

LE PROJET SCIENTIFIQUE

EXPÉDITION SCIENTIFIQUE « CERRO BLANCO 2017 »

KARST TROPICAL ANDINO-AMAZONIEN DU PÉROU

EN HOMMAGE À JEAN CHRISTOPHE PINTAUD

Angel Rodriguez, Carmen Garcia, Diana Silva, Fabrice Duponchelle, James Apaéstegui, Jean Christophe Pintaud, Jean Loup Guyot, Jean Sébastien Moquet, Jean Yves Bigot, Josyane Ronchail, Kember Mejia, Marc Pouilly, Michel Sauvain, Naomi Mazzilli, Olivier Fabre, Patrice Baby, Rina Ramirez, Victor Pacheco, Xavier Robert

Synthèse finale par Xavier Robert

Introduction

Au Pérou, l'année 2017 est une année importante pour la représentation IRD au Pérou car elle y fête ses 50 ans de présence. Afin de marquer cette date, Jean Loup Guyot (représentant IRD au Pérou) et moi-même décidons d'organiser et de coordonner une expédition scientifique pluridisciplinaire autour du karst tropical de l'Alto Mayo dans le nord du Pérou. L'idée est d'agrèger différentes communautés scientifiques qui n'interagissent pas (ou peu) entre elles habituellement, et évidemment d'impliquer le maximum de partenaires péruviens à cette aventure. Mais pour cela, même si les coûts sont minimes, nous devons trouver des financements, ce qui nous a poussé à écrire le projet scientifique synthétique suivant qui décrit les différents objectifs de cette expédition scientifique.

Jean Christophe Pintaud

Jean Christophe était un chercheur en Biologie de l'IRD, expatrié au Pérou, et un des rares spécialistes mondiaux de la biologie des palmiers et de leurs populations. Suite à ses travaux sur les palmiers à la frontière entre Andes et Amazonie, il avait émis l'idée que les karsts tropicaux andino-amazoniens jouent le rôle d'une machine à spéciation. En conséquence, il avait été le moteur initial pour développer un projet de recherche pluridisciplinaire (biologie, géologie, climatologie, hydrologie et archéologique) sur cette thématique. Malheureusement, il a disparu le 10 août 2015, et n'a pu mener à bien ce projet novateur et fédérateur au sein des équipes IRDiennes andines.

C'est pourquoi, en hommage à Jean Christophe, nous proposons ici de reprendre son idée de « Karst, moteur de la spéciation » et de proposer une expédition scientifique pluridisciplinaire dans le cadre des 50 ans de l'IRD au Pérou.

Contexte

Les formations karstiques tropicales forment des isolats de plus ou moins grande taille, caractérisés par une dynamique tectonique et biogéochimique complexe créant une grande diversité de milieux très originaux, propices au développement d'une riche biodiversité et d'un endémisme élevé. De plus, ces milieux possèdent diverses caractéristiques qui en font d'excellents enregistreurs des variations climatiques, de

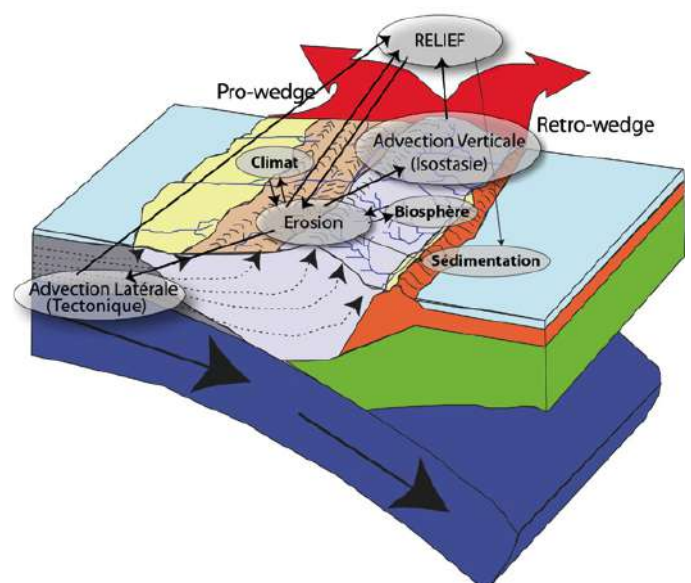


Figure 1 : Relations entre les processus tectoniques, évolution du Relief, évolution du climat et évolution de la biosphère (Modifié d'après Ehlers et al., 2006)

couvert végétal et des événements tectoniques. Il s'agit pour ces raisons d'un objet d'étude privilégié des interactions entre géodynamique, climat et évolution biologique.

Cette thématique a été particulièrement développée à l'IRD avec une approche multidisciplinaire en Nouvelle Guinée (UMR ISEM et partenaires : expéditions Lengguru 2010 et 2014) et parallèlement en Amérique du Sud (en particulier Pérou et Bolivie) pour les aspects géologiques et hydrologiques (UMR GET). Ces acquis incitent à impulser un grand programme d'étude comparative des karsts tropicaux à l'IRD en regroupant ces différentes initiatives incluant le développement d'interactions Sud-Sud entre les partenaires des différentes régions du monde (Pérou, Brésil, Indonésie en particulier).



Figure 2 : Localisation du Cerro Blanco, zone d'étude

Composantes de recherche envisagées

1. Fonctionnement actuel et histoire géologique du massif karstique

Le fonctionnement actuel des systèmes karstiques est abordé par un ensemble d'études climatologiques, hydrologiques et géochimiques, tandis que la dynamique sur le temps long est abordée sous l'angle de l'évolution du climat (paléoclimat) et du relief (UMR IRD : GET, LOCEAN, HSM, ISTerre - Partenaires péruviens : IGP, INGEMMET, SENAMHI, UNALM, PERUPETRO, IIAP). Partenaire brésilien : UnB.

1.1. Fonctionnement actuel des karsts du Nord Pérou

Bien que les affleurements de carbonates n'occupent que près de 12 % des surfaces continentales (Ford & Williams, 2007), ces milieux, et en particulier lorsqu'ils sont karstifiés, possèdent un rôle fondamental tant en terme de ressource hydrique pour les populations locales que dans le cycle des éléments continentaux. En effet, du fait de leur forte solubilité, ces lithologies carbonatées jouent un rôle majeur à la fois dans les flux de transferts de CO_2 entre l'atmosphère et la zone critique (Liu & Zhao, 2000 ; Gaillardet et al., 1999 ; Munhoven, 2002; Amiotte-Suchet et al., 2003 ; Hartmann et al., 2009 ; Beaulieu et al., 2011), dans la détermination des conditions de vie (conditions physico-chimiques et sources de nutriments) des cours d'eau et dans les bilans d'exportation de matières dissoutes vers les océans

(Meybeck, 2003). Ce rôle est particulièrement vérifié dans le contexte du bassin de l'Amazonie au sein duquel l'altération des carbonates, essentiellement concentrés dans les Andes Péruviennes, contribue à plus de 35 % des flux de matières dissoutes exportés par le bassin et à 4-10 % des flux de consommation de CO_2 liés à l'altération des carbonates à l'échelle globale (Moquet et al., 2011). Bien que ces milieux en zone tropicale soient particulièrement actifs du fait des fortes précipitations qu'ils subissent, ces régions du globe sont peu étudiées. Le présent projet étudie la réponse hydrologique locale et géochimique régionale des karsts tropicaux andins du versant Amazonien du Nord-Pérou face aux changements climatiques.

Nous étudions le fonctionnement hydrodynamique et hydrochimique actuel des massifs karstiques de la région Andino-Amazonienne via la réponse aux principaux exutoires (résurgences) des événements pluvieux. Dans le cadre d'une action incitative inter Systèmes d'Observation (SO HYBAM et SO KARST), quatre résurgences du piedmont amazonien (Aguas Claras, Palestina, Tioyacu et Rio Negro) ont été équipées de capteurs pour un suivi en continu de l'hydrologie et de paramètres physico-chimiques. Ce dispositif, complété par un échantillonnage régulier avec analyse des caractéristiques chimiques et isotopiques, permettra de connaître les apports en eau et en nutriments des karsts andins à l'Amazonie, d'évaluer les vitesses d'altération des séries carbonatées de la chaîne andine, et d'estimer les quantités de CO_2 atmosphérique séquestrées par cette altération.

En particulier, nous mesurerons la composition isotopique de l'oxygène, de l'hydrogène, du carbone isotopique dissout (DIC) et du Sr dans les eaux karstiques à la résurgence, dans les eaux de surface locales et dans l'eau de pluie. Ces mesures permettront de déterminer la provenance des eaux à la résurgence et dans le système (part de l'eau de pluie météoritique et des eaux profondes). Ces études de provenance permettront d'identifier les différents réservoirs des eaux alimentant le Karst, de discuter l'éventuel compartimentalisation des réservoirs karstiques et les mélanges possibles. Ces mesures seront effectuées au laboratoire de Géochronologie de l'Université de Brasilia par spectrométrie de masse Delta plus sur isotopes stables (O, H et DIC) et Neptune (Sr).

