

COMPARACION ENTRE DOS ECOSISTEMAS TROPOANDINOS: LA PUNA CHILENA Y EL PARAMO ECUATORIANO

COMPARISON BETWEEN TWO TROPOANDEAN ECOSYSTEMS:
THE CHILEAN "PUNA" AND THE ECUADORIAN "PARAMO"

VICTOR QUINTANILLA P.

Departamento de Geografía Universidad de Chile

ABSTRACT

This survey is a preliminary, comparative study of the phyto-ecologic features of two great types of ecosystems of the Andes mountain range.

It deals with the Chilean "puna" in northern Chile (volcanic region of the Pallachatas, Isluga, Guallatire, and Colorado hills all of which are over 6.000 m above sea level) and the Ecuador paramos (volcanic regions of Cotopaxi and Rumiñahui in the west and the central range of the country).

Numerous samples were collected in the field according to the Canfield lineal method and the Braun-Blanquet one. The data were used to establish the frequency percentage, prevalence, covering, and importance index of shrubs and herbaceous species representative of vegetal formations. These groups were found on the vegetal range floor of the "puna" and "paramo" (over 3.000 m above sea level). They proved to have a very similar composition in gender and family but they are different at the level of species. There were only two plants. Stipa-ichu and dense Azorella which presented a high index of common representativeness in both ecosystems.

This botanical variety is mainly due to the different ways that the definitive ecological factors affect the development of herbaceous species. In the "paramo", there are some factors that help the development of extensive shrub and herbaceous communities, such as, favourable exposition, high atmospheric humidity, and high rainfall. All of these help provide a high degree of cover and a dense physiognomy. Meanwhile, in the "puna" there are some factors, such as the high atmospheric dryness, low rainfall, and the existence of unfertile soils which are appropriate for the development of plants adapted to dryness, cold, and wind. They contribute to the formation of open intermediate altitude shrubs and rangelands lower in altitude than in the "paramo".

The comparative tables and the vegetal profiles show the predominance of herbaceous species in the high mountain communities and the extense altitudinal distribution of these. Some are living close to the lower limit of the eternal snows of the volcanoes.

Specific, morphological, and physiological functions of the plants would explain the great ecologic adaptability of these species to exist in mountains over 5.000 m in altitude.

ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

La intención de este trabajo preliminar es entregar por el momento, una visión general del ordenamiento de los tipos vegetales, de la composición florística y de la ecología, en dos ambientes biogeográficos de los Andes tropicales. En ellos se denotan semejanzas y diferencias

de formas de vida, particularmente, de modo global se comprueba que estos ecosistemas poseen una ecología fundamentalmente distinta, a pesar de localizarse en un rango altitudinal muy similar. De acuerdo con el enfoque propuesto por TROLL (1958) y aplicado posteriormente por otros autores como Lauer, Cuatrecasas, Acosta Solís, etc., el término tropoandino se refiere al sector tropical altoandino de América Latina. Esta gran área tropoandina es exclusiva, y su ecología y vegetación es distinta de las otras regiones tropicales de África, Asia y de las islas tropicales del Pacífico. Ello se debe principalmente a la gran influencia orográfica y altitudinal de los Andes.

La ecología y flora de los sistemas montañosos no posee ambientes homólogos en las cordilleras andinas de América del Sur, a pesar de las características ambientales similares que presentan (CZJAKA, 1968).

En varias regiones a lo largo de toda su extensión, la cordillera andina se bifurca en grandes brazos montañosos encerrando regiones elevadas situadas por sobre los 3.000 metros y que son objeto de un permanente interés científico. Un piso regionalmente denominado "páramo" se extiende en el norte de América del Sur hasta alrededor de los 14° o 15° Sur. A continuación de esta latitud y hasta alrededor de los 27° lat. Sur, la intrincada orografía andina da paso a nuevos sistemas elevados que por sus características peculiares son regionalmente conocidos como "puna" o "altiplano" (Fig. 1 y 2). El término "puna" es de origen quechua y significa terreno

