áreas discretas incluyendo registros de sus abundancias) y que nos permiten confirmar la distinción florística de los tres grandes grupos. Adicionalmente logramos reconocer claramente dos subgrupos de bosques estacionalmente secos costeros (de llanura y de montaña), dos subgrupos interandinos (valles del Marañón-Mantaro y del Pampas) y tres subgrupos orientales (valles del Huallaga, Tambo y Urubamba). Todos los subgrupos tienen un ensamblaje de especies de plantas leñosas que los distingue y caracteriza en términos de abundancia, frecuencia, riqueza de especies y niveles de endemismo. Si bien ahora podemos describir mejor la heterogeneidad florística de los bosques estacionalmente secos en el Perú, hemos identificado vacíos de conocimiento importantes que requieren de atención prioritaria: i) requerimos de esfuerzos de inventario adicionales en los bosques orientales, ii) necesitamos resolver las afinidades florísticas de los bosques del valle del Apurímac, iii) nuestros datos coinciden en poco más del 75% con las definiciones y distribución de bosques secos del reciente Mapa Nacional de Ecosistemas del Perú, y será necesario revisar el concepto de bosque estacionalmente seco para lograr capturar adecuadamente su distribución en este instrumento de gestión.

Abstract

Seasonally dry forests in Peru are a combination of ecosystems that include three large floristic groups: coastal, inter-Andean and eastern forests. Except for the seasonally dry forests of the northern coastal plains of the country, until recently it was difficult to explore what occurred floristically within each group due to lack of data. However, in the last 20 years various floristic studies and botanical inventories focused on woody plants have managed to fill knowledge gaps in critical areas. With these studies we have generated the DRYFLOR Peru database that to date includes 526 quantitative inventories (lists of species in discrete areas, including records of their abundances) and that allows us to confirm the floristic distinction of the three large groups. Additionally, we were able to clearly recognize two subgroups of seasonally dry coastal forests (on coastal plains and along the Andean piedmont), two inter-Andean subgroups (within the Marañón-Mantaro and Pampas valleys) and three eastern subgroups (within the Huallaga, Tambo and Urubamba valleys). All subgroups have an assemblage of woody plant species that distinguishes and characterizes them in terms of abundance, frequency, species richness, and levels of endemism. Although we can now better describe the floristic heterogeneity of seasonally dry forests in Peru, we have identified important knowledge gaps that require urgent attention: i) we require additional inventory efforts in the eastern forests, ii) we need to resolve the floristic affinities of the forests of the Apurímac valley, iii) our data agree in little more than 75% with the definitions and distribution of dry forests of the recent National Ecosystem Map of Peru, and it will be necessary to review the concept of seasonally dry forests to adequately capture its distribution in this management tool.

Palabras clave:

Inventario; clasificación de vegetación; análisis de ordenación; DRYFLOR.

Keywords:

Survey; vegetation classification; ordination analysis; DRYFLOR.

Introducción

Los biomas tropicales secos, en especial los bosques estacionalmente secos (BES) están siendo rápidamente transformados y fragmentados debido al cambio de uso de suelo, procesos que a su vez son amplificadas por los efectos del cambio climático (Pennington et al. 2018; Stan & Sanchez-Azofeifa 2019). Esto hace que los BES sean uno de los biomas más degradados del planeta, quedando actualmente menos de la cuarta parte de su extensión original (Jacobson et al. 2019). A pesar de representar el 42% de la superficie de los bosques tropicales y de incluir por lo menos 12 grandes grupos florísticos únicos en el neotrópico (Banda-Rodríguez et al. 2016), solo el 2% está intacto y solo el 8% está protegido legalmente (Stan & Sanchez-Azofeifa 2019). Por otro lado, los BES aportan con servicios ecosistémicos como alimento, leña, biocombustibles, oportunidades

para el turismo y educación además de servicios como el control de la erosión, almacenamiento de carbono y el control del clima entre otros (Balvanera et al. 2011; Depenthal & Meitzner Yoder 2018; Nelson et al. 2020). Por tanto, es urgente incrementar los esfuerzos para comprender a estos ecosistemas y asegurar su conservación e integridad, que pueden incluir recursos vitales para el futuro de los países tropicales (Pennington et al. 2018). Parte de estos esfuerzos incluyen mejorar el conocimiento de su composición florística y de entender las relaciones entre los diferentes tipos de BES que existen en el Neotrópico (Banda-Rodríguez et al. 2016).

En el Perú se reconocen oficialmente cinco tipos de BES (Llanura, Ribereño, Interandino, Colina, Montaña y Oriental) que ocupan una superficie de 4025338.3 ha, equivalente al 3.11% del territorio nacional (MINAM

2018). Sin embargo, el reconocimiento de los BES y propuestas para su clasificación vienen desde los trabajos de Poeppig (2003), Weberbauer (1945), Ferreyra (1979; 1983; 1996) y otros, usándose una variedad de criterios para diferenciarlos (Linares-Palomino 2004a). Linares-Palomino (2004b) diferenció tres subunidades principales para los BES del Perú, basadas en datos de inventarios y listas florísticas. La subunidad de BES ecuatoriales incluyó bosques de Tumbes, Piura, Lambayeque y La Libertad, donde se diferenciaron las formaciones de llanura y montaña. La subunidad de los BES interandinos incluyó bosques en los valles de los ríos Huancabamba, Marañón, Apurímac, y el Mantaro. Finalmente, la subunidad de BES Orientales estuvo compuesta por remanentes en los flancos orientales de los Andes en el departamento de San Martín.

Esta propuesta de Linares-Palomino (2004b) se basó en 23 inventarios cuantitativos, que constituían la información existente en ese momento. Una limitación de hacer clasificaciones de este tipo es que muchas veces puede ser difícil obtener una muestra adecuada que incorpore toda la variabilidad florística existente del sistema de estudio, particularmente cuando se estudian escalas espaciales amplias. En los últimos 15 años ha habido un esfuerzo notable de incrementar la cobertura geográfica y el número de parcelas y transectos cuantitativos en los BES del Perú (por ejemplo: Eduardo-Palomino et al. 2017; García-Villacorta 2009; Huamantupa-Chuquimaco et al. 2017; Marcelo-Peña et al. 2016; Marcelo-Peña & Reynel Rodríguez 2014). Se hace entonces necesaria una evaluación de la propuesta original del 2004 a la luz de la información disponible actualmente. El presente artículo tiene como objetivos revisar, y de ser necesario, redefinir las relaciones florísticas y fitogeográficas de los BES del Perú.

Material y métodos

Para todos los análisis aquí presentados, se utilizó una base de datos de inventarios de especies leñosas y cactáceas arborescentes realizados en BES del Perú con datos de abundancia compilados por la Red Florística Latinoamericana del Bosque Tropical Estacionalmente Seco (DRYFLOR 2012-). Esta base de datos incluye inventarios cuantitativos que siguen una definición amplia de BES: que ocurren en áreas libres de heladas, donde las lluvias no superan los 1800 mm por año, las cuales, a su vez, son menores a 100 mm en al menos 5 o 6 meses; tienen un dosel continuo, que se ve disminuido en las zonas más secas; su vegetación es decidua generalmente, con especies espinosas y suculentas en los bosques más secos; son de suelos fértiles y ligeramente alcalinos (Pennington et al. 2009; Pennington et al. 2018).

La base de datos DRYFLOR cubre todo el Neotrópico, y se actualiza regularmente (en su taxonomía y con la incorporación de nuevas parcelas). Los datos para Perú contienen actualmente 526 inventarios cuantitativos individuales (parcelas o transectos, de áreas variables) y 651 especies de BES de distintos departamentos del Perú (Fig. 1). Los metadatos están disponibles en *Figs-*

hare (Linares Palomino et al. 2021). Diferenciamos entre especies “unicadas” (que sólo ocurrieron en una parcela y representadas por un solo individuo) y únicas (que sólo ocurrieron en un grupo o subgrupo particular).

Con el fin de replicar los métodos multivariados usados por Linares-Palomino (2004b) para identificar grupos florísticos, aplicamos a nuestros datos un análisis de clasificación jerárquica aglomerativa y lo complementamos con otro de escalado multidimensional no-métrico (NMDS). Para desarrollar ambos análisis calculamos el índice de Bray-Curtis entre pares de parcelas:

$$(d_{i,j}) = 1 - \frac{\left[\sum |X_{ik} - X_{jk}| \right]}{\left[\sum (X_{ik} + X_{jk}) \right]}$$

Donde X_{ik} y X_{jk} representan el número de individuos (abundancias) de la especie k en la parcela i y en la parcela j , como medida de distancia (Gotelli & Ellison 2004). Para la clasificación jerárquica aglomerativa aplicamos el método de agrupamiento por promedio aritmético de grupos de pares no ponderados (UPGMA) sobre la matriz de distancias para generar los dendrogramas. Con el fin de identificar las especies que discriminan entre cada uno de los grupos hallados, realizamos un análisis SIMPER (Similarity Percentages; (Clarke 1993)).

Para evaluar los resultados de la clasificación UPGMA respecto a los tipos de BES identificados en el Mapa Nacional de Ecosistemas (MINAM 2018), asignamos a cada parcela (usando sus coordenadas) el ecosistema correspondiente en el *shapefile* de ecosistemas (disponible en <https://geoservidor.minam.gob.pe/recursos/intercambio-de-datos/>) usando QGIS (QGIS Development Team 2020). Para el escalado multidimensional no-métrico (NMDS) usamos la matriz de distancias para generar la ordenación. Durante los análisis exploratorios iniciales de ambos métodos, observamos que cinco parcelas se mostraron de manera atípica y hacían difícil visualizar los resultados. Los valores atípicos suelen distorsionar cualquier ordenación, independientemente del método que se use. Cuando esto sucede, el valor atípico se muestra a un extremo del gráfico resultante, mientras que el resto de los datos (mucho más similares entre sí, que con el valor atípico) se agrupan compactamente al otro extremo. Con el fin de mejorar la visualización de las ordenaciones, seguimos a Kent (2012) y excluimos de los análisis posteriores a estas cinco parcelas, ubicadas en los departamentos de Ayacucho y Cusco, todas del sistema de valles secos del Apurímac (AYA_TOROBAMBA17, AYA_TOROBAMBA18, AYA_TOROBAMBA19, AYA_Torobamba5, CUZ_Wayronqa). La matriz final incluyó 521 sitios y 644 especies.

Todos los procesos de manejo de datos se realizaron en el ambiente de programación R (R Core Team 2018) usando los paquetes *openxlsx* para importar archivos Excel (Schauberger & Walker 2020) y *tidyverse* para manejar y editar datos (Wickham et al. 2019). Usamos el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2017) para generar la

matriz de distancias Bray-Curtis, hacer la clasificación jerárquica aglomerativa (UPGMA), el escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) y el análisis SIMPER. Para visualizar el resultado del análisis de clasificación, construimos un dendrograma usando los paquetes *dendextend* para manejar las estructuras en forma de árbol (Galili 2015), *ggtree* para la visualización y anotación de los dendrogramas (Yu 2020b), *tidytree* para conver-

tir el objeto del árbol en un marco de datos ordenado y proporcionar interfaces ordenadas para manipular los datos (Yu 2020a), y *treeio* para facilitar la importación y el almacenamiento de dendrogramas con datos asociados (Wang et al. 2019). Para visualizar los resultados de los análisis multivariados usamos los paquetes *ggstance* (Henry et al. 2020), *cowplot* (Wilke 2019) y *ggordiplots* (Quensen 2018).