1.2. Fonctionnement passé et paléoclimat

L'évolution du climat est actuellement l'une des préoccupations majeures des milieux scientifiques et politiques. En effet, ses fluctuations ont souvent fortement influencé, voir déterminé le cours des civilisations. Mais son évolution temporelle régionalement à localement reste discutée dans de nombreuses régions du globe, comme la zone de transition Amazonie- Andes.

L'utilisation des spéléothèmes (stalagmites des grottes) en tant qu'archive climatique a fait l'objet d'un intérêt grandissant due au fait que (i) à l'intérieur des grottes, ils sont protégées de la plupart des facteurs érosifs et sont peu sensibles à la plupart des processus post-dépôt ; (ii) ils peuvent être datées directement par des méthodes radiométriques de très haute précision (U/Th) jusqu'à environ 500 ka ; (iii) ils peuvent fournir des informations à très haute résolution temporelle, puisque leurs lamines peuvent se déposer saisonnièrement ; et (iv) les mécanismes de croissance des spéléothèmes sont sensibles aux conditions de surface (précipitation et température), contrôlées par les fluctuations climatiques et enregistrent aussi bien les changements à long terme qu'à court terme ainsi que les événements extrêmes.

Nous interrogerons ces archives climatiques par mesure des variations des rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) enregistrées dans les spéléothèmes au cours de leur croissance. En effet, ces rapports isotopiques fluctuent notamment en

fonction de la température, des précipitations (quantité, origine, masse d'air, etc.) de l'activité et du type de végétation et associés à la mesure d'éléments majeurs et traces, ils permettent de tracer les processus hydrologiques locaux. Même s'ils ne procurent pas, pour l'instant, de données quantitatives du climat (température, pluviosité), les spéléothèmes constituent l'un des rares supports susceptible de fournir des informations sur la variabilité locale et régionale du climat avec une haute résolution temporelle, notamment durant le dernier interglaciaire avec un focus sur le dernier millénaire, la période récente avec le stade 5 (125 000 ans).

1.3. Géomorphologie karstique

Le massif de l'Alto Mayo, massif karstique de la région nord Andino-Amazonienne, est bordé à l'ouest par des hauts plateaux drainés par des rivières coulant sur des roches imperméables qui disparaissent vers 3270 m d'altitude dans des pertes au contact du calcaire. Il est probable que ces eaux réapparaissent à l'altitude de 870 m dans la plaine de Rioja, distante d'environ 25 km, au niveau des résurgences karstiques instrumentées pour leur suivi hydrologique. La compréhension des écoulements actuels à travers ce karst passe par l'exploration des réseaux souterrains et par son étude géomorphologique (géométrie, organisation). Or, malgré l'assiduité des expéditions spéléologiques (en 2003, 2008, puis de 2013 à 2016 ; <http://cuevasdelperu.org/san-martin-rioja/>), l'exploration du massif et des cavités s'est toujours cantonnée à la bordure est du massif, à proximité immédiate de la plaine de Rioja. En effet, les phénomènes karstiques situés plus à l'ouest à l'intérieur du massif restent, pour des raisons logistiques, difficilement accessibles.

L'intérêt du karst de l'Alto Mayo réside dans la palette variée des cavités qui va des pertes d'altitude sur les reliefs aux émergences de la plaine de Rioja. Toutes les cavités explorées présentent des profils en long caractéristiques de leur fonctionnement : toujours quasi-horizontaux dans les zones de résurgence proches du niveau de base local et souvent subverticaux dans les parties hautes du massif. Cette géométrie des réseaux semble contrôlée, à l'amont, par la lithologie et la structure géologique de l'encaissant calcaire et, à l'aval, par le niveau de base régional de la plaine de Rioja.

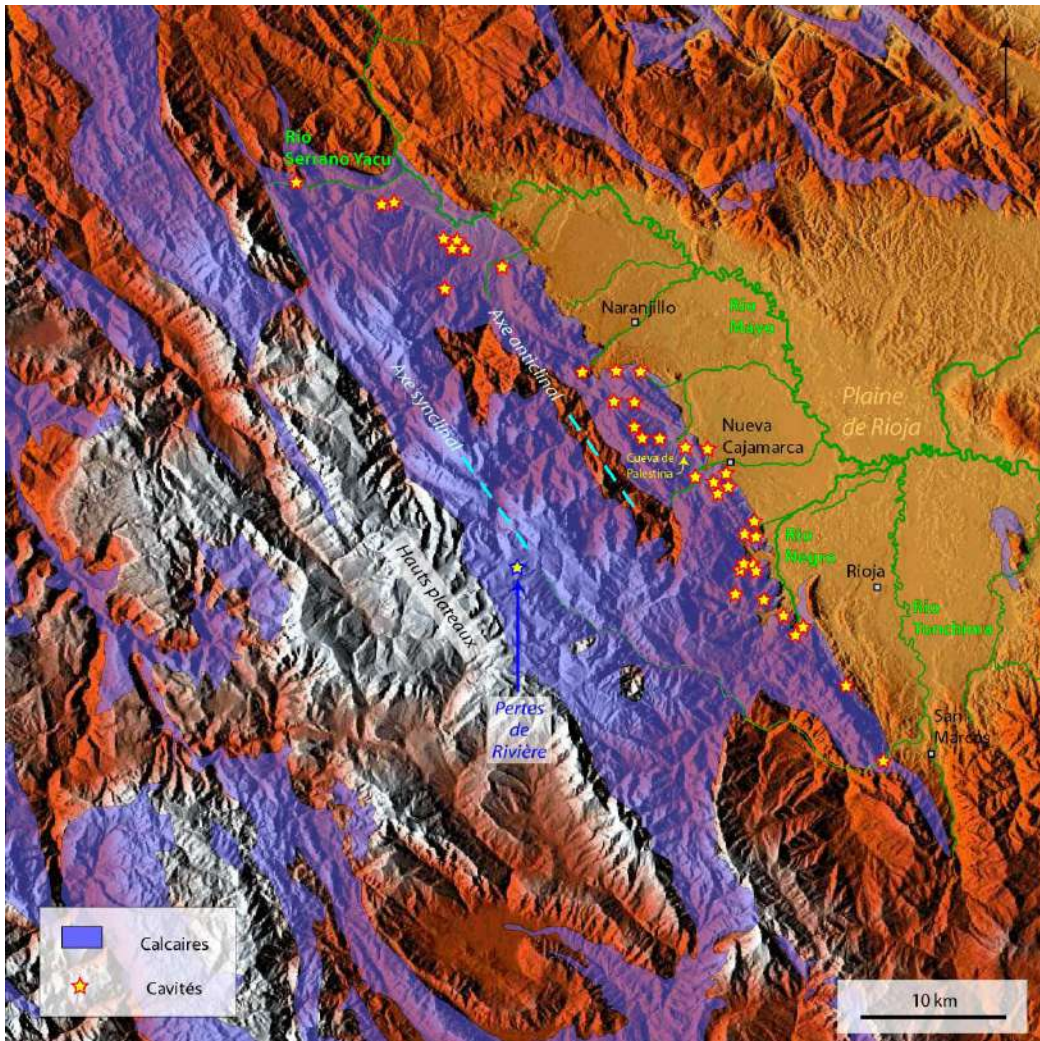


Figure 1 : Géologie et hydrologie simplifiée des massifs karstiques de la région nord Andino-Amazonienne

En marge des caractéristiques géomorphologiques propres aux cavités karstiques, l'étagement des réseaux offre une approche plus dynamique du karst. En effet, l'étude de l'étagement des réseaux devrait permettre de fournir des données précieuses sur l'orogénèse andine, grâce à la position altitudinale des cavités fossiles, marqueurs d'anciens niveaux de base. Les morphologies pariétales et les remplissages piégés dans les grottes permettront de caractériser les flux et bien sûr de dater le dépôt des sédiments.

1.4. Evolution des reliefs et sismicité

Les régions karstiques du Nord-Pérou se développent sur le flanc est de la Cordillère Orientale andine qui est structuré par un système de failles chevauchantes complexe responsable de la surrection de reliefs antiformaux d'échelle régionale (Eude et al., 2015). Ces failles sont toujours actives comme l'atteste l'important nid de sismicité de la région de Rioja-Moyabamba, où l'anticlinal du Cerro Blanco renferme un karst en surrection qui s'est développé dans

des calcaires triasiques sur plus de 2000 m de dénivelé. Les failles associées à cet anticlinal présentent une histoire sismique d'évènements superficiels d'une magnitude moyenne de 6.0 ML, d'intensités de III-IV (MM) dans l'échelle de Mercalli et de profondeur superficielle (séismes de 1927, 1968, 1990, 1991 et 2005 ; voir catalogue IGP). En 1990-1991, deux séismes de magnitudes 6.2 et 6.4 associés au système de failles de Rioja et Moyobamba ont provoqué de nombreux dommages avec des pertes en vies humaines et matérielles (Tavera, 2005).