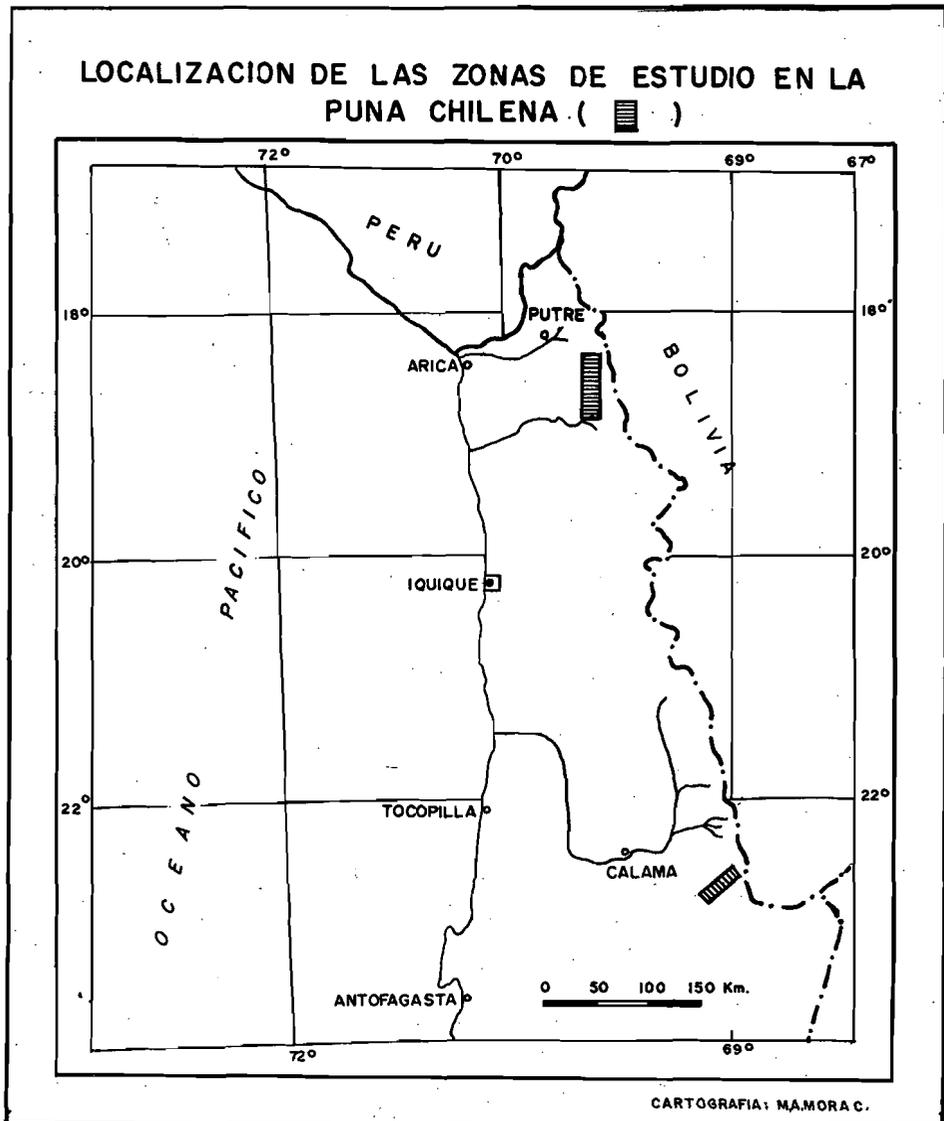


Fig. 1

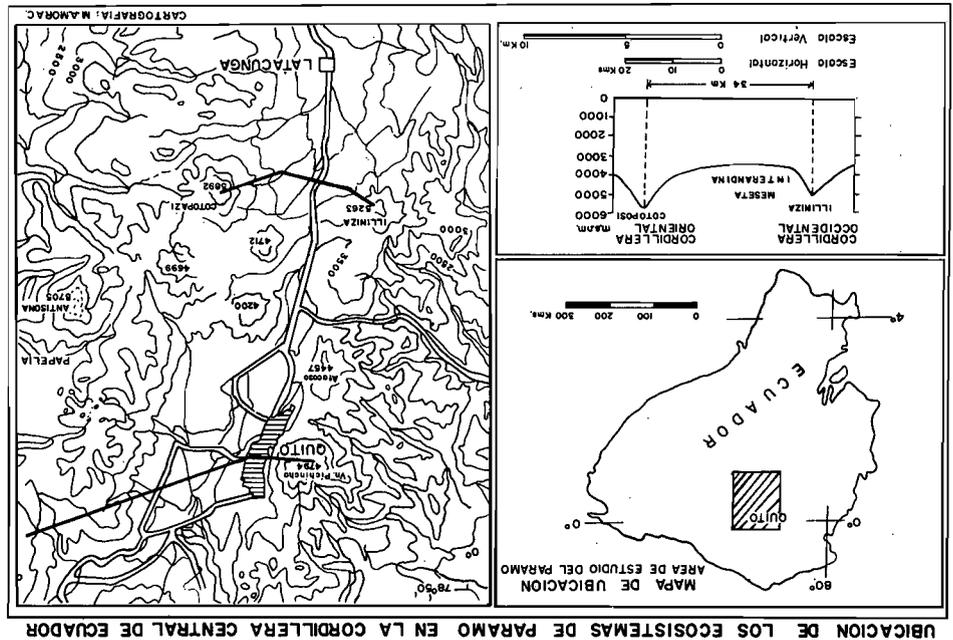


Fig. 2

elevado; su aplicación es un tanto vaga y se refiere unas veces a las planicies, otras a las altas montañas y otras, en fin, a ambas. Para puntualizar su significado, en este estudio se considera "puna" a las grandes cuencas cerradas o centrífugas (con escasos cauces de agua que a menudo nacen o mueren en lagos o salares) e interrumpidas por cadenas montañosas que, si bien suelen sobrepasar los 6.000 metros de altura, parecen bajas al contemplarlas desde las llanuras altoandinas, las cuales en Chile se localizan desde alrededor de los 4.000 m.s.n.s.

En cuanto al concepto "páramo", corresponde este a un vocablo español cuyo significado general es el de llanura alta y húmeda caracterizada por un terreno yermo desprovisto casi en árboles y con predominancia en cambio de pastizales de gramíneas amacolladas, de claras a densas y con plantas almohadilladas o arrosadas (LAUER, 1979). Se desprende entonces, en una primera aproximación, que el término "puna" engloba preferentemente la idea de un concepto orográfico geomorfológico; en tanto que el de "páramo", se refiere preferentemente a un concepto geobotánico. La puna y el páramo corresponden a un piso altitudinal de amplitudes altimétricas similares, pero el segundo implica sobre todo la delimitación de una formación altoandina florística típica, cuya variedad y densidad es debida principalmente a condiciones