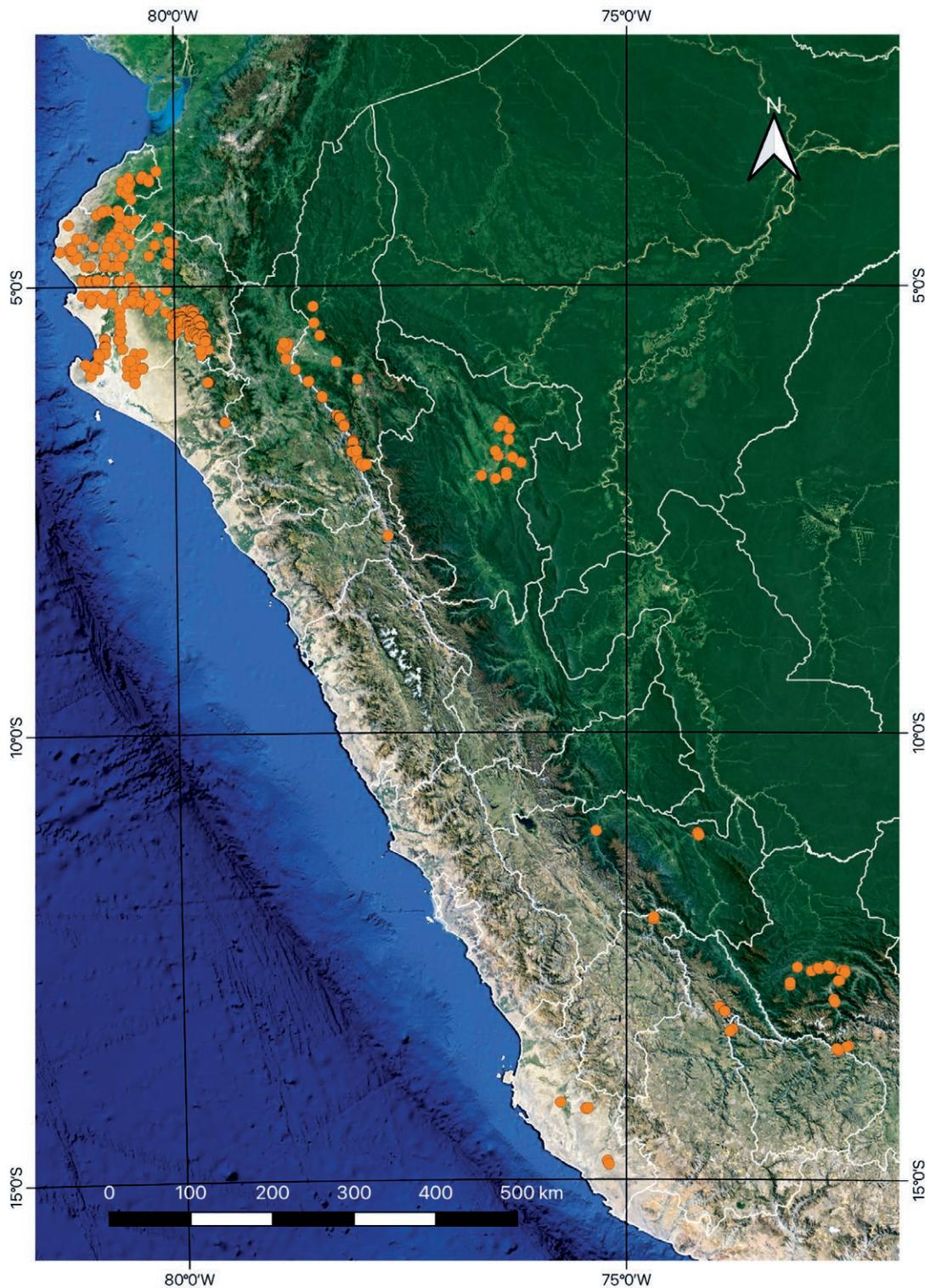


Figura 1. Distribución geográfica de las parcelas en la base de datos DRYFLOR Perú incluidas en el análisis.

Resultados

Logramos identificar tres grupos de BES claramente definidos a través de los dos análisis multivariados (NMDS y UPGMA, Figs. 2 y 3, respectivamente), que incluyen a los (i) BES costeros, (ii) BES interandinos, y (iii) BES orientales. Cada grupo contiene una comunidad de plantas leñosas que lo caracteriza florísticamente (Tabla 1). Dos parcelas no fueron incluidas en ninguno de estos grupos: TUM_ANGOSTURA y TUM_HUARAPAL, ambas en el departamento de Tumbes.

1. Bosques estacionalmente secos costeros (Fig. 3B).

Este grupo está conformado por 344 sitios, incluye 190 especies y se restringe exclusivamente a bosques en la costa central y norte del Perú. A su vez, contiene a dos subgrupos (Tabla 1).

1A. BES Pacífico-Ecuatoriales de montaña (Tabla 1)

Este subgrupo está conformado por 120 sitios, donde se han registrado 98 especies. Se encuentra en las cadenas occidentales de la cordillera de los Andes en la costa norte (Tumbes, Piura, Lambayeque), presentando una densidad entre 12 y 375 individuos por parcela. La parcela TUM_UCUMARES (Tumbes) fue la que presentó mayores valores de abundancia, con dominancia de individuos de *Handroanthus chrysanthus* (Jacq.) S.O. Grose, mientras que una parcela en Piura (PIU_NCI.SH24C) presentó los menores valores de abundancia y con dominancia de *Caesalpinia glabrata* Kunth. Asimismo, este grupo registró valores de riqueza entre 2 y 26 especies por parcela. La parcela PIU_P66 (Piura) registró la mayor riqueza, con una representatividad de más del 26% del total

de especies del subgrupo, mientras que tres parcelas de Lambayeque (LAM_CHOLOQUE1, LAM_CHOLOQUE3 y LAM_CHOLOQUE6) reportaron los menores valores de riqueza, cada una con tan solo un 2% de representatividad del subgrupo de montaña.

Entre las especies más abundantes y con mayor frecuencia del subgrupo se encontraron *Eriotheca ruizii* (K. Schum.) A. Robyns, *Bursera graveolens* (Kunth) Triana & Planch., *Loxopterigyum huasango* Spruce ex Engl., *C. glabrata*, *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng, que representaron un 55.9% del total de la abundancia total del subgrupo. Entre los unicados (es decir, especies representadas por un solo individuo), se contabilizó 38 especies, representando un 38.8% del total de especies del subgrupo y un 5.8% del total de parcelas del estudio. Dentro de las especies únicas para el grupo de montaña se encontraron 19 especies, con valores importantes de abundancia en *Buddleja americana* L., *Vernonia fulva* Griseb., *Cecropia ficifolia* Warb. ex Sneathl. y *Senna undulata* (Benth.) H.S. Irwin & Barneby. Se observó además afinidad florística entre este subgrupo y tres parcelas de la región de Huancavelica (HUV_CHIQUIACC1, HUV_CHIQUIACC2 y HUV_CHIQUIACC3) ubicadas en los BES Interandinos asociados al valle del Mantaro en Junín y que estuvieron dominadas por *Acacia macracantha* Willd., *E. ruizii* y *Armatocereus cartwrightianus* (Britton & Rose) Backeb. ex A.W. Hill. El análisis SIMPER mostró que entre las principales especies que están determinando el agrupamiento de los BES Pacífico-Ecuatoriales de Montaña se incluyen justamente las dos primeras (Material Suplementario 1).

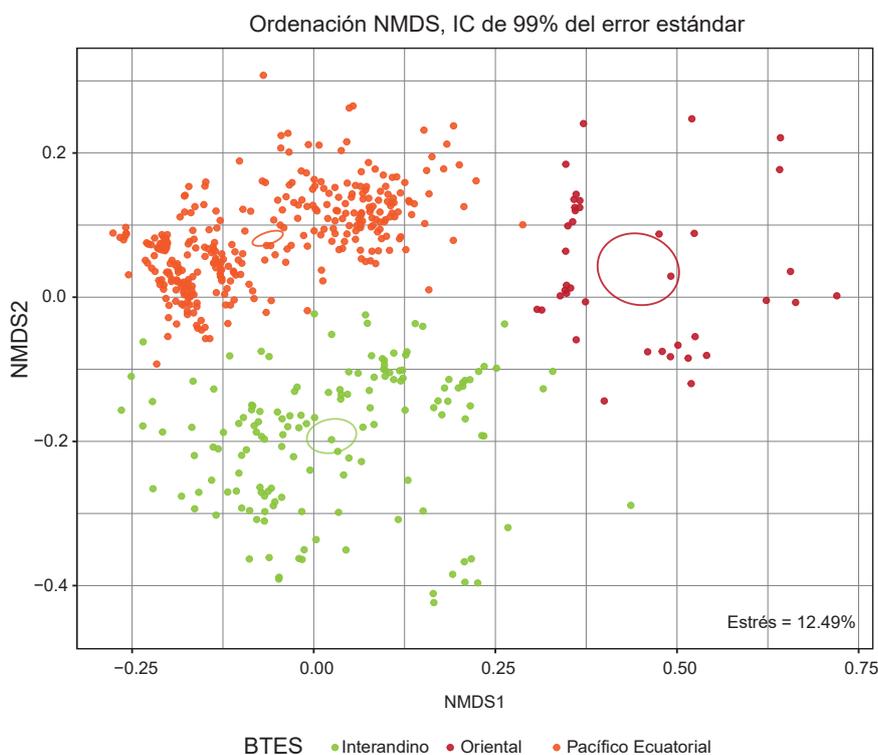


Figura 2. Escalado multidimensional no métrico (NMDS, 200 iteraciones) de los tres principales grupos de BES identificados para el Perú.

Tabla 1: Resumen de las características de los subgrupos de BES del Perú. NP: número de parcelas en el (sub)grupo, Rango SPP: rango mínimo y máximo riqueza de especies en las parcelas del subgrupo, Rango D: rango mínimo y máximo de densidad en las parcelas del subgrupo, SPP FREQ: las cinco especies más frecuentes (que ocurren en más parcelas del subgrupo), SPP ABU: las cinco especies más abundantes en las parcelas del subgrupo, Unicados: porcentaje de especies que ocurren en una sola parcela en todo el análisis.

(sub)grupo BES	NP	Rango SPP	Rango D	SPP FREQ	SPP ABU	Unicados
BES Costeros	344					
Montaña	120	2-26	12-375	<i>Eriotheca ruizii</i> (109), <i>Bursera graveolens</i> (101), <i>Loxopterigyum huasango</i> (93), <i>Caesalpinia glabrata</i> (85), <i>Cochlospermum vitifolium</i> (67)	<i>Eriotheca ruizii</i> (3053), <i>Bursera graveolens</i> (1827), <i>Loxopterigyum huasango</i> (847), <i>Caesalpinia glabrata</i> (831), <i>Cochlospermum vitifolium</i> (648)	5.8%
Llanura	224	1-20	2-974	<i>Acacia macracantha</i> (135), <i>Colicodendron scabridum</i> (146), <i>Cordia lutea</i> (105), <i>Prosopis pallida</i> (177), <i>Beautempisia avecinnifolia</i> (70)	<i>Prosopis pallida</i> (11102), <i>Acacia macracantha</i> (8423), <i>Cordia lutea</i> (3992), <i>Eriotheca ruizii</i> (3256), <i>Bursera graveolens</i> (2113)	4.9%
BES Interandinos	136					
Marañón-Mantaro	129	2-28		<i>Browningia pilleifera</i> (67), <i>Eriotheca discolor</i> (60), <i>Parkinsonia praecox</i> (56), <i>Armatocereus rauhi</i> (48), <i>Acacia aroma</i> (43)	<i>Browningia pilleifera</i> (4148), <i>B. altissima</i> (3176), <i>Espostoa mirabilis</i> (1900), <i>Cynophalla flexuosa</i> (1260), <i>Tetrasida chachapoyensis</i> (1257)	3.9%
Pampas	7	4-6	175-400	<i>Acacia aroma</i> (7), <i>Dodonaea viscosa</i> (5), <i>Ipomoea pauciflora</i> (5), <i>Eriotheca vargasii</i> (4), <i>Tecoma arequipensis</i> (3)	<i>Acacia aroma</i> (17), <i>Dodonaea viscosa</i> (16), <i>Ipomoea pauciflora</i> (12), <i>Eriotheca vargasii</i> (9), <i>Cnidoscolus urens</i> (7)	10.0%
BES Orientales	38					
Norte (Huallaga)	12	18-32	1000-2460	<i>Oxandra espintana</i> (11), <i>Manilkara bidentata</i> (10), <i>Cappari-dastrum petiolare</i> (10), <i>Maytenus macrocarpa</i> (9), <i>Simira rubescens</i> (9), <i>Cordia alliodora</i> (9), <i>Cynophalla flexuosa</i> (9), <i>Alseis peruviana</i> (9)	<i>Oxandra espintana</i> (305), <i>Xylopia cuspidata</i> (109), <i>Maytenus macrocarpa</i> (99), <i>Manilkara bidentata</i> (98), <i>Gustavia elliptica</i> (96)	48.5%
Centro (Tambo)	6	26-47	900-1430	<i>Alseis peruviana</i> (6), <i>Pentaplaris davidsmithii</i> (5), 9 especies estuvieron presentes en 4 de las 6 parcelas	<i>Myrcia splendens</i> (49), <i>Pentaplaris davidsmithii</i> (47), <i>Piptadenia pterocarpa</i> (29), <i>Eugenia obovata</i> (26), <i>Casearia gossypiosperma</i> (25), <i>Machaerium acutifolium</i> (25), <i>Trichilia reyneli</i> (25)	44.7%
Sur (Urubamba)	20	40-81	1210-2290	<i>Pogonopus tubulosus</i> (19), <i>Maclura tinctoria</i> (18), <i>Ceiba boliviana</i> (17), <i>Anadenanthera colubrina</i> (16), <i>Psidium sartorianum</i> (16), <i>Urera caracasana</i> (16), <i>Warszewiczia coccinea</i> (16)	<i>Allophylus punctatus</i> (141), <i>Annona neoulei</i> (106), <i>Pogonopus tubulosus</i> (103), <i>Warszewiczia coccinea</i> (93), <i>Anadenanthera colubrina</i> (86)	41.3%