Un de nos objectifs est d'étudier le karst comme enregistreur géodynamique, en utilisant des marqueurs tels que les spéléothèmes et les sédiments allogènes piégés dans les cavités à différentes périodes de leur histoire. Ces marqueurs ont déjà été validés comme d'intéressants enregistreurs des activités climatiques et tectoniques pour des échelles de temps de quelques ka à 1-2 Ma (paléoclimat, effet sismo-tectonique, surrection tectonique ; Gilli et al., 2005 ; Cheng et al., 2013 ; Laureano & Karman, 2013). Ils constituent un domaine de recherche frontière avec un grand potentiel

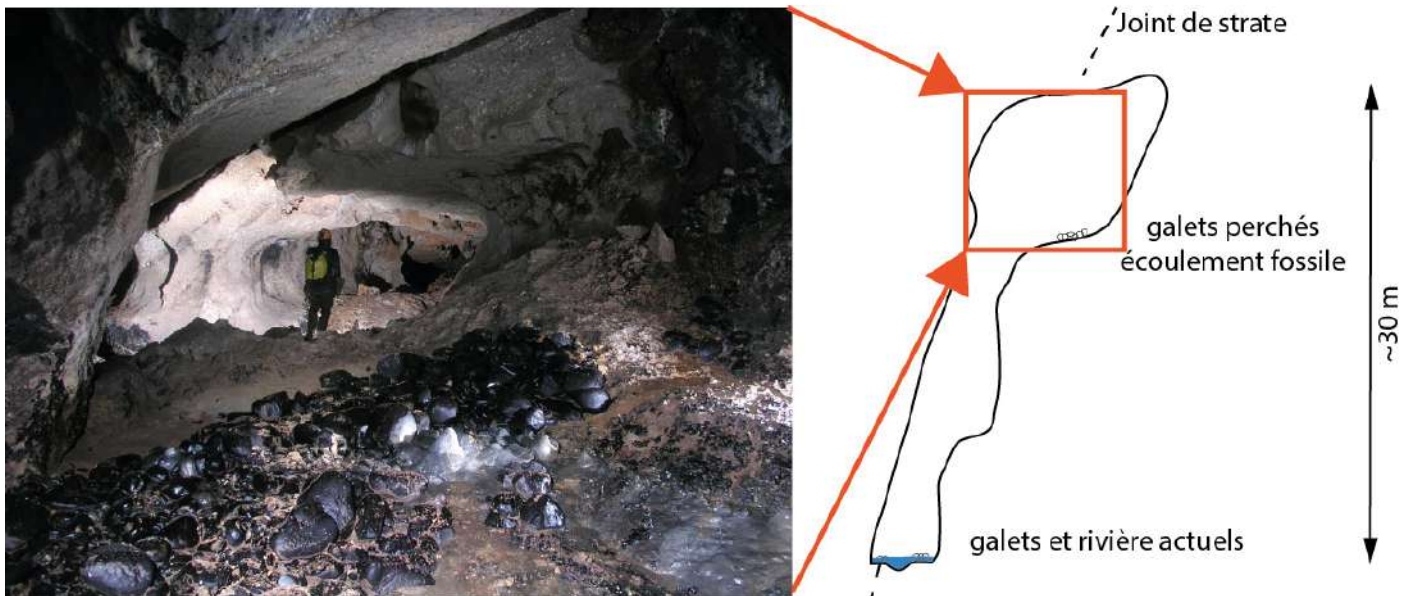


Figure 2 : Galets perchés de la cueva del Higueron. Ils sont la preuve d'un écoulement passé, avec un niveau de base plus élevé que l'actuel. (Photo JY. Bigot, 2016)

encore peu exploré en particulier sous les tropiques. Et nous avons observé l'existence de ce type de marqueurs qui semblent associés à l'histoire d'incision/soulèvement de la région étudiée, ce qui garantit la possibilité de l'étude.

De plus, ces domaines karstiques du Nord-Pérou se développent au contact de sédiments gréseux. Ces lithologies permettent d'obtenir, via des techniques de datations thermochronologiques, des informations quantitatives sur l'histoire de l'exhumation et des relations tectonique – climat – relief à une échelle temporelle du million d'années à quelques dizaines de millions d'années (e.g. Reiners & Ehlers 2005). Cette échelle temporelle complémentaire la précédente, elle est ici peu explorée mais possède pourtant un fort potentiel en relation avec les thématiques de spéciation développées ci-après (e.g. Picard et al., 2008).

2. Dynamique de la diversité biologique

2.1. Inventaire, taxinomie et structure génétique des palmiers – rôle de la dissémination des graines par le Guacharo *Steatornis caripensis*.

Les massifs karstiques tropicaux du Pérou présentent une grande richesse d'espèces de palmiers dont une partie endémique et mal connue. Un premier objectif sera donc de réaliser l'inventaire des espèces présentes dans ces milieux très peu étudiés en raison de leur difficulté d'accès et de résoudre les problèmes taxinomiques existant. Par exemple, une espèce

décrite du massif karstique de Cerro Blanco dans le nord-est du Pérou, *Geonoma congestissima* (décrite en 1930), n'est connue que dans la collection type réalisée en 1904 et son statut actuel est inconnu (Henderson 2011). Une autre espèce, *Chamaedorea fragrans* est confirmée comme endémique du Pérou et strictement inféodée aux massifs karstiques andino-amazoniens (Pintaud & Millán, 2004). Il s'agit d'un lithophyte (espèce poussant directement sur la roche calcaire qui lui sert uniquement d'encrage) et accumulant de la litière entre ses tiges bambusiformes, dont la décomposition forme un substrat suspendu accessible aux racines assimilatrices pour sa nutrition. Cette espèce est remarquable non seulement pour son écologie très spécialisée mais également



Figure 3 : *Chamaedorea fragrans*. Plantule en cours d'établissement sur substrat rocheux à gauche et fruits à droite.

par la taille exceptionnellement grande et la couleur noire de ses fruits, caractéristiques qui suggèrent une dissémination par l'oiseau frugivore nocturne connu sous le nom commun de Guacharo (*Steatornis caripensis*). Le Guacharo est capable de rechercher son alimentation jusqu'à 72 km de ses niochirs (arbres et grottes), contribuant ainsi à la dissémination des graines sur des distances importantes (Holland et al. 2009, Karubian et al. 2012). La présence du *Chamaedorea fragrans* dans un chapelet de massifs karstiques isolés de quelques dizaines à quelques centaines de km distribués sur une distance d'environ 1500 km du nord-est au sud-est du Pérou pourrait ainsi s'expliquer par la dispersion des graines (ornithochorie). L'analyse génétique et génomique de populations de *Chamaedorea fragrans* provenant de plusieurs massifs permettra de répondre à plusieurs questions importantes quand à la dynamique de la diversité des plantes en milieu karstique : d'où est originaire l'espèce, quand et comment s'est-elle différenciée des espèces proches poussant dans la même région sur des substrats moins contraignants, quels sont les bases génomiques

de ces adaptations ? Quelles sont la séquence géographique et la chronologie de colonisation de l'ensemble des massifs et comment ce patron peut-il être relié à l'histoire géologique et climatique ? Les populations des différents massifs sont-elles essentiellement isolées génétiquement ou liées par des flux de gènes attribuables à la dissémination des graines à longue distance par les oiseaux frugivores ?

L'inventaire total des espèces de palmiers permettra quant à lui de combler des vides d'information dans des zones non prospectées et de caractériser la spécificité biologique des massifs karstiques et leur relation avec les autres écosystèmes de la région andino-amazonienne : pourcentage d'endémisme, liens avec les forêts tropicales sèches et humides et les forêts de montagne sur d'autres substrats.

2.2. Effets du soulèvement sur l'évolution de l'ichtyofaune avec un focus spécial sur les poissons cavernicoles

La région néotropicale accueille à elle seule plus de 40% (environ 5600 spp.) de la diversité mondiale de poissons d'eau douce et près de la moitié de ces espèces proviennent du bassin Amazonien. Cette diversité s'explique par les conditions environnementales (taille du bassin, diversité des habitats et des conditions climatiques, longévité historique des systèmes) mais aussi par les capacités d'adaptation des poissons à toutes les conditions de vie même les plus extrêmes. Les poissons cavernicoles sont des exemples rares mais emblématiques de ces adaptations (164 espèces sur l'ensemble des continents, Proudlove 2010).