favorables de humedad. En cambio el ambiente de la puna está caracterizado por una orografía alta y amesetada con un clima marcadamente seco, el cual ecológicamente reemplaza al ambiente húmedo del páramo. Por lo tanto podemos afirmar que al páramo húmedo de los Andes de Ecuador se le contraponen en Chile la puna seca del sur, la cual inclusive está situada a altitudes mayores que los ecosistemas ecuatorianos.

Observaciones *in situ* que hemos realizado en ambos ambientes altoandinos, nos permiten con observar diferencias y semejanzas evidentes desde el punto de vista ecológico, vegetal y humano entre los ecosistemas de la puna y el páramo. El fin principal de nuestro estudio es la determinación de los tipos vegetales en los gradientes altitudinales, de las especies representativas comunes o no al nivel de género y familia y las formas de vida de éstos junto a los caracteres de la ecología a nivel macrorregional. En cuanto a las características ecológicas sectoriales de estos ecosistemas, por ahora incorporamos algunas observaciones y conclusiones globales de algunos autores que han estudiado la ecología vegetal y animal de tales ambientes. Estudios relativos a los antecedentes climáticos, y sobre todo edáficos, son escasos en ambos sistemas andinos y por tanto nuestras informaciones a este respecto están sujetas a revisión en el futuro.

MÉTODOS Y TÉCNICAS

Las observaciones en terreno fueron realizadas durante el trimestre de verano de 1982 en los