1B. BES costeros de llanura (Tabla 1)

Se ubica en las llanuras costeras de Tumbes, Piura, Lambayeque e Ica. Está conformado por 224 sitios, donde se han registrado 92 especies. La parcela con mayor riqueza fue PIU_TIMBES (20 especies, ubicada en el departamento de Piura). Las parcelas LAM_CHOLOQUE8 (Lambayeque), PIU_P_EP_110, PIU_P56 y PIU_P_EP_62 (Piura) registraron solo una especie, siendo *Prosopis pallida* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Kunth monodominante en las tres primeras parcelas y *A. macracantha* en la última.

La especie más frecuente en este grupo fue *P. pallida*, (79% de parcelas en las que ocurre), seguida de *Colicodendron scabridum* (65.2%) y *A. macracantha* (60.3%). Por otro lado, las especies más abundantes fueron *Cordia lutea* Lam., *E. ruizii* y *B. graveolens*. La parcela con mayor abundancia fue LAM_CHAPARRI1 (ubicada en el departamento de Lambayeque) donde *C. lutea* representó el 25.5% del total de individuos. Se registró 33 unicados, representando un 35.1% del total de especies del subgrupo y un 4.9% del total estudiado. Dentro de las especies únicas para este subgrupo se contabilizaron 21 especies, siendo las de mayor abundancia *Grabowskia boerhaviifolia* (L.f.) Schltld. (83), *Lafoensia puniceifolia* DC. (79), *Armatocereus laetus* (Kunth) Backeb. (55) y *Cnidocolus peruvianus* (Müll. Arg.) J.F. Macbr. (54). Además, en términos de la composición florística de sus parcelas, fue el subgrupo más heterogéneo de todos, conteniendo también seis parcelas del valle del Marañón (MRÑ_P28, MRÑ_41, MRÑ_47, MRÑ_72, MRÑ_73, MRÑ_81) e incluso del valle Apurímac (CUZ_CUNYAQ, CUZ_QONOQ, CUZ_SAUCEDA, CUZ_WAYNA) en la región del Cusco.

2. Bosques estacionalmente secos Interandinos (Fig. 3C).

Están compuestos por fragmentos y remanentes de BES en las cuencas de los ríos Marañón, Mantaro, Apurímac y Pampas e incluyeron 133 sitios y 152 especies. Los análisis mostraron dos subgrupos.

2A. BES del Marañón-Mantaro (Tabla 1)

Este subgrupo incluyó 126 parcelas ubicadas en los bosques de la cuenca del río Marañón (incluyendo las subcuencas del río Utcubamba y del río Chamaya) y una parcela en remanentes de bosque más pequeños en la cuenca del río Mantaro. En este subgrupo se registraron 145 especies, siendo los sitios con mayor número de especies CAJ_ELHUITO y CAJ_SHANANGO (ambos con 28 especies), mientras que el sitio de menor riqueza fue MRÑ_P66 con solo 2 especies. Respecto a la abundancia, AMA_CUMBA (3480) y CAJ_BALSAS (15) fueron las parcelas con mayor y menor número de individuos, respectivamente.

Las familias más abundantes y frecuentes fueron Cactaceae, especialmente el género *Browningia*, y Leguminosae. También fueron abundantes Malvaceae, Capparaceae y Boraginaceae. Las especies más abundantes fueron *Browningia pilleifera* (F.Ritter) Hutchison, *Browningia altissima* (F.Ritter) Buxb. y *Espositoa mirabilis* F.Ritter, mientras que las más frecuentes fueron *B. pilleifera*, *Eriotheca discolor* (Kunth) A.Robyns y *Parkinsonia prae-*

cox (Ruiz & Pav.) Hawkins. Las parcelas de la cuenca del Marañón fueron altamente homogéneas entre sí, conformando un grupo bien delimitado en los análisis UPGMA y NMDS. La única parcela incluida del Mantaro presentó similitudes florísticas con los bosques del Marañón. Sin embargo, mostró también cercanía con otras parcelas que fueron clasificadas como costeras al estar en una posición intermedia en los análisis multivariados.

2B. BES del Pampas (Tabla 1)

Las siete parcelas de este grupo están ubicadas en la cuenca del río Pampas, a lo largo de los valles de los ríos Pampas (Apurímac) y Torobamba (Ayacucho). En este grupo se encontraron 10 especies; los valores de riqueza no presentaron diferencias notables (5 parcelas con 4 especies), destacando solo APU_PAMPAS3 y AYA_TOROBAMBA4 con 6 especies cada una. Respecto a la abundancia los valores fueron similares entre sí (175 – 400 ind). Al estimar la densidad de especies para una hectárea, resaltó AYA_TOROBAMBA1 (400 ind./ha) con un 43% de individuos de *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq., especie considerada como pionera y excelente competidora en ambientes disturbados y áridos, (Becker et al. 2016). *Vachellia aroma* (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger fue la especie leñosa más frecuente y abundante en los BES del Pampas, pues se registró en todos los sitios de estudio. Sin embargo, la especie emblemática fue *Eriotheca vargasii* (Cuatrec.) A.Robyns, solo registrada en este subgrupo. En ambos análisis (NMDS y UPGMA) las parcelas del Pampas formaron un grupo muy diferenciado con respecto a los otros sitios de los demás valles interandinos, aunque mantuvieron afinidades con los BES del Marañón-Mantaro, debido a la presencia de *V. aroma* y *Cyathostegia matthewsii* (Benth.) Schery.

3. Bosques estacionalmente secos Orientales (Fig. 3D).

Contiene un grupo de bosques bien diferenciado del resto, aunque más heterogéneo que los otros grupos, tanto en su composición como en su distribución. Este grupo estuvo conformado por 39 sitios, incluyó 440 especies y los siguientes subgrupos:

3A. BES orientales del norte (Tabla 1)

Incluyeron 12 parcelas inventariadas en el departamento de San Martín (en las localidades de Tarapoto, Bellavista y Juanjuí), dentro de la cuenca del río Huallaga. Este subgrupo registró 103 especies. SAM_PONAZA fue el sitio con la mayor riqueza (32 especies), mientras que SAM_TARAPOT2 fue la parcela con la menor riqueza (18 especies). Las especies más abundantes fueron *Oxandra espintana* (Spruce ex Benth.) Baill., *Xylopia cuspidata* Diels, *Maytenus macrocarpa* (Ruiz & Pav.) Briq. y *Manilkara bidentata* (A. DC.) A. Chev. Asimismo, SAM_PUCACACA fue el sitio con la mayor cantidad de individuos (246), donde *O. espintana* representó un 31.7% del total. Asimismo, el sitio menos abundante fue SAM_PAUCAR, con 50 individuos. En cuanto a la densidad, el máximo y mínimo valor estimados de las parcelas del subgrupo son 2460 y 1000 individuos por hectárea, respectivamente, teniendo en cuenta que se muestrearon individu-

os desde los 2.5 cm de DAP. En el UPGMA constituyeron un subgrupo independiente, mientras que en el NMDS los bosques orientales del Norte y del Centro fueron más difíciles de diferenciar, aunque se mantuvieron separados de los orientales del Sur.

3B. BES orientales del centro (Tabla 1)

Incluyó seis parcelas inventariadas en Satipo (departamento de Junín), en la parte superior del valle del río Tambo. Este grupo registró 103 especies, donde JUN_TAMBO1 y JUN_TAMBO6 fueron los sitios con mayor y menor riqueza, presentando 47 y 26 especies, respectivamente. En cuanto a la abundancia en las parcelas, JUN_TAMBO6 y JUN_TAMBO3 fueron los sitios con la mayor y menor abundancia, 143 y 90, respectivamente. Asimismo, las especies más abundantes del subgrupo fueron *Myrcia splendens* (Sw.) DC., *Pentaplaris davidsmithii* Dorr & C. Bayer, *Piptadenia pteroclada* Benth. y *Eugenia obovata* Poir. El subgrupo presentó un alto porcentaje de especies únicas (44.7%). Las seis parcelas presentaron valores altos de densidades estimadas (entre 1430 y 900 individuos por hectárea), considerando que se muestreo desde los 5 cm de DAP.

3C. BES orientales del sur (Tabla 1)

Incluyó 20 parcelas ubicadas en el departamento de Cusco (provincia de La Convención), en la confluencia de los ríos Ene y Perené y cerca de Quillabamba. Todas dentro de la cuenca hidrográfica del Urubamba. El subgrupo presentó 288 especies, donde CUZ_MANA-1 fue el sitio con la mayor riqueza (81 especies) y CUZ_SMAR-1 el de menor riqueza (40). Las especies más abundantes del subgrupo fueron *Allophylus punctatus* (Poepp.) Radlk., *Annona neoulei* H.Rainer, *Pogonopus tubulosus* (A.Rich. ex DC.) K.Schum., *Warszewiczia coccinea* (Vahl) Klotzsch y *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan. Asimismo, CUZ_KORB-2 y CUZ_ECHA-1 fueron los sitios con mayor y menor abundancia, teniendo 229 y 121 individuos, respectivamente. En cuanto a la densidad, se estimaron 2290 y 1210 individuos por hectárea, considerando individuos con un DAP mayor a 2.5 cm. Por otro lado, el dendrograma y el NMDS mostraron que el subgrupo Orientales del sur se consolida como un grupo florístico más definido en comparación con los subgrupos de orientales del Norte y del Centro, dado que sus parcelas se encontraron más próximas entre sí. Este grupo florístico compartió 20 especies con el Grupo Orientales del norte y 38 con el Grupo Orientales del centro.

Discusión

El conocimiento florístico de los BES en el Perú se ha incrementado notablemente desde la propuesta de clasificación cuantitativa de Linares-Palomino (2004b). Más importante aún, es que la información que se ha generado a la fecha ha reducido el sesgo que existía hacia los BES de la costa norte (donde se concentraban la mayoría de los estudios), con importantes contribuciones principalmente en los BES interandinos (por ejemplo González et al. 2020; Marcelo-Peña et al. 2016) y orientales (por ejemplo Huamantupa-Chuquimaco et al. 2017; Marcelo-Peña 2017).

El trabajo realizado por Linares-Palomino (2004b) brindó la primera clasificación florística de precisión de los BES peruanos. Sin embargo, el bajo número de parcelas que usó para realizar dicho estudio impidió esclarecer adecuadamente algunos de los grupos propuestos, así como las relaciones entre estos. Con el presente trabajo confirmamos la existencia de tres grandes grupos de BES y detallamos las relaciones entre los grupos y al interior de estos. En primer lugar, los BES considerados originalmente como “remanentes” porque no existía información cuantitativa ni cualitativa de campo reciente (Linares-Palomino 2004b), han sido incluidos en su totalidad en los tres grupos principales y sus subdivisiones. El caso más resaltante se dio con los BES de Ica, que fueron incluidos en el grupo de BES costeros, extendiendo la ocurrencia de este grupo desde la costa norte hasta la costa central. Por el lado de los BES interandinos, los cambios se han dado en su subdivisión. El incremento de parcelas inventariadas definió el sistema del Marañón-Mantaro como una sola unidad, y la división del sistema del Apurímac en Apurímac (con relaciones aún indefinidas) y Pampas (con características propias que lo diferencian de los demás BES interandinos). Finalmente, en el caso de los BES orientales, el mayor muestreo ha permitido pasar de una única zona (Tarapoto) a una mayor extensión con subdivisiones bien definidas. En lo que sigue, caracterizamos cada uno de los grupos y subgrupos en base a los resultados de nuestros análisis (Tabla 1), complementando con la literatura y conocimiento existente.