Dans les Andes, la biodiversité des poissons (taxonomique mais aussi génétique, morphologique et écologique) reste relativement peu connue. Les explorations et les descriptions de nouvelles formes ou espèces s'enchaînent de plus en plus fréquemment pour mettre en évidence des diversités plus importantes que ce qui était imaginé et entrevu antérieurement. L'isolement relatif des bassins versants de montagne est sans doute une des raisons de cette diversité. Plusieurs groupes de poissons andins, dont les *Trichomycterus* et les *Astroblepus*, sont connus pour leur capacité à coloniser durablement les milieux souterrains (Proudlove 2010) et à entamer des processus de modifications morphologiques et écologiques



Figure 6 – A- Poissons du genre *Astroblepus* (*A. riberae* ?) capturés dans la résurgence du río Soloco (Pérou). L'individu de droite présente une nette régression oculaire, témoin d'une adaptation troglobie avancée. B- Poisson du même genre capturé dans une rivière superficielle proche. (W. Santini / M. Pouilly, Expédition Torrén 2011)

permettant de s'adapter à ces milieux alors que des populations congénères continuent de se développer dans les milieux superficiels proches (Pouilly & Miranda 2003, Renno et al. 2007).

La faune des rivières des karsts andins du Pérou est peu explorée. Un des objectifs de notre étude sera de dresser un inventaire des espèces de poissons et de vérifier si des espèces de plaine ont pu s'adapter et perdurer lors du soulèvement de la région. Le degré d'isolement génétique et d'adaptation phénotypique (traits de vie) de ces espèces serait alors analysés par rapport aux populations de plaines. Déjà plusieurs populations de poissons cavernicoles ont été reportées dans cette région (figure 1) et une nouvelle espèce décrite (*A. riberiae*, Cardona & Guerao, 1994).

Un des objectifs sera aussi d'explorer de nouveaux massifs et de faire l'inventaire de ces populations. Des individus de populations épigées et hypogées seront ensuite comparés au niveau morphologique, génétique et écologique pour évaluer l'isolement génétique entre populations et le degré d'adaptation des individus et populations à la vie cavernicole. Les résultats serviront à caractériser la diversité biologique et les niveaux d'endémismes des massifs karstiques, et à établir les liens fonctionnels qui peuvent exister avec des systèmes proches. Ces éléments serviront aussi à élaborer des recommandations pour la gestion et la conservation. Par ailleurs ils peuvent aussi apporter des informations sur

l'histoire évolutive des espèces et l'identification des processus écologiques et morphologiques liés à la troglophilie (ainsi que sur l'histoire des bassins ?).

2.3. Diversité des chiroptères et des rongeurs dans la grotte de Palestina et ses environs.

La plus grande diversité de mammifères sauvages au Pérou est concentrée dans les ordres des chiroptères et des rongeurs, ce qui rend la connaissance de ces groupes essentielle à l'étude de la diversité biologique. Le groupe des rongeurs possède un degré d'endémisme élevé. En effet, au Pérou, nous connaissons 49 espèces endémiques (Pacheco et al., 2009 ; Fig. 7). Parmi les différents types d'abris existants, les grottes se distinguent par leur capacité à accueillir de grandes populations de chauves-souris, avec des populations pouvant dépasser plusieurs millions d'individus (Kunz, 1982). De nombreuses espèces de chauves-souris dépendent de la grotte comme abri obligatoire tout au long de leur vie (Arita, 1993 ; Murray & Kunz, 2005). Les études sur la diversité des chauves-souris au Pérou dans les grottes ou abris sont pratiquement nulles (Bowles et al., 1979), contrairement aux autres pays de la région néotropicale (Arita, 1993 ; Vásquez et al., 2010 ; Pérez-Torres et al., 2015). Au cours de cette expédition scientifique, nous contribuerons à la détermination de la diversité des chauves-souris et des rongeurs présents dans la grotte de Palestina et ses environs par un inventaire, ainsi qu'au calcul d'indices de la diversité alpha et les abondances relatives à l'aide de trois méthodes d'échantillonnage.

2.4. Les guacharos, des oiseaux énigmatiques spécifiques du karst Andino-Amazonnien et sa flore microbienne

Les guacharos (*Steatornis caripensis*) sont des oiseaux très singuliers. Ils font partie de l'ordre des *caprimulgiformes* qui comprend 4 familles: les Podargues, les Ibijaus, les Engoulevents et le Guacharo. Le guacharo est le seul représentant de sa famille. De plus, parmi les 123 espèces que comprend l'ordre, le guacharo est la seule espèce exclusivement frugivore. Son aire de répartition s'étend de la Bolivie au Venezuela mais est circonscrite à une fine bande altitudinale comprise entre ~250 et ~1500 m d'altitude. Il est cependant admis que l'aire de répartition des guacharos n'est pas précisément connue. C'est



Figure 7 : *Platalina genovesium*, Proyecto Platalina-Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural UNMSM

une espèce nocturne et cavernicole capable de voler dans l'obscurité totale en utilisant l'écholocation, mécanisme utilisé uniquement par deux espèces d'oiseaux. Contrairement aux chauves-souris qui utilisent de très hautes fréquences, les guacharos écho-localisent dans une bande de fréquence basse et audible pour les humains. Ils émettent des clics typiques pour localiser et éviter les obstacles dans les cavernes, en volant à faible vitesse grâce à une morphologie particulière des ailes. Les nids des guacharos sont positionnés sur des corniches en hauteur, ou les adultes viennent régulièrement approvisionner leur poussins de fruits provenant principalement d'arbres de la famille des *Palmae* et *Lauracae*. La contribution des guacharos à la dissémination des graines de ces arbres a été mise en doute du fait que beaucoup de graines sont régurgitées dans les cavernes où les arbres ne peuvent pas se développer. Cependant, une étude récente a montré que les guacharos ne rentrent pas forcément à leur nid tous les jours et restent dans des dortoirs où ils sont susceptibles de régurgiter des graines dans des zones favorables. Cette étude a montré qu'ils dépendent de ressources présentes dans un rayon de 30-50 km (max 72 km).

Les guacharos ont été très peu étudiés (30 articles publiés en 60 ans). La majorité de ces articles répondent à des questions de génétique et de physiologie du système visuel et écholocateur. De plus l'essentiel de ces publications concernent une population Vénézuélienne. Les zones karstiques du Nord du Pérou abritent des populations dont on ne connaît ni la taille et ni la localisation. Leur écologie n'a pas été étudiée. Ce projet aura pour but premier de recenser les populations de guacharo dans le Cerro Blanco par enquêtes auprès des populations vivant sur place. Les profils alimentaires seront établis à partir des graines régurgitées dans les cavernes. Ces données seront ensuite confrontées aux distributions des arbres producteurs de fruits qui seront établis dans un autre volet du projet. Un suivi par acoustique passive dans les cavernes permettra de décrire leur phénologie (calendrier de présence et de reproduction) ainsi que leur budget temps. Ces données permettront d'estimer les distances de nourrissage maximum (les vitesses de vol étant peu variables). Si possible, des individus seront capturés au filet et équipés de GPS électroniques miniaturisés. Ces enregistreurs seront posés à perte, c'est à dire que l'on ne pourra pas les récupérer.

Les données seront collectées via une connexion bluetooth au niveau de la caverne, et les enregistreurs tomberont naturellement au moment de la mue du plumage.

Une équipe se concentrera aussi sur l'étude comparative du microbiote non décrit jusqu'à ce jour du tube digestif de l'oiseau Guacharo et de la flore microbienne des racines des plantules du palmier (*Chamaedorea fragrans*) dont il assure la dispersion. Nous ferons notamment des prélèvements systématiques d'excréments des Guacharos et des racines du palmier afférent.

Nous mettrons au point les conditions de prélèvement in situ et de transport dans les meilleures conditions des échantillons biologiques jusqu'à notre laboratoire de l'UPCH à Lima. Plusieurs microbiologistes de notre équipe seront susceptibles d'appuyer Carlos Amasifuen dans sa quête des oiseaux, le prélèvement de leurs excréments et des racines des plantules des palmiers dispersés. Les microbes prélevés seront identifiés par des méthodes de taxonomie moléculaire, et aussi mis en culture autant que faire se peut. Les propriétés enzymatiques et biochimiques des espèces microbiennes identifiées et cultivées seront caractérisées afin d'examiner le rôle éventuel de la flore de l'oiseau dans la germination des graines du palmier.

2.5 Diversité moléculaire et endémisme des mollusques terrestres en région karstiques

En régions karstiques il existe une grande diversité de mollusques terrestres, avec aussi un endémisme important comme en Asie ou dans d'autres parties du monde (e.g. Schilthuizen et al., 2005; Clements et al., 2008). L'acquisition d'information sur la biodiversité des mollusques dans la zone d'étude est une priorité pour étudier la réponse des biotes en milieu karstique au Pérou, en utilisant les techniques de biotechnologie modernes comme le séquençage ADN (e.g. Telfer et al., 2015). Aussi, l'utilisation de marqueurs moléculaires mitochondriaux permettra de répondre aux questions liées à modelage de l'architecture génétique des espèces sélectionnée par le milieu karstique. Cette information est cruciale pour comprendre la diversification des biotes dans la région ainsi que vis à vis des décideurs pour la conservation de ces écosystèmes important à l'échelle du pays.