páramos de la cordillera oriental del Ecuador (Parque Nacional del volcán Cotopaxi 5.807 m, volcán Rumiñahui 4.712 m), y en la puna chilena indistintamente se efectuaron entre los meses de marzo a julio durante los años 1975, 1977, 1979 y 1980. El trabajo de campo se centró preferentemente en el Parque Nacional del Lauca (regiones de Parinacota, Chungará, volcán Guallatiri 6060 m y Salar de Surire) y el sector septentrional del Parque Nacional Isluga; todos en la Iª Región. También trabajamos en los interiores altoandinos de la localidad de San Pedro de Atacama en los cañones de los ríos Vilama, Guatín, Puripica y en Cerro Colorado (5.742 m) en la IIª Región. Resultados de parte de estos estudios de campo, tanto en la puna como en el páramo, los hemos adelantado en publicaciones anteriores (QUINTANILLA, 1976-1977 y 1983). Para ambas regiones hemos realizado algunos análisis estadístico matemáticos con el objeto de comparar el índice de similitud de especies de las comunidades representativas y su índice de valor de importancia en los dos grandes ecosistemas, cuyo proceso en detalle esperamos entregar en una comunicación próxima.

Como la expresión de estas regiones es notable y considerando que en los ambientes de los altos Andes predominan formas de vida arbustivas y herbáceas, así como la rigurosidad del clima que obliga a efectuar breves campañas de terreno, el tipo de muestreo preferentemente empleado fue el denominado de "intersección lineal" (Línea de Canfield con ciertas modificaciones). Consiste ésta en inventariar y evaluar diversos parámetros estructurales o funcionales de todos y cada uno de los individuos que concurren a lo largo de una línea recta de extensión variable (Fig. 3). También a veces utilizamos el conocido método de censos de Braun-Blanquet.

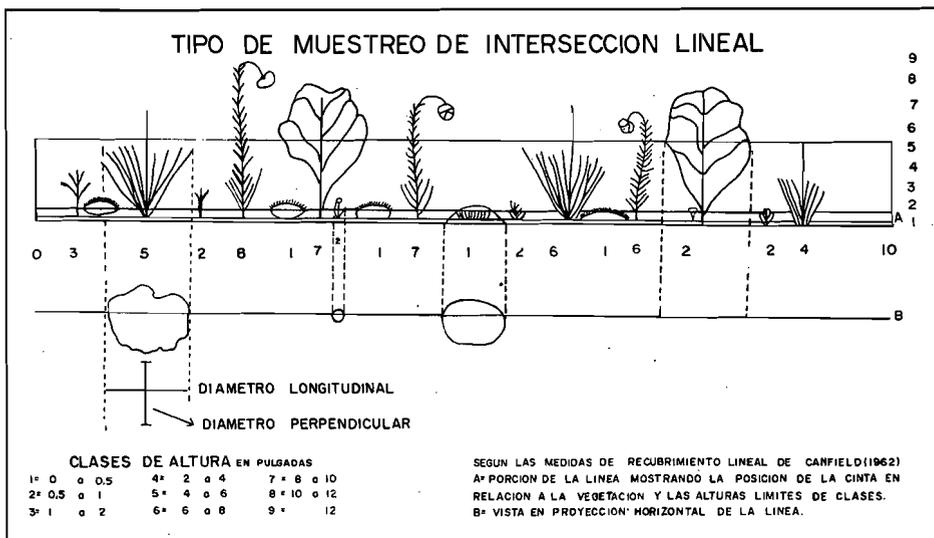


Fig. 3

En la cordillera ecuatoriana se realizaron 63 muestreos con la colaboración de los becarios del Curso Internacional de Biogeografía Aplicada efectuado durante 1982 en el Centro Panamericano de Estudios e Investigaciones Geográficas (CEPEIGE) de Quito y en los ecosistemas chilenos efectuamos un total de 60 muestreos. La superficie del área de relevamiento de los muestreos de Braun-Blanquet fue de 10 m² en las comunidades de gramíneas y de 20 m² en las arbustivas. En cuanto a la extensión de muestreo lineal depende ella de las características de la diversidad de especies y de la estructura de la comunidad analizada. Con el objeto de alcanzar una buena representatividad se realizó un análisis del tipo "área mínima" es decir, se determinó la extensión de la línea dentro de la cual se encuentra representada la mayoría de las especies, o al menos la mayoría de las especies más representativas de la comunidad. Como se aprecia en la Fig. 4, a medida que aumenta la extensión de la línea, se encuentran nuevas especies; pero a partir de cierta longitud la curva sufre una inflexión y el número de especies nuevas que aparecen decrece totalmente, o sea, a partir de esta distancia ya no encontramos nuevas especies o las que aparecen generalmente son muy dispersas y desempeñan un rol "secundario" desde el punto de vista estructural y funcional de la comunidad vegetal.