1. Bosques estacionalmente secos costeros

Los BES costeros se concentran en los departamentos de Tumbes, Piura y Lambayeque, pero se extienden hasta la Libertad y más al sur hasta Ica. Es en la planicie costera norte (incluyendo las estribaciones bajas de los Andes) donde presentan la mayor extensión continua de BES en Perú, representando el 1.47% del territorio nacional (MINAM, 2018). Linares-Palomino (2004b) separó los bosques de este grupo en formaciones de llanura y montaña en base a caracteres florísticos y estructurales. Nuestro análisis confirma esta separación.

1.A. BES Pacífico-Ecuatoriales de Montaña

Incluye BES que se encuentran en un área climática de transición de la costa hacia la región tropical subhúmeda del Ecuador y en un rango de elevación que va desde los 130 m hasta los 2200 m de elevación. La fisiografía predominante es regularmente ondulada a colinosa y empinada (Leal-Pinedo & Linares-Palomino 2005). En el departamento de Tumbes se reportó temperaturas que sobrepasan los 20 °C, con una precipitación de temporada de noviembre a abril de 297.4 mm y una precipitación anual aproximada de 582.3 mm (Linares-Palomino & Ponce Alvarez 2005). Dentro de su extensión incluye gran parte de las áreas naturales protegidas del Coto de caza El Angolo, Parque Nacional Cerros de Amotape, Reserva Nacional de Tumbes, Refugio de Vida Silvestre Laquipampa y otras áreas de conservación con categoría de protección privada y regional (More et al. 2014).

Los análisis NMDS y UPGMA muestran uniformidad y una agrupación notable para las parcelas incluidas. Nuestros análisis incluyeron en este subgrupo algunas parcelas de los BES de Huancavelica, cuando las esperábamos entre los BES Interandinos basados en criterios geográficos (particularmente entre los BES del Marañón-Mantaro). Dado que *A. macracantha* y *E. ruizii* fueron parte de las especies que determinaron el carácter del grupo de BES Pacífico-Ecuatoriales de Montaña, su dominancia en las parcelas de Huancavelica (solo estas dos especies constituyeron mínimamente el 32% de los individuos en cada una de las tres parcelas) ha generado su inclusión en este grupo. Consideramos necesario realizar un muestreo más amplio de los BES en Huancavelica para resolver mejor sus relaciones florísticas y definir si constituyen bosques más afines a los BES de la costa norte o si tienen un carácter más interandino.

Consideramos que las dos parcelas ubicadas en Tumbes (TUM_ANGOSTURA y TUM_HUARAPAL), y que no fueron incluidas en ninguno de los tres grupos principales de BES identificados aquí, si bien pertenecen al bioma de BES neotropicales, tendrían más afinidades con los poco explorados bosques secos de montaña del norte del Parque Nacional Cerros de Amotape, de la Reserva Nacional de Tumbes, el Área de Conservación Regional Angostura-Faical y los BES adyacentes del Ecuador. La dominancia de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg., *C. vitifolium*, *Ceiba trischistandra* (A.Gray) Bakh., *Simira ecuadorensis* (Standl.) Steyererm. y *Pithecellobium multiflorum* (Kunth) Benth. (en Angostura) y de *H. chrysanthus*, *C. vitifolium* y *S. ecuadorensis* (en Huarapal) confirma el carácter de BES de estas parcelas (Linares-Palomino et al. 2012) y coincide con las especies que definen los BES ecuatoriano-peruanos (Aguirre Mendoza et al. 2006). Consideramos que, para resolver adecuadamente estas relaciones más regionales y continentales, necesitamos analizar los datos de BES en Perú en un contexto más amplio, incluyendo no sólo datos de BES neotropicales, sino de los principales biomas boscosos del continente (Dexter et al. 2018).

1.B. BES costeros de Llanura

Se encuentran en la costa de los departamentos de Tumbes, Piura, Lambayeque, La Libertad e Ica, abarcando una superficie de 1.12% (1'452,575.98 ha) del territorio nacional, comprendidos entre el nivel del mar y los 500 m de altitud (La Torre-Cuadros & Linares-Palomino 2008; MINAM, 2018). Estos BES están expuestos a un clima semi-árido, que oscila entre los 75 y 180 mm de precipitación anual (SENAMHI-DRD 2021) y que puede variar por su fuerte relación con el fenómeno de El Niño. Durante el denominado Niño Costero en el 2017, en los meses de febrero a abril, la intensidad de precipitación aumentó drásticamente, alcanzando valores de 50 mm/h, causando severos daños a la población, pero beneficiando las dinámicas de regeneración de los bosques (Neyra & Olivares 2019). Es considerado como un ecosistema subárido caducifolio, homogéneo y extenso, tiene bajas densidades y riqueza de especies (6 especies con un DAP \geq 10 cm, por hectárea), donde los extremos

son áreas con presencia homogénea y dominante de *P. pallida*, o donde la densidad arbórea es tan baja que parece a una sabana arbórea.

Las especies más abundantes de este subgrupo se registraron en parcelas de La Menta (Rasal Sánchez et al. 2011) y fueron *C. lutea* (38 individuos), *B. graveolens* (22) y *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth (20), mientras las menos abundantes fueron *Beautempsia avicenniifolia* (Kunth) Gaudich., *C. scabridum*, *C. glabrata*, *Geoffroea striata* (Willd.) J.F.Macbr., *Schrebera americana* (Zahlbr.) Gilg y *Ximenia americana* L.

En las parcelas ubicadas en las localidades de Timbes (Piura) y Chaparrí (Lambayeque) la mayor abundancia también la tuvo *C. lutea* con 95 y 249 individuos, respectivamente. Distintas presiones humanas como la deforestación y el pastoreo explicarían la abundancia de esta especie (Linares-Palomino & Ponce-Alvarez 2009; Rasal Sánchez et al. 2011). En las llanuras costeras de Piura, la especie más frecuente fue *P. pallida*, que también fue monodominante en una de las parcelas (La Torre-Cuadros & Linares-Palomino 2008). Las familias más representativas de este subgrupo fueron leguminosas (34% del total de especies), Malvaceae-Bombacaceae (9%), Polygonaceae (5%), Bignoniaceae, Boraginaceae, Lauraceae, Capparaceae y Moraceae (4%) (Linares-Palomino 2005).

La distancia de más de 600 km entre los BES de la costa norte e Ica presenta una interrogante fitogeográfica interesante. La conexión florística es clara, indicada principalmente por la dominancia de *Prosopis* en ambas zonas. Las zonas de contacto intermedias que podrían explicar esta relación están dadas por los valles costeros y zonas adyacentes, donde se han registrado especies de *Prosopis* (Romo & Rosina 2012; Romo et al. 2015). Adicionalmente, evidencia arqueobotánica e histórica sugiere que los bosques de algarrobo en estos valles fueron más extensos y densos de lo que se observa actualmente (Beresford-Jones 2011; Beresford-Jones & Whaley 2022), lo que pudo haber favorecido el intercambio y migración de especies de BES.

2. Bosques estacionalmente secos Interandinos.

Linares-Palomino (2006) reconoció la presencia de estos BES en los valles del Marañón, Mantaro y Apurímac. Geográficamente, los valles del Mantaro y Apurímac se encuentran separados entre sí por 200 km de bosque húmedo de selva baja y separados del valle del Marañón por 600 km de montañas entre los 4000 m y 5000 m de altitud (Pennington et al. 2010). Debido a su aridez, que contrasta con los ecosistemas aledaños, y al aislamiento surgido por la elevación de la cordillera de los Andes durante el Plioceno-Mioceno (Pennington et al. 2010), los bosques de estos valles se extienden a manera de islas en un archipiélago. Esto genera que cada uno de estos valles presente composición florística, densidades de plantas y riqueza de especies particulares (Marcelo-Peña et al. 2016). Banda-Rodríguez et al. (2016), en su ejercicio de comparar los BES en un contexto neotropical, distinguieron dos grupos restrin-

gidos a los valles secos del Perú: BES de valles interandinos centrales y de la región del Apurímac-Mantaro. Nuestros análisis mostraron que los BES interandinos conformaron un grupo consolidado e identificable, una vez que se excluyen las parcelas del valle del río Apurímac (que distorsionaban los patrones pues se presentaban como entidades muy diferentes del resto de datos). Esto coincide con lo expuesto por Banda-Rodríguez et al. (2016), que mencionaban que los BES del Apurímac y del Mantaro poseían características que hacían difíciles clasificarlos inequívocamente. Reconocemos dos subgrupos de BES interandinos:

2.A. BES del Marañón-Mantaro

Los bosques de este sistema se distribuyen entre los 450 m y los 2200 m de altitud en los departamentos de Amazonas, Cajamarca, La Libertad y Huancavelica (Mantaro). El promedio anual de temperatura varía entre 25 y 28 °C, con una precipitación media anual de 550 mm en la zona septentrional (Amazonas), mientras que en la zona austral (Cajamarca), la temperatura oscila entre 28 y 34°C con precipitación media anual de 840 mm (Marcelo-Peña et al. 2019).

La flora tiene niveles de endemismo elevados, mayores al 33% del total de especies registradas (Marcelo-Peña et al. 2016). En algunos sectores del valle del Marañón las especies endémicas son abundantes e incluso dominantes, como es el caso de *B. pilleifera*, *B. altissima*, *E. mirabilis* y *Tetrasida chachapoyensis* (Baker f.) Fryxell & Fuertes. Una característica distintiva de este subgrupo es la dominancia de la familia Cactaceae (Marcelo-Peña et al. 2016).

Si bien este subgrupo está principalmente compuesto por parcelas de los BES en el valle del Marañón, también incluye una parcela de Huancavelica (HUV_Chiquiacc4). Esta parcela tiene valores similares de diversidad y abundancia a los registrados en el Marañón y su afinidad estaría determinada principalmente por la presencia de *A. colubrina* y *A. macracantha*.

Hasta hace poco, estos bosques carecían de esfuerzos formales de protección y conservación, a pesar del llamado de diversos autores (Banda-Rodríguez et al. 2016; Marcelo-Peña et al. 2016). Hay iniciativas de conservación que están revirtiendo la situación, como el Área de Conservación Regional (ACR) "Bosques Tropicales Estacionalmente Secos del Marañón" que se declaró en junio del 2018 (Decreto Supremo 006-2018-MINAM) o el ACR "Bosques secos del Marañón" declarada en mayo del 2021 (Decreto Supremo 007-2021-MINAM), y otras en proceso, principalmente privadas. A pesar de los altos valores de endemismo y de su carácter florístico distinto, que tiene paralelos en la diversidad y niveles de endemismo en anfibios, artrópodos, aves, mamíferos y reptiles (Guzman Valqui et al. 2021; Koch et al. 2018; Roncal-Rabanal et al. 2013), los niveles de protección aún son bajos, y solo el 1% del área de BES en el valle del Marañón está incluido en el Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SINANPE) (Guzman Valqui et al. 2021).

2.B. BES del Pampas

Estos bosques se ubican entre los 1845 m y los 2334 m de elevación en los departamentos de Ayacucho y Apurímac; e incluyen los valles secos en las cuencas de los ríos Apurímac, Pampas y Torobamba. La precipitación total anual varía entre los 800 – 1000 mm (Eduardo-Palomino et al. 2017).

El subgrupo del Pampas se diferencia de los otros BES interandinos por su bajo número de especies e individuos por unidad muestral. Esta situación sería un reflejo del pequeño tamaño de los fragmentos de bosque remanente, un indicador de la necesidad de su conservación.