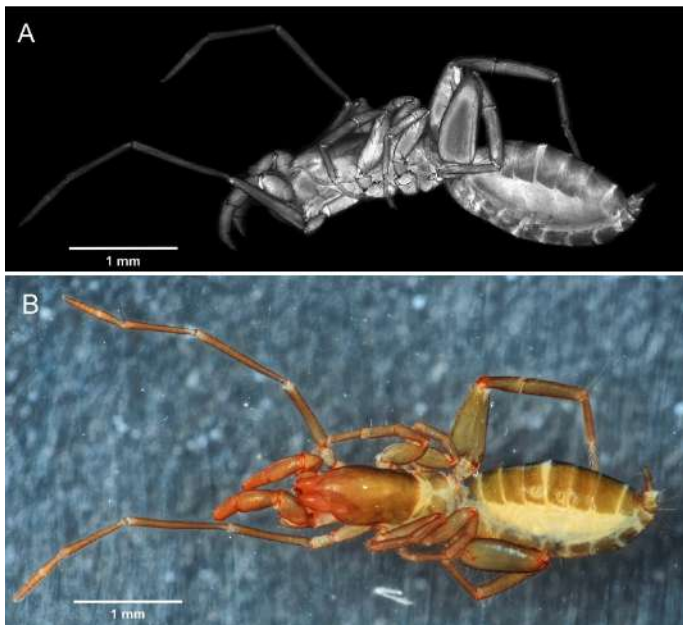


Figure 8 : Vue latérale (A) et dorsale (B) d'un spécimen femelle de *Surazomus chavin* (Friedrich, 2014).

2.6 Arthropodes des cavernes péruviennes

Bien que l'acquisition de connaissances sur les grottes au Pérou a été initiée par les premières observations d'Alexander von Humboldt dans les grottes de Cajamarca en 1802, les informations sur les arthropodes cavernicoles sont encore très rares et dispersées. D'après ce que l'on connaît de la faune arthropode des grottes, environs cinq espèces seraient troglobies vraies (trois arachnides et deux scarabées). Cependant, les quelques études existantes montrent une faune arthropode troglophile constituée d'au moins par quelques 47 espèces, comprenant insectes, arachnides, myriapodes et crustacés, relativement variés et présentant souvent un endémisme local (e.g. fig. 8).

Cette expédition scientifique pour l'étude du karst de l'Alto Mayo va nous permettre de procéder à un échantillonnage d'arthropodes le plus exhaustif possible de ces divers groupes, dans les différentes cavités explorées. Cela nous permettra d'augmenter notre actuelle faible connaissance de la faune arthropode cavernicole, et d'étudier les mécanismes de spéciation, afin de montrer leur dépendance ou non à l'évolution morphologique du karst sub-andin.

2.7 Importance des grottes du Cerro Blanco pour la connaissance de la biodiversité actuelle et passée

L'écosystème de la forêt tropicale des Andes Orientales a connu une histoire climatique et

géologique dynamique depuis les derniers 5 Ma. La croissance andine et les différentes périodes glaciaires/interglaciaires qui ont lieu pendant cette période contrôlent l'évolution de multiples lignés de plantes et d'animaux. De plus, cette région est l'un des « hotspots » principaux de la biodiversité actuelle, et cela l'aurait été aussi dans le passé. Mais les preuves fossiles sont rares en raison de conditions environnementales qui détruisent rapidement toute matière organique.

La présence de grottes et de réseaux karstiques dans la région de l'Alto Mayo ouvre d'innombrables occasions de trouver des vestiges tangibles de changements biotiques et climatiques avant et pendant les périodes glaciaires. Ces grottes sont actives depuis des centaines de milliers d'années à minima, elles ont été occupées par des animaux comme les paresseux géants et les tigres à dents de sabre, et elles ont constamment servi de piège à de multiples types de restes organiques apportés par le vent et l'eau. A la différence des conditions environnementales extérieures, ces éléments de preuves déposés dans les grottes sont conservés beaucoup plus longtemps en raison de l'absence de rayonnement ultraviolet et par la présence de basses températures (<18°C). En conséquence, ces conditions non seulement augmentent la possibilité de trouver des ossements et des restes de végétaux d'espèces éteintes, mais aussi peuvent permettre la conservation de tissus contenant de l'ADN ancien. L'enregistrement d'ADN ancien sous les tropiques est pratiquement inexistant, et les grottes Andines pourraient apporter ces informations. En considérant l'énorme biodiversité qui caractérise le versant oriental des Andes, la découverte et la description d'ADN ancien permettrait de mieux comprendre les processus de méga-diversification et d'extinction des espèces sous les tropiques.

3. Archéologie

Le versant nord oriental des Andes péruviennes, la *Cejade selva* ou *Cejade montaña*, a toujours été au cœur des différentes hypothèses sur l'origine des populations andines (Church & von Hagen, 2008; Morales Chocano, 1992; Kauffmann Doig, 1990; Tello, 1939; Rivet, 1924; Uhle, 1922). Cette région à fort potentiel karstique se caractérise par une topographie abrupte, une couverture végétale dense de forêt d'altitude, de fortes précipitations (Espinoza et al., 2009) entraînant

d'intenses phénomènes d'érosion (Guyot et al., 2007) et une importante activité sismique (Legrand et al., 2005 ; catalogue IGP). Elle a souvent été considérée comme une barrière naturelle séparant la plaine amazonienne et la cordillère des Andes, sorte d'aire inhospitalière, une frontière anthropogéographique, inapte au développement des sociétés (Lanning, 1967). Dans le sud de l'Equateur, cette région a fait l'objet d'un programme de recherche mené par J. Guffroy, dans la province de Zamora-Chinchipec. Les résultats obtenus permirent d'infirmier sur plusieurs points cette vision déterministe et démontrèrent le peuplement ancien de la *Ceja de montaña* équatorienne (Guffroy, 2004).

Au Pérou, des travaux récents et des datations ¹⁴C montrent que la *Ceja de selva* était parcourue par des groupes humains dès 12200 - 11900 BP (Church & von Hagen, 2008; Church, 2004). Mais ce n'est seulement qu'au début de notre ère qu'apparaissent les premières manifestations culturelles, plus particulièrement une tradition céramique déjà bien développée (Schjellerup, 2005 ; Church, 1994). Aux environs de 500-600 ap. J.-C., apparaît et se définit la tradition Chachapoya qui caractérise l'occupation préhispanique de la fin de l'Horizon moyen (600-1000 ap. J.-C.) – Intermédiaire récent (1000-1470 ap. J.-C.) de cette portion du territoire péruvien (Church & von Hagen, 2008; Schjellerup, 2005). Ces populations préhispaniques ont su utiliser et mettre en valeur cet environnement karstique au travers de leurs sites d'habitat et de leurs sites funéraires (Fig. 9), notamment en utilisant les cavernes comme lieu de sépulture (Fabre,

2009, 2008; Fabre et al. 2008).

Un des enjeux principaux de ce volet archéologique consiste à déterminer quels sont les événements poussant à la colonisation de ce milieu, dans quelle mesure le climat et l'environnement ont joué un rôle dans les choix d'installation ou/et de migration des populations préhispaniques. Il est nécessaire pour cela d'éclairer la relation qui pourrait exister entre les mouvements de populations qui touchent la *Ceja de selva* entre les VIII^{ème} et X^{ème} s. de notre ère (Guffroy, 2004) et les phénomènes sismiques et climatiques. Particulièrement, les fortes précipitations qui ont affecté le versant nord oriental des Andes péruviennes.

En effet, la zone de transition andino-amazonienne est une région de contrastes climatiques extrêmes de la plus haute importance pour l'ensemble de l'hydrologie du bassin amazonien (Moquet et al., 2011 ; Espinoza et al., 2015). Différentes études ont déjà mis en évidence la variabilité climatique et les événements extrêmes à différentes échelles temporelles (Espinoza et al., 2012, 2014 ; Apaéstegui et al., 2014) et leurs impacts sur la société (Smith et al., 2014). Certains de ces événements ont produit des glissements de terrain, des mouvements de masse, responsables de changements dans la quantité comme dans la qualité des ressources hydriques avec des répercussions directes sur la société (Montgomery, 2001; INDECI, 2006)

Cette approche nous permettra, entre autres, de mettre en exergue les réponses humaines face aux phénomènes climatiques et géologiques, comme les tremblements de terre, cela dans le cadre des moyens déployés pour s'adapter aux nouveaux environnements et des réponses anthropiques aux phénomènes naturels.