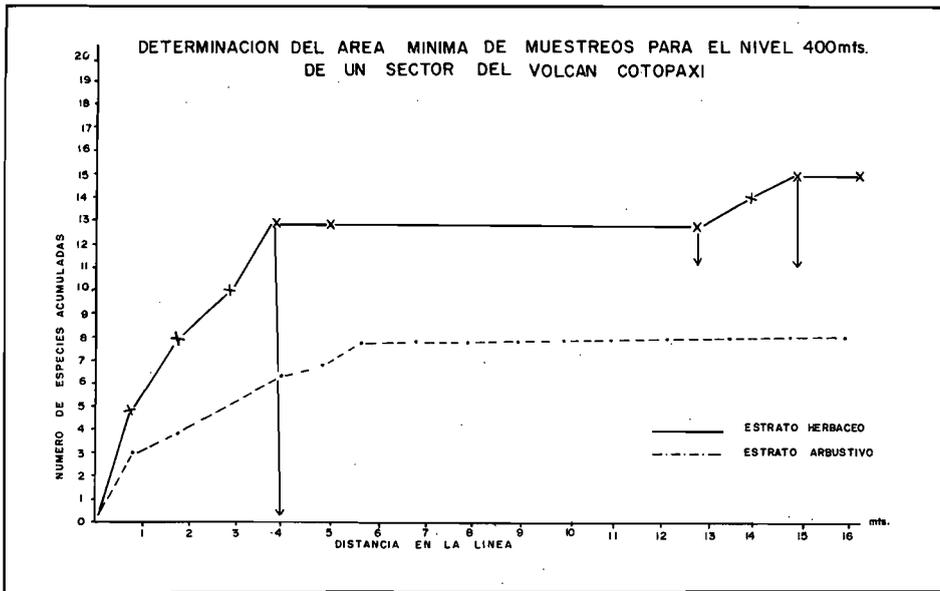


Fig. 4

Una vez establecidas y delimitadas las líneas de muestreo se procedió a la cuantificación y análisis de los distintos parámetros a considerar en la comunidad.

Después de establecer la lista florística preliminar se realizó el análisis de la estructura de las comunidades. Para esto se estimó la abundancia absoluta de cada especie, cuantificando el número de veces que esta fue interceptada a lo largo de la línea (AXE = N° total de especies). La abundancia relativa se calculó expresando el porcentaje de una especie con respecto a la sumatoria de las abundancias absolutas de todas las especies

$$(ARX = \frac{AX}{AT} \times 100).$$

Con respecto a la dominancia absoluta, se consideró el área de cobertura de follaje de las plantas para cada especie. Se calculó tomando como base el diámetro de cobertura (diámetro longitudinal más diámetro perpendicular entre dos plantas (Ver Fig. 3). A partir de esta medida se calculó el área de cobertura en cm² para cada individuo y en promedio para la especie. La dominancia relativa se expresó como el porcentaje de cobertura de una especie con relación a la sumatoria de las coberturas de todas las especies

$$(DMRX = \frac{DMX}{DMT} \times 100).$$

En cuanto a la frecuencia absoluta se midió como el porcentaje de líneas en que aparece una especie y la frecuencia relativa se expresó como el porcentaje de una especie con respecto a la sumatoria de las frecuencias de todas las especies

$$(FRX = \frac{FX}{FT} \times 100).$$

El índice de valor de importancia (I.V.I.) evalúa la importancia (estructural o funcional) de las diferentes especies en la comunidad y sitio de muestreo y resulta de la sumatoria de los respectivos valores de frecuencia, abundancia dominancia relativa de cada especie (I.V.I. = ARX + FRX + DMRX). Luego, el I.V.I. de una especie es I.V.I. X = (ARX + FRX + DMRX)/3.

Para calcular al coeficiente de similitud o afinidad florística de las diversas comunidades se utilizó el método llamado "análisis diferencial de Cekanowski" el cual se basa en el cálculo del coeficiente de comunidad florística que, para cada inventario, representa el número de especies que tiene en común con cada uno de los demás:

$$C = \frac{n \times 100}{N}$$

- en donde A y B son dos comunidades vegetales
- n el N° de especies comunes a las comunidades A y B.
- N el N° total de especies presentes en los dos inventarios.