Finalmente, discutimos brevemente las características de las cinco parcelas de los valles del Torobamba (Ayacucho) y Apurímac (Cusco) identificadas como valores atípicos y que fueron excluidas del análisis final. Las parcelas AYA_TOROBAMBA17, AYA_TOROBAMBA18, AYA_TOROBAMBA19 y AYA_Torobamba5 tuvieron solo tres a cuatro especies. Si bien consideramos a varias de ellas como típicas de los BES del sistema del Apurímac (Tabla 1), como *Vasconcellea quercifolia* A. St.-Hil., *E. vargasii* e *Ipomoea pauciflora* subsp. *vargasiana* (O'Donnell) McPherson (estas dos últimas incluso son endémicas de los valles secos del sistema del Apurímac), todas tuvieron densidades extremadamente bajas (1 – 5 individuos). Esta combinación de pocas especies y densidades bajas hace que los métodos multivariados no puedan establecer adecuadamente relaciones cuantitativas. Sin embargo, las consideramos a todas como parte de los BES interandinos del Pampas. El caso de la parcela CUZ_Wayronqa es diferente. Tuvo nueve especies, que en su mayoría no son típicas de los BES interandinos, cuatro de las cuáles sólo se registraron allí (unicados como *Abutilon peruvianum* (Lam.) Kearney y *Berberis humbertiana* J.F. Macbr.). Esta composición diferente hizo que los métodos multivariados la excluyeran.

3. Bosques estacionalmente secos Orientales.

Linares-Palomino (2004b) identificó a estos bosques como la subunidad de BES Orientales, en base a datos de dos parcelas de BES en Tarapoto. Hizo hincapié en su composición florística, reconocida como transicional y distante de los BES Pacífico-Ecuatoriales e Interandinos. Principalmente, porque estos BES están inmersos en la matriz de bosques más húmedos de la llanura amazónica y pre-montaña, pudiendo entonces contener especies que son típicas de estos ecosistemas. Más recientemente, Banda-Rodríguez et al. (2016) reconoció el grupo BES de Tarapoto-Quillabamba para el Perú (con subgrupos Orientales norte y Orientales sur). Este grupo, a pesar de que fue uno de los grupos con menor número de parcelas muestreadas y de los más pequeños en extensión del Neotrópico, registró 332 especies leñosas, superando a grupos como los BES costeros. Asimismo, presentó endemismos restringidos a Tarapoto (Bridgewater et al. 2003; Linares-Palomino 2004b). Nuestro análisis, ahora con más inventarios en regiones del norte, centro y sur, confirman este patrón florístico distintivo de los otros dos grupos de BES, y reconocemos tres subgrupos bien definidos.

3.A. BES orientales del Huallaga

Estos bosques se encuentran en el valle de la parte media del río Huallaga (departamento de San Martín) entre los 191 m hasta los 527 m de elevación, próximos a las ciudades de Tarapoto y Juanjuí (con precipitaciones medias anuales de 1164 mm y 1433 mm, respectivamente, y una temperatura promedio anual de 26 °C para ambas localidades) (SENAMHI-DRD 2021). García-Villacorta (2009) mostró que las familias con mayor riqueza de especies fueron Myrtaceae (14 especies) seguida de Fabaceae (12). Mientras que Annonaceae y Myrtaceae fueron las familias con mayor abundancia de individuos. Por otro lado, *M. bidentata* (conocida localmente como quiniella) fue el árbol más importante en la estructura de estos bosques, por el área basal que presentó. Sólo una especie del género *Coccoloba* (Polygonaceae) y *O. espiantana* (Annonaceae) estuvieron presentes en todos los sitios, mientras que 53 especies ocurrieron en un solo sitio. Adicionalmente a estas características florísticas, estos bosques también contienen comunidades de aves únicas y diversas (Vásquez-Arévalo et al. 2018) que confirman la definición de este subgrupo oriental. Sin embargo, estudios de las comunidades de mamíferos menores no encontraron especies endémicas o especialistas de BES y la mayoría de las especies registradas en los BES del Huallaga también ocurrieron en los bosques húmedos de llanura adyacentes (Ruelas & Pacheco 2021).

3.B. BES orientales del Tambo

Son BES en Satipo (departamento de Junín), dentro de la cuenca del Medio Ucayali. Presentan una precipitación media anual de 1757 mm y una temperatura media anual de 21.5 °C (ONERN 1976). Las especies más importantes que se registraron en un estudio florístico reciente fueron *P. davidsmithii*, *Cavanillesia umbellata* Ruiz & Pav., *Casearia gossypiosperma* Briq., *M. splendens*, *Ceiba insignis* (Kunth) P.E. Gibbs & Semir, *Aspidosperma cylindrocarpon* Müll. Arg., *Machaerium acutifolium* Vogel y *Luehea grandiflora* Mart., sólo *Trichilia reynelii* T.D. Penn. parece ser endémica de estos bosques y restringida al valle del Río Tambo (Marcelo-Peña 2017). Este autor indicó que estos BES presentan valores de riqueza de especies similares a otras formaciones de BES orientales, aunque resalta los bajos valores de endemismo, que pueden deberse a falta de conocimiento botánico de esta región.

3.C. BES orientales del Urubamba

Se ubican en la cuenca media del río Urubamba, Cusco, entre los 700 m y 1300 m de elevación. Según Huamantupa-Chuquimaco et al. (2017) las familias más comunes fueron Fabaceae (69 especies), Bignoniaceae (30), Moraceae (27), Apocynaceae (23) y Sapindaceae (22). Mientras que las cinco especies más abundantes fueron *A. punctatus* (142 individuos), *P. tubulosus* (122), *W. coccinea* (111), *A. neoulei* (106) y *A. colubrina* (95). El análisis fitogeográfico de estos BES sugirió que presentaban más similitudes con los bosques Chiquitanos de Bolivia que con otros BES peruanos (Huamantupa-Chuquimaco et al. 2017). Si bien nuestros análisis los reconocen como parte de un grupo homogéneo de BES

Orientales en el Perú, queda pendiente un análisis comparativo con otros BES y biomas neotropicales para dilucidar relaciones fitogeográficas a niveles continentales (Silva de Miranda et al. 2018). Huamantupa-Chuquimaco (2011) y Huamantupa-Chuquimaco et al. (2017) identificaron a su vez tres tipos de BES en toda la cuenca media del Urubamba: el bosque seco Sabanero, el bosque seco Amazónico y el bosque seco sub-Andino, indicando que de estos BES solo quedan remanentes (se estima que se ha perdido aproximadamente el 70% de la superficie original, I. Huamantupa-Chuquimaco, obs. pers.) y por lo tanto están fuertemente amenazados.

¿Bosques o sabanas estacionalmente secas en Chanchamayo?

La parcela de vegetación estacionalmente seca de Chanchamayo se encontró florísticamente distante a las demás muestras de BES en nuestro set de datos. No pudimos demostrar afinidad ni siquiera con el grupo de los BES orientales del Tambo, con los que esperábamos alguna relación debido a que todas estas parcelas se ubican dentro de la cuenca hidrográfica del río Perené (departamento de Junín). Esta parcela en Chanchamayo sería parte de unos relictos fragmentados de vegetación seca a aproximadamente 900 m de elevación y con suelo fuertemente ácido, ya descritas por Weberbauer en su mapa de vegetación del Perú (Weberbauer 1922). La parcela se encuentra en una región con precipitación anual de alrededor de 2000 mm/año. Si esta parcela está expuesta a estos niveles de precipitación escaparía a la definición de BES que usamos en este trabajo. Al igual que todos los BES orientales, está embebida en una matriz de vegetación de bosque húmedo tropical montano del valle de Chanchamayo, cuyos estratos premontano y montano nublado son florísticamente muy distintos, presentando solo un 3 – 5% y 1% de similitud, respectivamente (Antón & Reynel Rodríguez 2009; Palacios & Reynel Rodríguez 2011). Esta parcela solo compartió tres especies (*Allophylus floribundus* (Poepp.) Radlk., *Guazuma ulmifolia* Lam. y *Terminalia oblonga* (Ruiz & Pav.) Steud.), de un total de 28 registradas por Palacios y Reynel Rodríguez (2011), con las parcelas geográficamente próximas del subgrupo de BES Orientales del Tambo. De igual manera, solo compartió tres especies con las parcelas de los BES del Huallaga (*A. floribundus*, *Cecropia polystachya* Trécul y *Luehea paniculata* Mart.). Con las parcelas de los BES del Urubamba compartió siete especies, entre ellas *G. ulmifolia* y *L. paniculata*. Banda-Rodríguez et al. (2016) también reconocieron esta diferencia con los BES orientales y más bien indicaron las afinidades de la parcela de Chanchamayo con el grupo florístico de BES del Brasil Central (con más de la mitad de las 28 especies de Chanchamayo registradas también en Brasil). Este grupo se describió como un conjunto de pequeños parches dispersos de bosque caducifolio en áreas de suelo fértil, dentro del gran ecosistema de sabana del Cerrado.

Los ecosistemas estacionalmente secos dominados por pastos, conocidos como sabanas, y embebidos en la matriz de bosques húmedos del oriente peruano representan aún una incógnita fitogeográfica por resolver.

Las encontramos en el valle del río Urubamba (Cusco), al sur de Tarapoto (San Martín) y como fragmentos de pocas hectáreas de extensión en el valle de Chanchamayo (Junín). El reciente mapa de ecosistemas del Perú identifica a la vegetación seca en Chanchamayo como bosque basimontano de Yunga (MINAM 2018) (Fig. 4). Sin embargo, la vegetación seca del valle de Chanchamayo podría ser más bien considerada una sabana antes que un BES, como lo demostró Palacios (2017) al identificar una buena afinidad de esta zona con las sabanas del Cerrado. Adicionalmente, es posible que esta vegetación corresponda a un ecotono donde se mezclan especies del bosque premontano húmedo con especies del BES, con marcada

influencia antrópica por la intensa intervención humana que ha habido en el valle (Reynel Rodríguez 2012). Esto podría incluso ser un paralelo de lo que ocurre en el Gran Pajonal, donde lo que hoy vemos como pastizales a manera de sabana responde a una larga historia de conversión del bosque montano húmedo por ciclos repetidos de agricultura migratoria, quema e introducción de especies de pastos exóticas (Scott 2004). Consideramos necesaria una evaluación detallada de la diversidad y composición vegetal de las formaciones de BES y de sabanas secas en el Perú, y del grado de la influencia humana en formar y mantenerlas, para aclarar sus afinidades florísticas en el contexto nacional y neotropical.

Tipo de Ecosistemas – MINAM

- ZoAgri
- BMYun
- VegSec
- DeCost
- BBERAI
- BBYun
- BESLL
- BESCM
- BESI
- Zurb
- BESO
- BCAl
- MatAnd