4. Le karst de l'Alto Mayo, un acteur socio – économique ?

4.1 Rizières, karst et économie

Le riz est une des principales cultures alimentaires du Pérou, avec le maïs et la pomme de terre. Pour le riz, le département de San Martin occupe la première place en termes de production de riz et de surface récoltée (fig. 10). Il figure également en première place pour les surfaces cultivées de café, maïs dur, cacao, bananes et palmier à huile.



Figure 9 : Sépulture Chachapoya (Cueva Nueva, O. GrandJouan)

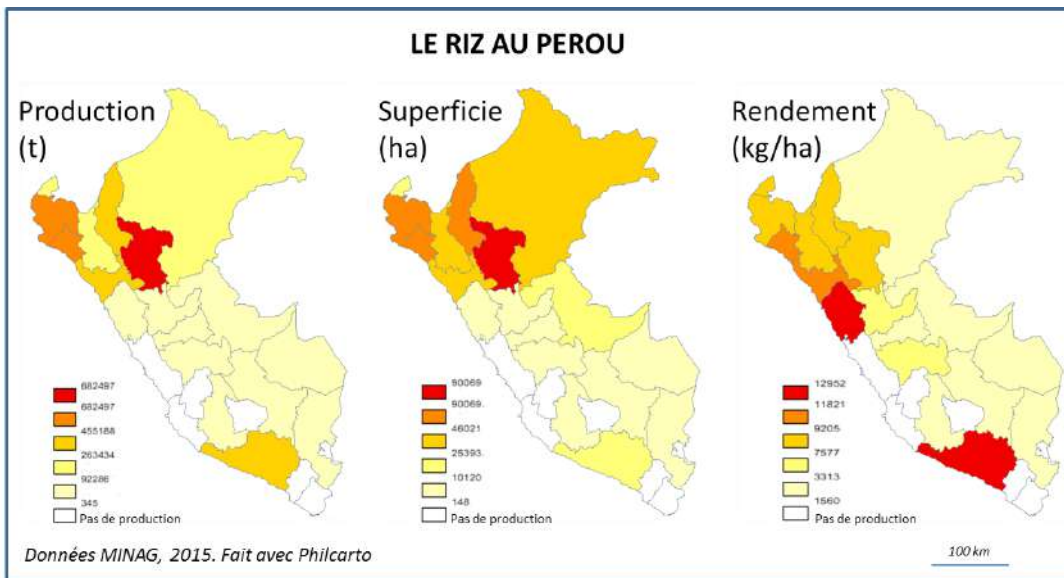


Figure 10 : Production (tonnes), superficie (hectares) et rendement (kilos par hectare) du riz dans les départements péruviens. Source : Minag 2015.

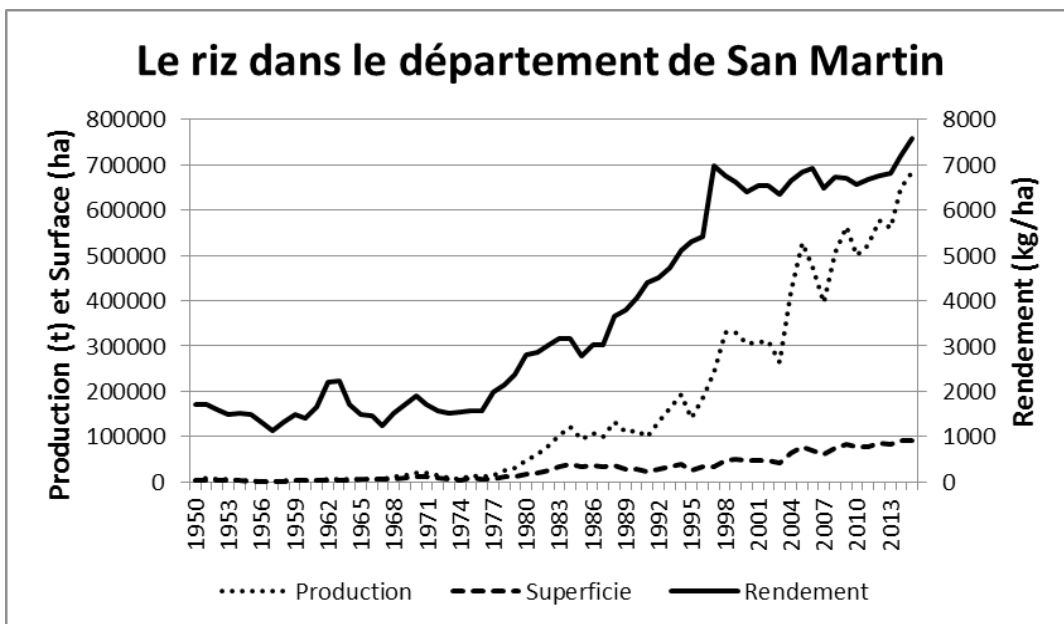


Figure 11 : Evolution de la production (tonnes), des surfaces récoltées (hectares) et du rendement (kilos par hectare) du riz dans le département de San Martin.

Le riz est cultivé depuis toujours le long des rivières amazoniennes, sur les berges et sur les interfluvés. Dans les années 1970, sa culture s'est intensifiée avec l'introduction de l'irrigation, de la mécanisation, des fertilisants et des pesticides ainsi qu'avec le développement des surfaces cultivées et de la recherche (figure 11). Le département de San Martin est devenu une grande région rizicole grâce à son climat chaud et humide, aux terres et à l'eau disponibles. La production est passée de 150000 t avant 1980 à 680000 t en 2015 (3 millions de tonnes pour le Pérou) et le rendement atteint maintenant 7,5 t/ha.

14500 producteurs de riz donnent du travail à de nombreuses personnes, beaucoup pour le repiquage, ce qui permet de nourrir un grand nombre de familles, essentiellement dans l'Alto Mayo, le Huallaga Central, le Bajo Mayo, et

l'Alto Huallaga (Tocache).

Les variétés cultivées ont des périodes végétatives de 135 jours et généralement 2 à 2,5 campagnes de semis sont effectuées chaque année. Les intrants (engrais, fongicides, bactéricides, insecticides, herbicides) représentent la moitié des coûts de production. Dans le département, 59 moulins s'occupent de la commercialisation du riz, dont 15 dans la province de La Rioja.

L'irrigation est assurée par 4 associations d'irrigants dans le département de San Martin (Alto Mayo, Tarapoto, Huallaga Central y Tocache). Dans la « Junta de Usuarios Alto Mayo », 6500 usagers possèdent environ 40000 ha dont 24000 sont irrigués, à l'aide de 12 sources, 83 captations (« bocatomas »), dont les débits moyens sont de 0,17 m³/s pour Q_{min} et 1,77 m³/s pour Q_{max}. L'eau est distribuée

au moyen de 870 km de canaux pour la plupart « sin revestido ».

Quels sont alors les enjeux en terme de ressources en eau et de qualité de l'eau associés à la riziculture irriguée et intensive ? Des enquêtes seront réalisées auprès de différents acteurs (agents du Ministère de l'Agriculture, association d'irrigants, service d'approvisionnement en eau potable, ...). Quel est l'impact du climat et de sa variabilité sur les ressources en eau ? Ces questions pourraient également être posées au sujet de la riziculture dans la province d'Amazonas où des conflits d'usage de l'eau ont été signalés par le recteur de l'université de Chachapoyas.

4.2 Gestion durable

Jusqu'à présents, les chercheurs s'intéressant au karst de l'Alto Mayo ont travaillé en étroite collaboration avec les villageois de Nueva Cajamarca pour mettre en place un circuit touristique durable. En association avec la municipalité ils ont formé des guides pour la visite avec des touristes des grottes de la région facilement accessible. L'expédition procédera à une étude sur l'impact du tourisme sur la faune cavernicole ainsi que tu tissu économique,

culturel et social de la région, afin de développer des modèles de protection des lieux touristiques, en coopération avec les autorités et les communautés locales.

Sites d'étude et activités prévues pour l'expédition multidisciplinaire de 2017

Au cours de cette expédition scientifique, pour mener à bien nos projets, nous nous focaliserons sur le karst du Cerro Blanco situé dans le bassin de l'Alto Mayo (fig. 12), avec (i) une partie échantillonnage biologique et sédimentologique dans les cavités actuellement connues, et cela à différentes latitudes et altitudes. Un groupe réduit effectuera aussi un transect E-W du massif, à pied et en bivouac afin de pénétrer à l'intérieur du massif de l'Alto Mayo, de repérer ses caractéristiques morphologiques, et d'échantillonner en surface ainsi qu'à l'intérieur du karst à la fois pour construire un inventaire faunistique et floristique, et pour contraindre l'évolution géologique à différentes échelles de temps.

Le cœur de ce site d'étude est difficilement accessible, et demande une organisation de type expédition. C'est pourquoi ce projet se focalise sur une expédition scientifique qui sera la base des prochains projets scientifiques déposés.