Con los datos obtenidos se construye una matriz de doble entrada en la cual cada línea y cada

columna representan en este caso niveles o estratos altitudinales diferentes. Ello permite analizar las áreas de estudio y comparar la similitud en cada uno de los estratos altitudinales.

La identificación de las colectas de la puna fue realizada en 1978 y 1979 en el Depto. de Biología de la Universidad de Chile sede Antofagasta y en parte ha sido actualizada por estudios publicados posteriormente, como por ejemplo a través de trabajos de VILLAGRÁN *et al* (1981). Las plantas colectadas en el páramo, fueron clasificadas por el Depto. de Botánica de la Universidad Central del Ecuador en Quito en el año 1982 y particularmente por el Profesor H. Baslev.

LOS ANTECEDENTES ECOLOGICOS PRINCIPALES

La gran extensión latitudinal de la cordillera andina determina que esté en contacto con zonas de influencias microclimáticas muy diferentes. A esta diversidad de condiciones se agrega y superpone además la configuración de pisos bioclimáticos altitudinales que favorecen el desarrollo de ecosistemas muy variados y complejos. Para la vida vegetativa y faunística de estos ambientes, la humedad desempeña un rol preponderante. De acuerdo a este factor varios autores como TROLL (1968), MANN (1966) y LAUER (1979), entre otros, han determinado diversas zonas de vida en esta cadena andina. En los Andes tropicales septentrionales de América del Sur hasta más o menos los 12° lat. Sur, el hábitat está caracterizado por el clima ecuatorial que le otorga un total elevado de precipitaciones acompañadas por temperaturas relativamente altas, hasta alrededor de los 3.000 m.s.n.m. Entre los 12° y los 26° Sur, predominan vientos alisios portadores de masas atmosféricas más o menos saturadas por la humedad que han absorbido sobre la cuenta amazónica. En este sector de la puna y altiplano, se invierte por consiguiente la gradiente de humedad característica de los Andes septentrionales con mayores precipitaciones al oriente y mínimas hacia el occidente de la cordillera. Por otra parte la presencia o ausencia de vientos y de la radiación, actúan como factores decisivos en el régimen térmico de los ambientes altoandinos. Así la radiación es el factor preponderante en la marcha anual y diaria de la temperatura y del clima en general, en los ecosistemas de la puna chilena. A causa de la disminución de la presión atmosférica, ya a una altura de 4.000 a 5.000 metros, los rayos solares deben penetrar solamente un poco más de la mitad de la baja atmósfera: esta parte de la atmósfera se destaca también por su pureza y la ausencia casi total de vapor de agua, hecho que no ocurre en el páramo ecuatorial. La menor densidad del aire y su mayor pureza producen, así mismo una sensible disminución en el efecto de invernáculo de la atmósfera, por lo cual una mayor cantidad de radiación calórica efectiva que emite la superficie terrestre escapa a las capas de la atmósfera. Naturalmente ello trae consecuencias inmediatas en el régimen térmico: un intenso calentamiento de la superficie del suelo en horas del día y un enfriamiento igualmente intenso durante la noche, ambos procesos favorecidos además por la mala conductibilidad térmica del suelo arenoso en los altiplanos y por el gran contraste que se experimenta entre sol y sombra. En las regiones de la puna se registran amplitudes térmicas diarias entre 16° y 20°C, una de las mayores en el globo (MANN, 1966). En los páramos ecuatorianos estas amplitudes son entre 5° y 9°C en la cordillera central. Contrastan también los violentos descensos de temperatura que pueden exceder los 20°C 24 hrs en el medio puneño. Bajo tales condiciones de noches gélidas y días tibios, se determinan rigurosos períodos de actividad para las plantas y particularmente para los animales poiquiloterms quienes deben aprovechar los momentos térmicos favorables para el desarrollo de su vida. Por otra parte la humedad atmosférica aquí es muy baja, no alcanzando al 50%.