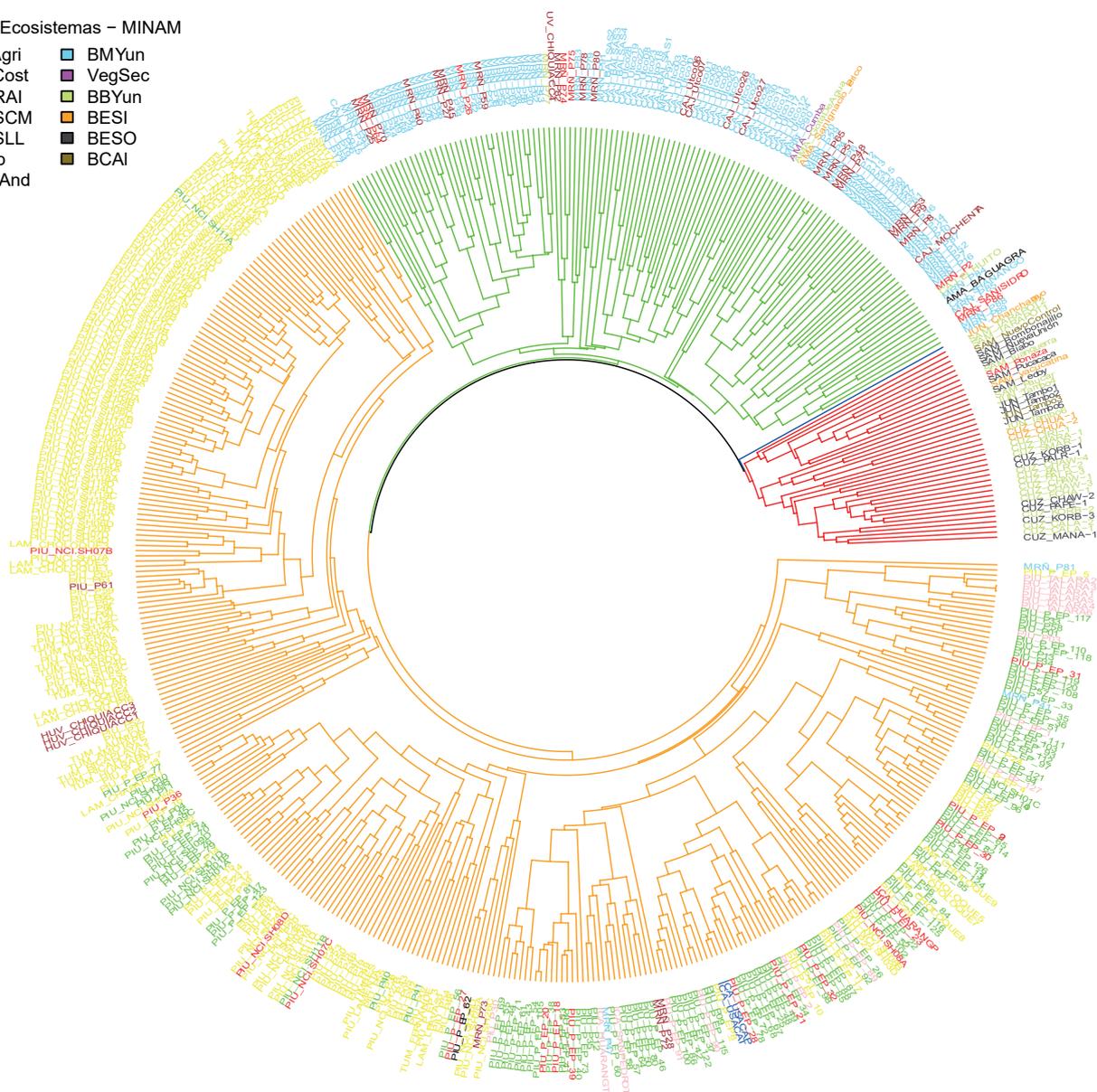


Figura 4: Contraste de la clasificación UPGMA de los BES del Perú (ramas del dendrograma, este estudio) con el mapa nacional de ecosistemas (MINAM, 2018, etiquetas del dendrograma). Los ecosistemas de BES identificados fueron: bosque estacionalmente seco de llanura (BESLL), bosque estacionalmente seco de colina y montaña (BESCM), bosque estacionalmente seco interandino (BESI), bosque estacionalmente seco oriental (BESO). Otros ecosistemas no identificados: desierto costero (DeCost), bosque relicto altoandino (BERAI), matorral andino (MatAnd), bosque montano de Yunga (BMYun), bosque basimontano de Yunga (BBYun), bosque de colina alta (BCAl). Identificamos también: vegetación secundaria (VegSec), zona agrícola (ZoAgri) y zona urbana (Zurb).

Correspondencia de la clasificación florística de los BES del Perú con el mapa de ecosistemas del Perú

El Mapa Nacional de Ecosistemas del Perú (MINAM 2018) identifica cinco ecosistemas que coinciden, en términos geográficos, con los tres grandes grupos de BES que reconocemos en este trabajo. Para los BES costeros diferencia los ecosistemas de bosque estacionalmente seco de colina y montaña, bosque estacionalmente seco de llanura y bosque estacionalmente seco ribereño (algarrobal). Para los BES interandinos reconoce un solo tipo de bosque estacionalmente seco interandino (en los valles del Marañón, Mantaro y Pampas-Apurímac), igual que para los BES orientales el bosque estacionalmen-

te seco oriental (en los valles del Huallaga, Ene-Perené y Urubamba). Ahora, ¿qué tan bien coinciden cada una de las parcelas que tenemos en BES con la delimitación geográfica de estos ecosistemas? Al mapear cada parcela sobre el mapa de ecosistemas (Figs. 4 y 5), en adición a parcelas que se ubicaron sobre un ecosistema definido como bosque estacionalmente seco (384 de 503 parcelas, 76.3%), tuvimos parcelas que según el mapa de ecosistemas fueron clasificadas como matorral andino (35 parcelas, 7%), zona agrícola (34 parcelas, 6.8%), vegetación secundaria (22 parcelas, 4.4%) y otros tipos de ecosistemas (28 parcelas en bosque tropical del pacífico, bosque de colina alta, desierto costero, pastizales/herbazales, bosque basimontano de yunga y zona urbana).

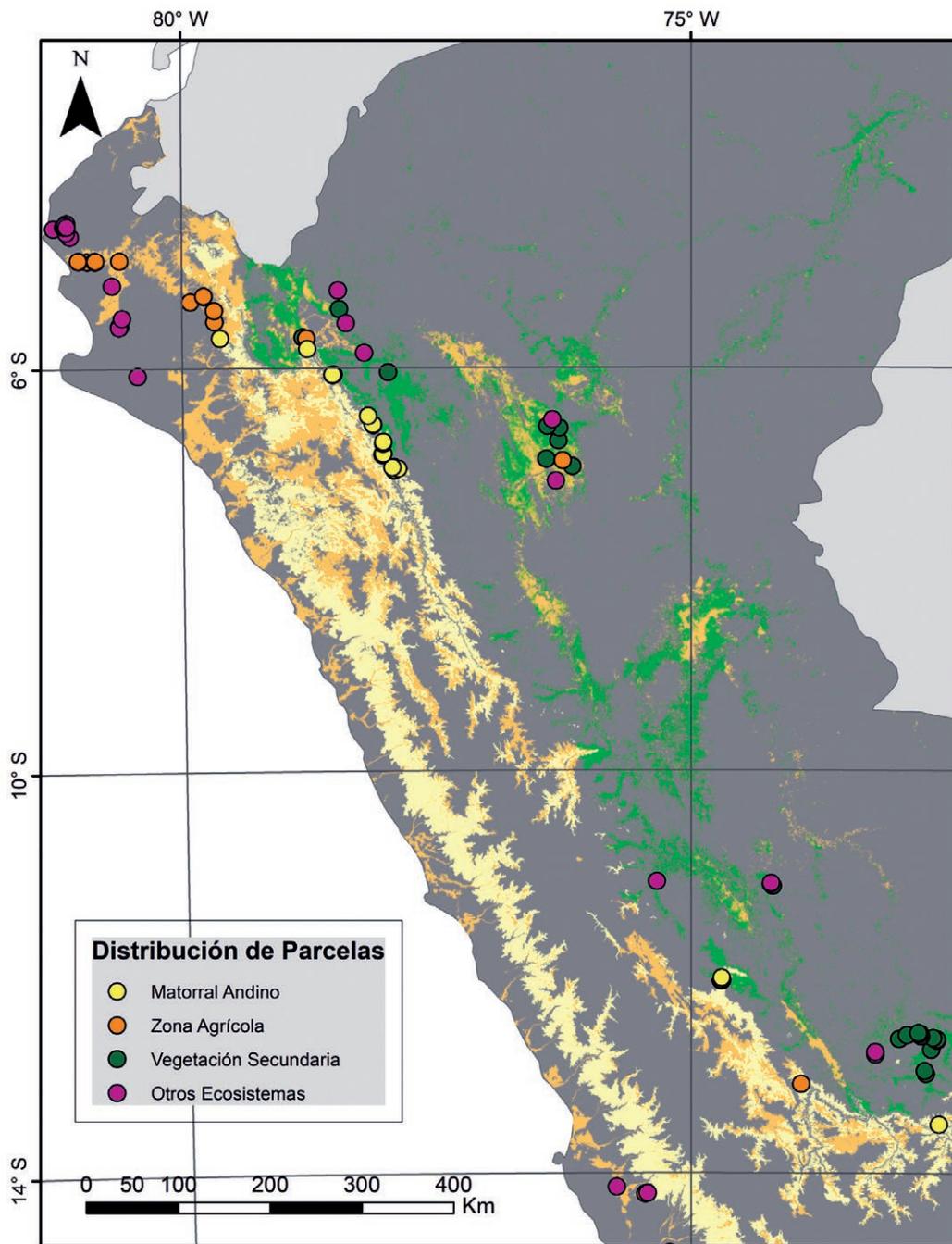


Figura 5: Distribución de parcelas que no fueron clasificadas como BES, según el mapa nacional de ecosistemas (MINAM, 2018).

Los BES costeros han pasado por un proceso dinámico de clasificación (La Torre-Cuadros & Linares-Palomino 2008) y la reciente elaboración del Mapa Nacional de Cobertura Vegetal del Perú (MINAM 2015), identificó siete formaciones vegetales de tipo bosque basándose en cuatro criterios y clasificándolas como bosque seco tipo sabana, bosque seco de piedemonte, bosque seco de lomada, bosque seco de colina baja, bosque seco de colina alta y bosque seco de montaña que se superponen con este tipo de BES. Cabe resaltar que algunas de las parcelas que tienen más tiempo de haber sido evaluadas, se han visto modificadas debido a cambios de uso de tierra en años más recientes. Algunas han cambiado drásticamente su cobertura, como parcelas en los bosques de Piura (16 parcelas) e Ica (1 parcela) que ahora forman parte de zonas agrícolas en el mapa de ecosistemas (MINAM 2018). Adicionalmente, una revisión de imágenes satelitales recientes (junio 2021) mostró que algunas de estas parcelas habrían pasado incluso a ser zona urbana debido a un proceso paulatino de invasión u ocupación por la población. De los tres departamentos que incluyen grandes extensiones de BES costeros, Piura es la región donde ha habido la mayor cantidad de parcelas que originalmente (al momento de su instalación e inventario) fueron consideradas como BES y que actualmente (a junio 2021) son consideradas zonas agrícolas.

Con respecto a las parcelas del subgrupo de BES costeros de llanura, solo el 46.4% (del total de 224 parcelas) coincidió con la clasificación del MINAM. Un 29.4% se clasificó como bosque estacionalmente seco de colina y montaña, el 10% como zona agrícola y el 13% de las parcelas fueron consideradas como otro ecosistema (8.9% como desierto costero, 3.1% matorral andino, 1.3% bosque estacionalmente seco interandino y 0.4% zona urbana). De las 120 parcelas incluidas en el subgrupo de BES Pacífico-Ecuatoriales de montaña, el 87.5% correspondió a la clasificación establecida por el MINAM. El resto de las parcelas fue considerado como bosque estacionalmente seco interandino (6.7%), matorral andino (3.3%), zona agrícola (1.7%) y bosque tropical del pacífico (0.8%).

Para el sistema Marañón-Mantaro, el 60% de las parcelas fue clasificado como bosque estacionalmente seco interandino, mientras que el 17.7% como matorral andino, el 3.1% como río (posiblemente por errores de geolocalización), 5.4% como otros ecosistemas y 5.4% como zona agrícola. Al 8.4% de las parcelas no se le asignó ningún ecosistema por errores de geolocalización. Por el lado del sistema del Pampas, solo una parcela fue catalogada como zona agrícola.

Solo el 36% (de un total de 39 parcelas) se reportan como ecosistema de bosque estacionalmente seco oriental. El 46% está considerado como vegetación secundaria, y las restantes han sido consideradas como bosque basimontano de yunga, bosque de colina alta y una se habría transformado en zona agrícola.

¿Cómo seguimos avanzando el conocimiento florístico de los BES en el Perú?