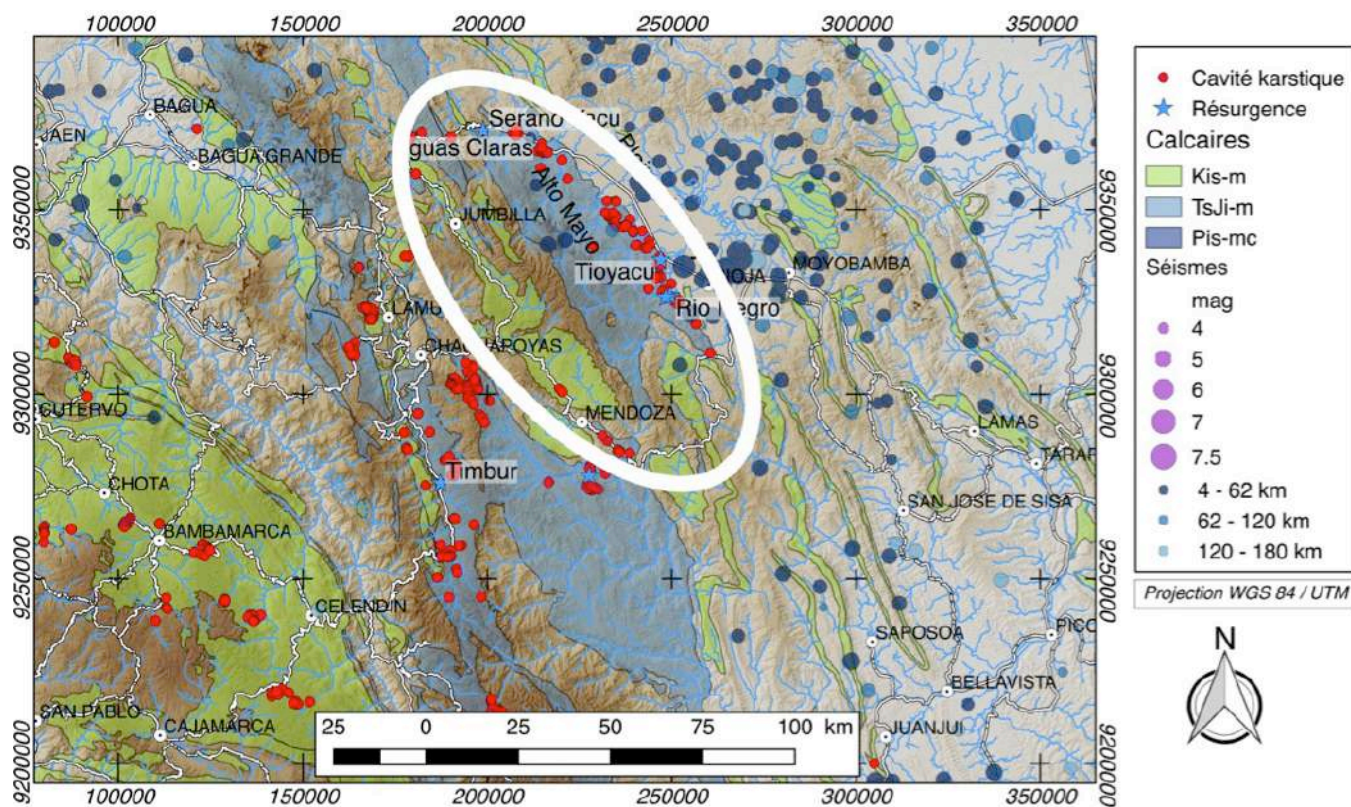


Figure 12 : Localisation du site d'étude (ellipse blanche), en surimpression sur le relief (ASTER 30 m), l'extension des roches calcaires (d'après INGEMMET), la position des cavités karstiques reconnues (○) et l'épicentre des séismes de Mw>2.5 depuis 1980.

Ce projet d'expédition scientifique ne peut donner des résultats que si la spéléologie se met au service de la Science. En effet, l'accès au milieu souterrain demande une connaissance du milieu et des compétences spécifiques que seule l'activité spéléologique peut apporter. En ce sens, l'équipe scientifique est constituée en partie par des chercheurs et spéléologues aguerris, habitués aux expéditions d'explorations de milieux difficiles, qui mettent leurs compétences acquises au cours de leurs loisirs au service de la Science. Enfin, le groupe de chercheurs sera soutenu par une équipe de spéléologues français (Groupes Spéléo Bagnols Marcoule – GSBM, et Vulcain), péruviens (Espeleo Club Andino) et brésiliens (Grupo Bambui), pour d'évidentes raisons de sécurité.

Références bibliographiques

Apaestegui, J., Cruz, F.W., Sifeddine, A., Vuille, M., Espinoza, J.C., Guyot, J.L., Khodri, M., Strikis, N., Santos, R.V., Cheng, H., Edwards, L., Carvalho, E. & Santini, W. 2014. Hydroclimate variability of the north-western Amazon basin near the Andean foothills of Peru during the last 1600 years. *Climate of the Past*, 10, 1967- 1981. doi:10.5194/cp-10-1967-2014.

Arita, H.T. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. *Journal of Mammalogy* 74(3): 693-702.

Bowles, J., J. Cope and E. Cope. 1979. *Transactions of the Kansas Academy of Science* (1903-) Vol. 82, No. 1, pp. 1-10.

Cardona, L., & Guerao, G. 1994. *Astroblepus riberae*, una nueva especie de siluriforme cavernícola del Perú (Osteichthyes, Astroblepidae). *Mem. Biospeleol*, 12, 21-24.

Cheng, H., Sinha, A., Cruz, F.W., Wang, X., Edwards, R.L., d'Horta, F.M., Ribas, C.C., Vuille, M., Stott, L.D. & Auler, A.S. 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature Communications*, 4, 1-6, doi: 10.1038/ncomms2415.

Cheng, H., Edwards, L. R., Shen, C.-C., Po-

Cinq organismes de recherche nationaux : l'IGP (Institut Géophysique du Pérou), le IIAP (Institut de Recherche de l'Amazonie Péruvienne), le SENAMHI (Service National de Météorologie et d'Hydrologie) et le SERNANP (Service National des Aires Naturelles Protégées) – tous sous tutelle du MINAM (Ministère de l'Environnement), et l'INGEMMET (Institut National Géologique, Métallurgique et Minier).

Des universités publiques partenaires de l'Observatoire de la Biodiversité Andino Amazonienne du Pérou (OBAAP, coordination IIAP et IRD) : UNMSM (Université Nationale Majeure de San Marcos, Lima), UNTRM (Université Nationale Toribio Rodriguez de Mendoza, Chachapoyas), UNSM (Université Nationale de San Martin, Moyobamba), UNAS (Université Nationale Agraire de la Selva, Tingo María). ■

Iyak, V. J., Asmerom, Y., Woodhead, J., Hellstrom, J., Wang, Y., Kong, X., Spötl, C., Wang, X. & Alexander Jr., E.C. 2013. Improvements in Th dating, ²³⁰Th and ²³⁴U half-life values, and U–Th isotopic measurements by multi-collector inductively coupled plasma mass spectrometry, *Earth Planet. Sci. Lett.*, 371-372, 82–91, doi:10.1016/j.epsl.2013.04.006.

Church, W.B. 1994. Early Occupations at Gran Pajatén, Peru. *Andean Past* 4, 281-318. Cornell University, Ithaca.

Church, W.B. 2004. Manachaqui: buscando las raíces de los Chachapoya. *Sian* 9 (15): 4-5.

Church, W.B. & von Hagen, A. 2008. Chachapoyas: Cultural Development at an Andean Cloud Forest Crossroads. *Handbook of South American Archaeology*, edited by Helaine Silverman and William H. Isbell. Springer, New York, 903-926.

Clements, R.; Ng, P., Lu, X., Ambu, S., Schilthuisen, M. & Bradshaw, C. 2008. Using biogeographical patterns of endemic land snails to improve conservation planning for limestone karsts. *Biological Conservation*, 141(11):2751-2764.

DPA – Dirección regional de agricultura San Martin- DRASAM, 2016. Diagnóstico de la cadena de valor del cultivo de arroz y maíz.