Por la influencia de la cantidad de lluvia que se registra en los ambientes tropoandinos MANN (1966) distingue cuatro tipos de hábitats en ellos: 1°) *el Páramo* con más de 1.000 mm de lluvia anual y un excedente mínimo sobre la evapotranspiración de 750 mm; este páramo se extiende desde 10° N a 18° S y luego al sur de la latitud de 40° en forma de páramo frío. 2°) *Puna húmeda* con lluvias entre 500 y 1.000 mm que permiten un excedente de 250 a 750 mm de precipitación sobre la demanda de la evaporación y evapotranspiración; este hábitat se inicia en la latitud 10° S, al Oeste del páramo abrigado, desplazándose sobre el reborde oriental del altiplano hasta los 18° Lat. Sur. 3°) *Puna seca* con 7 a 8 meses húmedos de 250 a 500 mm de lluvia, se extiende de la puna húmeda y sigue casi paralelamente hasta reemplazarla desde los 18° lat. S en el muro oriental de la cordillera, aunque su límite austral llega 38° de lat. sur, y 4°) *Puna desértica* con sólo 250 a 300 mm de lluvia en apenas 2 a 6 meses húmedos, ocupa el amplio espacio geográfico de las altas cimas que va desde los 17° a 28° lat. S en Chile y Argentina, limitando al Este con la puna seca. Acá no hay ríos y excepcionalmente existen algunos salares (Fig. 5 y 6).

LAUER (1975 y 1979) desde el punto de vista hídrico sitúa a los páramos ecuatorianos en el intervalo de 9-12 meses húmedos. Sin embargo, estas regiones poseen un periodo débil de lluvias

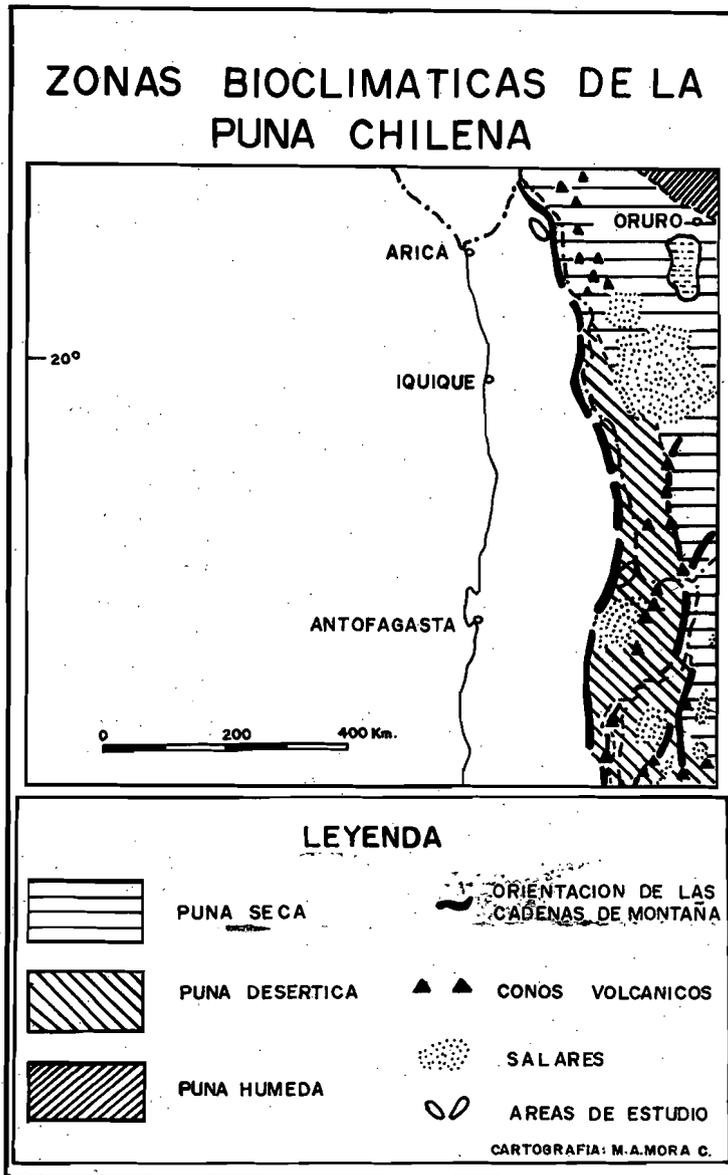


Fig. 5

entre 4 a 5 meses particularmente en la cordillera occidental. Durante estos meses las nieblas o la cubierta nubosa que se estaciona en la cordillera ecuatorial se mantiene en los pisos inferiores correspondientes a la formación de la "ceja andina" (bosque de transición hacia el páramo) observándose así a menudo un tiempo soleado y relativamente seco en los superiores, xerofitismo el cual no es debido a un factor térmico. En conclusión la región fitoecológica del páramo se restringe a la región húmeda de los Andes ecuatorianos especialmente en la región central de la cordillera oriental donde la precipitación anual supera los 500 mm, además del aporte hídrico de las constantes horas de nieblas.