Los BES neotropicales vienen siendo usados por grupos humanos desde tiempos pre-incas (Hocquenghem

1998; Ugent & Ochoa 2006), han sido fuertemente modificados y reducidos a un porcentaje mínimo de lo que se estima que originalmente cubrían (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa 2010). Para los BES Pacífico-Ecuatoriales, incluyendo los BES del suroeste del Ecuador, se estimó que sólo queda el 30% de la extensión original (25% en Ecuador, 5% en Perú) (Escribano-Avila et al. 2017). Un estudio reciente en los BES del Ecuador mostró que solo en el periodo 1990 – 2018 se perdió más de un cuarto de la superficie que existía en 1990 (Rivas et al. 2020). Ante estos escenarios, es evidente que el panorama futuro de estos bosques es preocupante. En términos de completar nuestro conocimiento de la florística, las relaciones fitogeográficas y la ecología de estos bosques, consideramos necesario implementar estudios a largo plazo en parcelas permanentes. Esto nos permitirá entender la dinámica y cambios en la composición de la vegetación a mediano y largo plazo. Asimismo, creemos que es urgente entender las principales causas de degradación por grupo y subgrupo de BES; identificar los niveles de degradación, fragmentación y deforestación. Esto permitirá diseñar actividades de conservación y restauración específicas para cada tipo de BES, de manera similar como se ha hecho con la priorización de áreas para restauración de áreas degradadas (SERFOR 2019). Por último, es necesario contribuir a (y) extender los esfuerzos hechos por el Ministerio del Ambiente (MINAM, 2018) en cuanto al modelamiento de la distribución de los distintos grupos de BES del Perú, con fines de priorización de (nuevas) áreas de conservación y restauración de bosques degradados.

En términos de los grupos florísticos identificados, consideramos indispensable aumentar los esfuerzos de estudio en cada uno de los tres subgrupos de BES orientales. Ellos contienen a la fecha el menor esfuerzo de muestreo (38 parcelas), pero sus valores de densidad, diversidad, dominancia y especies únicas muestran que son formaciones vegetales muy particulares que son importantes conservar y seguir estudiando, ante un creciente impacto antropogénico que degrada sus áreas de manera constante. De la misma manera, aún no está resuelta la afinidad de los BES Interandinos en Huancaavelica y en el Apurímac. Necesitamos adicionar parcelas cuantitativas en cada una de estas zonas para conocer mejor la estructura y composición de su vegetación y así mejorar la resolución de sus relaciones florísticas.

Literatura citada

- Aguirre Mendoza Z, Linares-Palomino R, Kvist L. 2006. Especies leñosas y formaciones vegetales en los bosques estacionalmente secos de Ecuador y Perú. *Arnaldoa*. 13(2):324-350.
- Antón D, Reynel Rodríguez C. 2009. Relictos de bosques de excepcional diversidad en los Andes Centrales del Perú. Lima: ESERGRAF.
- Balvanera P, Castillo A, Martínez-Harms J. 2011. Ecosystem services in seasonally dry tropical forests. In: Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G, editors. *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Washington, DC: Island Press. p. 259-277.

- Banda-Rodríguez K, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Prado D, Pullan M, Quintana C, Riina R, Rodríguez M. GM et al. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*. 353(6306):1383-1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Becker M, Alvarez M, Heller G, Leparmarai P, Maina D, Malombe I, Bollig M, Vehrs H. 2016. Land-use changes and the invasion dynamics of shrubs in Baringo. *Journal of Eastern African Studies*. 10(1):111-129. <https://doi.org/10.1080/17531055.2016.1138664>
- Beresford-Jones D. 2011. *The lost woodlands of ancient Nasca*. Oxford: Oxford University Press.
- Beresford-Jones D, Whaley O. 2022. *Prosopis in the history of the coast of Peru*. In: Puppo MC, Felker P, editors. *Prosopis as a heat-tolerant nitrogen-fixing desert food legume*. London, UK: Academic Press. p. 95-103.
- Bridgewater S, Pennington R, Reynel Rodriguez C, Daza A, Pennington T. 2003. A preliminary floristic and phytogeographic analysis of the woody flora of seasonally dry forests in northern Peru. *Candollea*. 58(2):129-148.
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Depenthal J, Meitzner Yoder LS. 2018. Uso y conocimiento comunitario del algarrobo (*Prosopis pallida*) e implicaciones para la conservación del bosque seco peruano. *Revista de Ciencias Ambientales*. 52(1):49-70. <https://doi.org/10.15359/rca.52-1.3>
- Dexter KG, Pennington RT, Oliveira-Filho AT, Bueno ML, Silva de Miranda PL, Neves DM. 2018. Inserting Tropical Dry Forests Into the Discussion on Biome Transitions in the Tropics. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 6:104. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00104>
- DRYFLOR. 2012-. Latin American Seasonally Dry Tropical Forest Floristic Network website. <http://www.dryflor.info/>
- Eduardo-Palomino F, Chuquillanqui H, Najarro P, Linares-Palomino R. 2017. Contribución a la flora vascular y vegetación de los valles secos interandinos de los ríos Torobamba (Ayacucho) y Pampas (Apurímac), sur del Perú. *Ecología Aplicada*. 16(2):115-125. <https://doi.org/10.21704/rea.v16i2.1015>
- Escribano-Avila G, Cervera L, Ordóñez-Delgado L, Jara-Guerrero A, Amador L, Paladines B, Briceño J, Parés-Jiménez V, Lizcano DJ, Duncan DH et al. 2017. Biodiversity patterns and ecological processes in Neotropical dry forest: the need to connect research and management for long-term conservation. *Neotropical Biodiversity*. 3(1):107-116. <https://doi.org/10.1080/23766808.2017.1298495>
- Ferreya R. 1979. El algarrobal y manglar de la costa norte del Perú. *Boletín de Lima*. 1(1):1-7.
- Ferreya R. 1983. Los tipos de vegetación de la costa peruana. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 40(1):241-256.
- Ferreya R. 1996. Comunidades vegetales de la cuenca superior de los ríos: Maraón, Huallaga y Ucayali. Iquitos, Perú: Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP)
- Galili T. 2015. dendextend: an R package for visualizing, adjusting and comparing trees of hierarchical clustering. *Bioinformatics*. 31(22):3718-3720. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv428>
- García-Villacorta R. 2009. Diversidad, composición y estructura de un hábitat altamente amenazado: los bosques estacionalmente secos de Tarapoto, Perú. *Revista Peruana de Biología* 16(1):81-92. <https://doi.org/10.15381/rpb.v16i1.177>
- González P, Cano A, Särkinen T, Goodwin Z, Valencia N, Sachahuamán I, Marcelo-Peña JL. 2020. Las plantas comunes del bosque seco del Maraón: Biodiversidad para las comunidades locales. Lima: Paúl Henry González Arce (Editor).
- Gotelli NJ, Ellison AM. 2004. *A primer of Ecological Statistics*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Guzman Valqui BK, García-Bravo A, Allauja Salazar EE, Mejía Castillo IA, Torres Guzmán C, Oliva Cruz SM. 2021. Endemism of woody flora and tetrapod fauna, and conservation status of the inter-Andean seasonally dry tropical forest of the Maraón valley. *Global Ecology and Conservation*. 28:e01639. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01639>
- Henry L, Wickham H, Chang W. 2020. ggstance: Horizontal 'ggplot2' components. R package version 0.3.4. <https://CRAN.R-project.org/package=ggstance>
- Hocquenghem AM. 1998. *Para vencer la muerte*. Lima: Instituto Francés de Estudios Andinos.
- Huamantupa-Chuquimaco I. 2011. Árboles con uso maderero en el bosque tropical estacionalmente seco de la cuenca media del Urubamba, provincia de La Convención - Cusco. *Revista Queuña*. 4(1):29-37.
- Huamantupa-Chuquimaco I, Luza-Victorio MA, Linares-Palomino R, Molleapaza-Arispe E. 2017. Woody plant diversity in seasonally dry tropical forests of Urubamba basin, a threatened biodiversity hotspot in southern Peru. *Tropical Ecology* 58(3):1-16.
- Jacobson AP, Riggio J, M. Tait A, E. M. Baillie J. 2019. Global areas of low human impact ('Low Impact Areas') and fragmentation of the natural world. *Scientific Reports*. 9(1):14179. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50558-6>
- Kent M. 2012. *Vegetation Description and Data Analysis: A Practical Approach*. Oxford, UK: John Wiley & Sons.
- Koch C, Venegas PJ, Cruz RS, Böhme W. 2018. Annotated checklist and key to the species of amphibians and reptiles inhabiting the northern Peruvian dry forest along the Andean valley of the Maraón River and its tributaries. *Zootaxa*. 4385(1):1-101. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4385.1.1>
- La Torre-Cuadros MA, Linares-Palomino R. 2008. Mapas y clasificación de vegetación en ecosistemas estacionales: un análisis cuantitativo de los bosques secos de Piura. *Revista Peruana de Biología* 15(1):31-42. <https://doi.org/10.15381/rpb.v15i1.1668>
- Leal-Pinedo JM, Linares-Palomino R. 2005. Los bosques secos de la Reserva de Biosfera del Noroeste (Perú): diversidad arbórea y estado de conservación. *Caldasia*. 27(2):195-211. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/39298>
- Linares Palomino R, Huamantupa-Chuquimaco I, Marcelo-Peña J, Padrón Cedrés E, La Torre-Cuadros MdlA, Roncal-Rabanal M. 2021. Plot Metadata from "Los bosques tropicales estacionalmente secos del Perú: un re-análisis de sus patrones de diversidad y relaciones florísticas". Figshare. <https://doi.org/10.25573/data.15161523>

- Linares-Palomino R. 2004a. Los bosques tropicales estacionalmente secos: I. El concepto de los bosques secos en el Perú. *Arnaldoa*. 11(1):85-102.
- Linares-Palomino R. 2004b. Los bosques tropicales estacionalmente secos: II. Fitogeografía y composición florística. *Arnaldoa*. 11(1):103-138.
- Linares-Palomino R. 2005. Patrones de distribución espacial de árboles en un bosque estacionalmente seco del Parque Nacional Cerros de Amotape en el noroeste peruano. *Revista Peruana de Biología* 12(2):317-326. <https://doi.org/10.15381/rpb.v12i2.2405>
- Linares-Palomino R. 2006. Phytogeography and floristics of seasonally dry forests in Peru. In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA, editors. *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation*. Boca Raton, FL.: CRC Press. p. 257-279.
- Linares-Palomino R, García-Naranjo L, Cortez E, de Rutte J, Monzón-Ramos M, Pinedo-Alonso G. 2012. Estructura y florística en cuatro tipos de bosque estacionalmente seco de Tumbes, Perú. *Arnaldoa*. 19(1):47-56.
- Linares-Palomino R, Ponce Alvarez SI. 2005. Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Cerros de Amotape Cordillera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management* 209(3):261-272. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.003>
- Linares-Palomino R, Ponce-Alvarez SI. 2009. Structural patterns and floristics of a seasonally dry forest in Reserva Ecológica Chaparri, Lambayeque, Peru. *Tropical Ecology* 50(2):305-314.
- Marcelo-Peña J, Huamtupa-Chuquimaco I, Särkinen T, Tomazello M. 2016. Identifying conservation priority areas in the Marañón valley (Peru) based on floristic inventories. *Edinburgh Journal of Botany*. 73(1):95-123. <https://doi.org/10.1017/S0960428615000281>
- Marcelo-Peña JL. 2017. Diversidade florística, dendrologia e dendroecologia em florestas estacionais decíduas do Centro e Norte do Peru. [Tese de Doutorado]. [Piracicaba, Brazil]: Universidad de São Paulo. <https://doi.org/10.11606/T11.2017.tde-04082017-143653>
- Marcelo-Peña JL, Reynel Rodriguez C. 2014. Diversity patterns and floristic composition of permanent evaluative plots in the peruvian central forest. *Rodriguésia*. 65(1):35-47. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602014000100003>
- Marcelo-Peña JL, Santini L, Tomazello Filho M. 2019. Wood anatomy and growth rate of seasonally dry tropical forest trees in the Marañón River Valley, northern Peru. *Dendrochronologia*. 55:135-145. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.04.008>
- Ministerio del Ambiente. 2015. Mapa nacional de cobertura vegetal: Memoria Descriptiva. Lima, Perú: Ministerio del Ambiente.
- Ministerio del Ambiente. 2018. Mapa nacional de ecosistemas del Perú: Memoria Descriptiva. Lima, Perú.
- More A, Villegas P, Alzamora M. 2014. Piura, Áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad. Lima, Perú: Naturaleza & Cultura Internacional - PROFONANPE.
- Nelson HP, Devenish-Nelson ES, Rusk BL, Geary M, Lawrence AJ. 2020. A review of tropical dry forest ecosystem service research in the Caribbean – gaps and policy-implications. *Ecosystem Services*. 43:101095. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101095>
- Neyra D, Olivares A. 2019. Análisis hidrometeorológico de la cuenca del río Piura durante El Niño Costero 2017 [Tesis para optar el título de Ingeniero Civil]. [Piura, Peru]: Universidad de Piura. <https://hdl.handle.net/11042/4161>
- Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales. 1976. Mapa ecológico del Perú, Guía Explicativa. Lima, Perú.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solyomos P et al. 2017. *vegan: community ecology package*. R package version 2.4-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Palacios S. 2017. Dinámica forestal de una formación vegetal subxerófila en el valle Chanchamayo, Dpto. Junín - Perú [Tesis para optar el grado de Magister Scientiae en Conservación de Recursos Forestales]. [Lima, Peru]: Universidad Nacional Agraria La Molina.
- Palacios S, Reynel Rodriguez C. 2011. Una formación vegetal subxerófila en el Valle de Chanchamayo, Departamento de Junín. Lima: Bellido Ediciones EIRL.
- Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40:437-457. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>
- Pennington RT, Lavin M, Särkinen T, Lewis GP, Klitgaard BB, Hughes CE. 2010. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 107(31):13783-13787. <https://doi.org/10.1073/pnas.1001317107>
- Pennington RT, Lehmann CER, Rowland LM. 2018. Tropical savannas and dry forests. *Curr Biol*. 28(9):R541-R545. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.014>
- Poeppig E. 2003. Viaje al Perú y al río Amazonas 1827-1832. Iquitos, Perú: CETA.
- Portillo-Quintero CA, Sánchez-Azofeifa GA. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol Conserv*. 143(1):144-155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
- QGIS Development Team. 2020. QGIS Geographic Information System. QGIS Association.
- Quensen J. 2018. *ggordiplots: Make ggplot versions of vegan's ordiplots*. R package version 0.3.0. <http://github.com/jq3/ggordiplots>
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rasal Sánchez M, Troncos Castro J, Lizano Durán C, Parihuamán Granda O, Quevedo Calle D, Rojas Idrogo C, Delgado Paredes GE. 2011. Características edáficas y composición florística del bosque estacionalmente seco la menta y timbes, Región Piura, Perú. *Ecología Aplicada*. 10(2):61-74. <https://doi.org/10.21704/rea.v10i1-2.414>
- Reynel Rodriguez C. 2012. Contexto físico y biológico del Bosque Puyu Sacha. In: Reynel Rodriguez C, editor. *Flora y fauna del bosque montano nublado Puyu Sacha*. Lima, Perú: Bellido Ediciones EIRL. p. 5-13.
- Rivas CA, Navarro-Cerillo RM, Johnston JC, Guerrero-Casado J. 2020. Dry forest is more threatened but less protected than evergreen forest in Ecuador's coastal region. *Environ Conserv*. 47(2):79-83. <https://doi.org/10.1017/S0376892920000077>