- Espinoza, J.C., Ronchail, J., Guyot, J.L., Coche-
neau, G., Filizola, N., Lavado, W., de Oliveira,
E., Pombosa, R., and Vauchel, P. 2009. Spatio –
temporal rainfall variability in the Amazon basin
countries (Brazil, Peru, Bolivia, Colombia and
Ecuador), *Int. J. Climatol.*, 29, 1574–1594.
- Espinoza, J.C., Ronchail, J., Guyot, J.L., Jun-
guas, C., Drapeau, G., Martinez, J.M., Santini,
W., Vauchel, P., Lavado, W., Ordoñez, J., Es-
pinoza, R. 2012b. From drought to flooding:
understanding the abrupt 2010–2011 hydrolog-
ical annual cycle in the Amazonas river and
tributaries. *Environ. Res. Lett.* 7: 024008, doi:
10.1088/1748-9326/7/2/024008.
- Espinoza, J.C., Ronchail, J., Frappart, F., Lava-
do, W., Santini, W., Guyot, J.L. 2013. The ma-
jor floods in the Amazonas river and tributaries
(Western Amazon basin) during the 1970–2012
period: a focus on the 2012 flood. *J. Hydrome-
teorol.* 14(3): 1000–1008.
- Eude, A., Roddaz, M., Brichau, S., Brusset,
S., Calderon, Y., Baby, P. & Soula, J.C. 2015.
Controls on timing of exhumation and deforma-
tion in the northern Peruvian eastern Andean
wedge as inferred from low-temperature ther-
mochronology and balanced cross section. *Tec-
tonics*, 34, 715–730.
- Fabre, O. 2008. Carpona, site funéraire chacha-
poya et inca. *Archeologia*, n° 453, pp. 50-57.
- Fabre, O. 2009. La ocupación prehispánica de
las cuevas del departamento de Amazonas. *Bo-
letín de Lima*, n°152, vol. XXX, año 2008, 31-50.
- Fabre, O., Guyot, J.L., Salas Gismondí, R., Ma-
laver Pizarro, M. & Maniero, E. 2008. Los Cha-
chapoya de la región de Soloco: Chaquil, del
sitio de hábitat a la cueva funeraria. *Bulletin de
l'Institut Français d'Etudes Andines*, 37(2), 271-
292, Lima.
- Friedrich, S. 2014. The Peruvian short-tailed
whip scorpion *Surazomus chavin*-rediscovery
after three decades and first photographic docu-
mentation. *Spixiana*, 37: 134
- Gilli, E. 2005. Review on the use of natural cave
speleothems as palaeoseismic or neotectonics
indicators. *C.R. Geosci.* 337, 1208e1215.
- Guffroy, J. 2004. Une frontière entre géogra-
phie et histoire...Archéologie des échanges et
influences, dans les Andes équatoriales, à la pé-
riode Formative. *Civilisations* 52(1) : 61-80.
- Guyot, J.L., Bazan, H., Fraizy, P. & Ordonez, J.J.
2007. Suspended sediment yields in the Ama-
zon basin of Peru, first estimation. Water quality
and sediment behaviour of the future : Predic-
tions for the 21st Century (Webb B.W., Ed.), Pe-
rugia (Italia), 07/2007. IAHS Publ. 314, 1-8.
- Holland, R.A., Wikelski, M., Kümmeth, F. &
Bosque, C. 2009. The secret life of oilbirds: new
insights into the movement ecology of a unique
avian frugivore. *PLoS ONE* 4(12): e8264.
doi:10.1371/journal.pone.0008264.
- INDECI – Instituto Nacional de Defensa Civil.
2006. Compendio estadístico de prevención y
atención de desastres.
- Karubian, J. et al. 2012. Seed dispersal by Neo-
tropical birds: emerging patterns and underlying
processes. *Ornitologia Neotropical* 23: 9-24.
- Kauffmann Doig, F. & Ligabue, G. 1990. Les
Andes Amazoniennes. In *Inca-Perú, 3000 ans
d'Histoire*, pp.262-275. Musées royaux d'art et
d'histoire, Bruxelles.
- Kunz, T.H. & L.F. Lumsden. 2003. Ecology of
cavity and foliage roosting bats; pp. 3-89, in:
T.H. Kunz and M.B. Fenton (eds.). *Bat ecology*.
Chicago: University of Chicago Press.
- Lanning, E. P. 1967. *Peru before the Incas*.
Prentice Hall, New Jersey.
- Laureano, V.F. & Karman, I. 2013. Cave clastic
sediments and their role on Geomorphological
studies: A review. *Revista Brasileira de Geomor-
fologia*, 14, 1, 23 -33.
- Legrand, D., Baby, P., Bondoux, F., Dorbath, C.,
Bès de Berc, S. & Rivadeneira, M. 2005. The
1999-2000 seismic experiment of Macas swarm
(Ecuador) in relation with rift inversion in suban-
dean foothills. *Tectonophysics* 395 : 67-80.
- MINAGRI : http://frenteweb.minagri.gob.pe/sisca/?mod=consulta_cult

- Montgomery, D., Balco, G. & Willet, S.D., 2001. Climate, tectonics, and the morphology of the Andes. *Geology*, 29, 579 – 582.
- Morales Chocano, D. 1992. Chambira : alfareros tempranos de la Amazonia Peruana. In *Estudios de arqueología peruana*, edited by D. Bonavia, pp.149-176. FOMCIENCIAS, Lima.
- Murray, S.W. and T. Kunz. 2005. Bats; pp.39-45, in: D.C. Culver and W.B. White (eds.). *Encyclopedia of caves*. San Diego: Elsevier Academic Press.
- Pacheco, V., R. Cadenillas, E. Salas, C. Tello, y H. Zeballos. 2009. Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú. *Revista Peruana de Biología* 16:5–32.
- Pérez-Torres J, Martínez-Medina D, Peñuela-Salgado M, Ríos-Blanco MC, Estrada-Villegas S, Martínez-Luque L. 2015. Macaregua: the cave with the highest bat richness in Colombia. *Check List*. 11 (2): 1-6.
- Picard, D., Sempere, T. & Plantard, O. 2008. Direction and timing of uplift propagation in the Peruvian Andes deduced from molecular phylogenetics of highland biotaxa. *Earth and Planetary Science Letters*, 271(1-4):326–336.
- Pintaud, J.C. & Millán B. 2004. Notes on *Chamaedorea* in Peru. *Palms* 48: 167-174.
- Pouilly, M. & Miranda, G. 2003. Morphology and reproduction of the cavefish *Trichomycterus chaberti* and the related epigeal *Trichomycterus* cf. *Barbouri*. *Journal of Fish Biology* 63, 490-505.
- Proudlove, G.S. 2010. Biodiversity and distribution of the subterranean fishes of the world. *Biology of Subterranean Fishes*. Science Publ., Enfield, 480p.[Links], 41-63.
- Renno, J.-F., Gazel, C., Miranda, G., Pouilly, M. & Berrebi, P. 2007. Delimiting species by reproductive isolation; the genetic structure of epigeal and hypogean *Trichomycterus* spp. (Teleostei, Siluriformes) in the restricted area of Torotoro (Upper Amazon, Bolivia). *Genetica* DOI 10.1007/s10709-007-9142-9
- Reiners, P. W. & T. A. Ehlers. 2005. Low Temperature Thermochronology: Techniques, Interpretations, and Applications, volume 58. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, Mineralogical Society of America and Geochemical Society edition.
- Rivet, P. 1924. Les éléments constitutifs des civilisations du nord-ouest et de l'ouest sud-américain. In *Proceedings of the 21st International Congress of Americanists*, 1-20. La Hague.
- Schilthuizen, M.; Liew, T.-S., Bin Elahan, B. & Lackman-Ancrenaz, I. 2005. Effects of Karst Forest Degradation on Pulmonate and Prosobranch Land Snail Communities in Sabah, Malaysian Borneo. *Conservation Biology*, 19(3): 949–954
- Schjellerup, I. 2005. Incas y españoles en la conquista de los chachapoya. IFEA-PUCP Fondo Editorial. Lima.
- Smith, L.T., Aragão, L.E.O.C., Sabel, C.E. & Nakaya, T. 2014. Drought impacts on children's respiratory health in the Brazilian Amazon. *Sci. Rep.* 4: 3726, doi: 10.1038/srep03726.
- Stolar, D., Willet, S. & Roe, G. 2006. Climate and tectonic forcing of a critical orogen. *Geological Society of America Special Paper*, 398 :241–250.
- Tavera, H. (2005). Sismo intermedio del 25 de Setiembre 2005 (7.0 ML) (Departamento de San Martín-Perú). Dirección de Sismología, Instituto Geofísico del Perú, 16 p.
- Telfer, A.C., Young, M. R., Quinn, J. et al. 2015. Biodiversity inventories in high gear: DNA barcoding facilitates a rapid biotic survey of a temperate nature reserve. *Biodiversity Data Journal* 3: e6313. doi: 10.3897/BDJ.3.e6313
- Tello, J.C. 1939. Origen y Desarrollo de las Civilizaciones Prehistóricas Andinas. In *Actas y Trabajos Científicos del XVII Congreso Internacional de Americanistas*, 589-720. Lima.
- Uhle, M. 1922. Origenes centroamericanos. *Boletín de la Academia Nacional de Historia* 4(9) : 1-6. Quito.
- Vásquez Pérez, E.U., Roque Velázquez, J.A., Velázquez Velázquez, E. 2010. Diversidad alfa y beta de la Depresión Central, Chiapas, México. *Lacandonia*. Vol. 4(1):47-54.