- Romo M, Rosina M. 2012. Composición florística Del hábitat De La Cortarrama Peruana (*Phytotoma Raimondii*). *Revista Peruana de Biología* 19(3):261-265. <https://doi.org/10.15381/rpb.v19i3.1003>
- Romo M, Rosina M, Flanagan J, Pollack L, Franke I. 2015. Escasa Presencia Y Grave Amenaza Para El "cortarramas peruano", *Phytotoma Raimondii*. *Revista Peruana de Biología* 22(2):213-224. <https://doi.org/10.15381/rpb.v22i2.11355>
- Roncal-Rabanal M, Díaz-Mori D, Roncal-Alcántara C, Rabanal-Díaz W. 2013. Huaycabamba: Riqueza biológica del Marañón. Cajamarca: Universidad Nacional de Cajamarca.
- Ruelas D, Pacheco V. 2021. Small mammals from the seasonally dry tropical forests of the Huallaga river basin and new records for San Martín department, Peru. *Check List* 17(3):877-894. <https://doi.org/10.15560/17.3.877>
- Schauberger P, Walker A. 2020. openxlsx: Read, write and edit xlsx files. R package version 4.1.5. <https://CRAN.R-project.org/package=openxlsx>
- Scott GAJ. 2004. The role of introduced forage species in sustainable cattle-pasture development in the Gran Pajonal, Amazonian Peru. In: Kuly M, Lehr JC, Selwood J, editors. *Prairie Perspectives: Geographical Essays*. Winnipeg, Manitoba, Canada: University of Winnipeg. p. 155-166.
- SENAMHI-DRD. 2021. Datos hidrometeorológicos a nivel nacional. <https://www.senamhi.gob.pe/?p=estaciones>
- SERFOR. 2019. Restauración de Paisajes en el Perú: Sitios prioritarios y evaluación de oportunidades. Lima: Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR).
- Silva de Miranda PL, Oliveira-Filho AT, Pennington RT, Neves DM, Baker TR, Dexter KG. 2018. Using tree species inventories to map biomes and assess their climatic overlaps in lowland tropical South America. *Global Ecology and Biogeography* 27(8):899-912. <https://doi.org/10.1111/geb.12749>
- Stan K, Sanchez-Azofeifa A. 2019. Tropical dry forest diversity, climatic response, and resilience in a changing climate. *Forests*. 10(5):443. <https://doi.org/10.3390/f10050443>
- Ugent D, Ochoa CM. 2006. La Etnobotánica del Perú. Desde la Prehistoria al Presente. Lima, Perú: Consejo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación Tecnológica.
- Vásquez-Arévalo FA, Grández-Casado JA, Muñoz-Pizango GE, García-Villacorta R, Gagliardi-Urrutia G. 2018. Bird diversity in the seasonally dry forests of central Huallaga, Peru. *Cotinga*. (40):31-43.
- Wang L-G, Lam TT-Y, Xu S, Dai Z, Zhou L, Feng T, Guo P, Dunn CW, Jones BR, Bradley T et al. 2019. Treeio: An R package for phylogenetic tree input and output with richly annotated and associated data. *Molecular Biology and Evolution* 37(2):599-603. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz240>
- Weberbauer A. 1922. Die Vegetationskarte der peruanischen Anden zwischen 5° und 17°S. *Petermanns Geographische Mitteilungen*. (68):89-91.
- Weberbauer A. 1945. El mundo vegetal de los andes peruanos. Lima, Peru: Ministerio de Agricultura.
- Wickham H, Averick M, Bryan J, Chang W, McGowan LDA, François R, Grolemund G, Hayes A, Henry L, Hester J. 2019. Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*. 4(43):1686.
- Wilke CO. 2019. cowplot: Streamlined plot theme and plot annotations for 'ggplot2'. R package version 1.0.0. <https://CRAN.R-project.org/package=cowplot>
- Yu G. 2020a. tidytree: A Tidy tool for phylogenetic tree data manipulation. R package version 0.3.3. <https://CRAN.R-project.org/package=tidytree>
- Yu G. 2020b. Using ggtree to visualize data on tree-like structures. *Current Protocols in Bioinformatics*. 69(1):e96. <https://doi.org/10.1002/cpbi.96>

Agradecimientos / Acknowledgments:

Agradecemos a Blanca León y a dos revisores anónimos por sus sugerencias y comentarios en versiones previas de este trabajo. MALTC agradece al equipo de trabajo de la División de Manejo de Recursos Naturales del Centro Internacional de la Papa por el apoyo logístico y a S. Montero, T. Álvarez y L. Criollo que asistieron en el trabajo de campo.

Conflicto de intereses / Competing interests:

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Rol de los autores / Authors Roles:

RL: Conceptualización; Metodología; Validación; Análisis formal; Escritura-Preparación del borrador original; Redacción-revisión y edición; Visualización.

IH: Investigación; Redacción: revisión y edición.

JM: Investigación; Redacción: revisión y edición.

EP: Investigación; Redacción: revisión y edición.

ML: Investigación; Redacción: revisión y edición.

MR: Investigación; Redacción: revisión y edición.

NC: Análisis formal; Curación de datos; Escritura- Preparación del borrador original; Redacción-revisión y edición; Visualización.

LC: Análisis formal; Curación de datos; Escritura- Preparación del borrador original; Redacción-revisión y edición; Visualización.

RE: Análisis formal; Curación de datos; Escritura- Preparación del borrador original; Redacción-revisión y edición; Visualización.

NV: Análisis formal; Curación de datos; Escritura- Preparación del borrador original; Redacción-revisión y edición; Visualización.

Fuentes de financiamiento / Funding:

La Red Latinoamericana para el estudio y conservación del Bosque Tropical Estacionalmente Seco (DRYFLOR) fue financiada por Leverhulme Trust International Network y el Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Redes Temáticas (CYTED).

MALTC agradece financiamiento recibido de la División de Manejo de Recursos Naturales del Centro Internacional de la Papa. MRR recibió financiamiento de FINCYT para estudios de doctorado.

JLMP agradece financiamiento recibido de PROCENCIA, proyecto 147-2020.

Aspectos éticos / legales; Ethics / legals:

Los autores declaran no haber violado u omitido normas éticas o legales al realizar la investigación y esta obra.

Material Suplementario 1

IA-MAR vs COS-MON	ava	avb	average	cumsum	average	cumsum
Prosopallid	2.2	29.3	10.1	10.1	0.1	0.1
Brownipillei	17.8	4.3	7.4	17.5	0.1	0.2
Acaciamacrac	5.8	13.8	7.0	24.5	0.1	0.3
Cordialutea	2.0	17.7	6.8	31.3	0.1	0.3
Acaciaaroma	5.4	0.6	3.3	34.6	0.0	0.4
Eriothruizii	2.7	5.1	2.3	36.9	0.0	0.4
Brownialtiss	24.3	0.0	2.2	39.2	0.0	0.4
Colicoscabri	1.4	3.5	2.1	41.3	0.0	0.4
Espostmirabi	7.7	0.8	2.0	43.3	0.0	0.4
Bursergraveo	2.1	2.1	1.9	45.1	0.0	0.5
Armatorauhi	4.8	1.7	1.8	46.9	0.0	0.5
Parkinpraeco	3.0	0.8	1.7	48.6	0.0	0.5
Cynophflexuo	9.5	0.4	1.7	50.3	0.0	0.5
Caesalglabra	0.2	2.8	1.5	51.7	0.0	0.5
Loxopthuasan	0.9	1.8	1.5	53.2	0.0	0.5
Crotonalnifo	2.8	0.0	1.4	54.6	0.0	0.6
Cordiaiguagu	6.8	0.0	1.4	56.0	0.0	0.6
Ipomoecarnea	0.2	2.4	1.3	57.3	0.0	0.6
Alternporrig	1.8	0.0	1.1	58.5	0.0	0.6
Lantanreptan	2.1	0.0	1.1	59.6	0.0	0.6
COS-MON vs IA-PAM	ava	avb	average	cumsum	average	cumsum
Prosopallid1	29.3	0.0	7.9	7.9	0.1	0.1
Cordialutea1	17.7	0.0	5.5	13.4	0.1	0.1
Acaciamacrac1	13.8	0.0	4.8	18.2	0.0	0.2
Pentapdavids	0.0	6.7	3.7	21.9	0.0	0.2
Myrciasplend	0.0	7.0	3.4	25.4	0.0	0.3
Heterointerm	0.0	15.1	3.2	28.5	0.0	0.3
Piptadpteroc	0.0	4.1	2.0	30.6	0.0	0.3
Handroincanu	0.0	3.3	1.9	32.4	0.0	0.3
Machaeacutif	0.0	3.6	1.8	34.2	0.0	0.3
Caseargossyp	0.0	3.6	1.8	36.0	0.0	0.4
Eugeniobovat	0.0	3.7	1.7	37.7	0.0	0.4
Physocscaber	0.0	8.3	1.7	39.5	0.0	0.4
Trichireynel	0.0	3.6	1.7	41.2	0.0	0.4
Eriothruizii1	5.1	0.0	1.6	42.8	0.0	0.4
Sapiumglandu	0.0	7.7	1.6	44.4	0.0	0.4
Trichipleean	0.0	3.1	1.5	45.9	0.0	0.5
Cavaniumbell	0.0	2.7	1.5	47.5	0.0	0.5
Colicoscabri1	3.5	0.0	1.5	48.9	0.0	0.5
Aspidonitidu	0.0	3.0	1.5	50.4	0.0	0.5
Ceibainsign	0.0	2.7	1.5	51.9	0.0	0.5