LOS PRINCIPALES CARACTERES DE LA VEGETACION

Los páramos del Ecuador tienen su distribución altitudinal preferentemente desde alrededor los 3.000 m en las cordilleras occidental y oriental del país, adquiriendo a su vez su mayor representa-

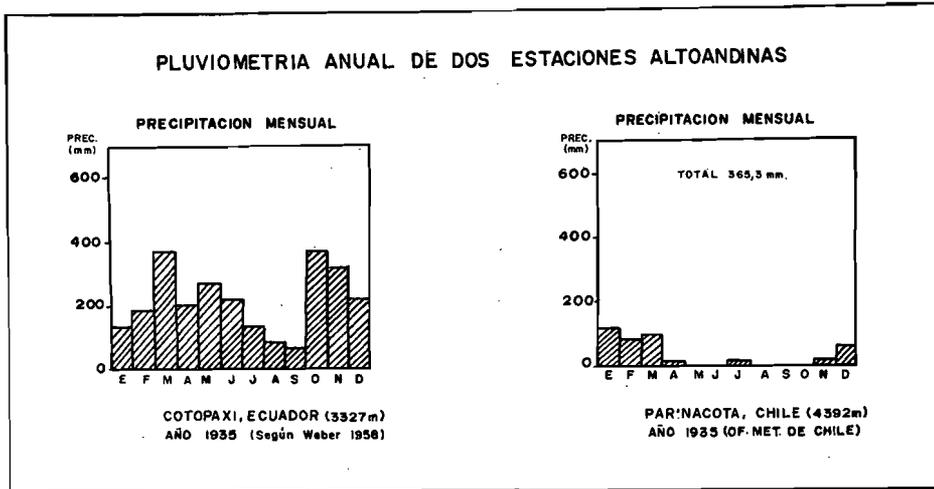


Fig. 6

tividad y variedad en la región central de esta última. Una cadena de conos volcánicos (Illiniza, Cayambe, Cotopaxi, Chimborazo, Rumiñahui) cobija a menudo los ambientes vegetales altoandinos. Bajo los 3.000 m y hasta alrededor de los 2.400 m existe una amplia faja húmeda caracterizada por un bosque mixto altomontano conocido como "ceja andina" o ceja de montaña y que para muchos autores constituiría un gran ecotono entre el bosque cerrado montano y el páramo (WEBER 1963 y 1969; TROLL 1968 y 1969). Según HARLING (1978) se identifican tres ecosistemas páramo en las cordilleras ecuatorianas: a) El páramo *graminoso* situado entre los 3.400 y 4.000 m con dominancia de hierbas y arbustos, entre los que destacan especies de *Ranunculus*, *Lupinus*, *Gentiana* y pequeños arbustos de *Baccharis*, *Chuquiraga* e *Hypochoeris*. El género *Espeletia*, prácticamente casi hoy día ha desaparecido de estos ambientes. b) El páramo *arborescente bajo* y de *plantas acojinadas* se sitúa a continuación entre los 4.000 y 4.500 m. Pueden encontrarse aquí pequeños árboles de *Polylepis lanuginosa* (4.200-4.300 m) y las hierbas y plantas arrosetadas se desarrollan un tanto dispersas. Son importantes las compuestas (*Baccharis*, *Diplostegium rupestre*, *Chuquiraga jussieu*, etc.), las Ericáceas, Juncáceas y Plantagináceas y el género *Culcitium* entre otros. Las plantas en roseta más representativas corresponden a las Umbelíferas: *Azorella pedunculata*, *A. aretioides*, *A. corymbosa*. c) Los páramos *desérticos* generalmente comienzan alrededor de los 4400 m y se extienden hasta el límite de las nieves eternas. Aquí sólo se encuentran manchas muy espaciadas de plantas grasas xerofíticas, algunas pocas hierbas, arbustitos rampantes, varios tipos de musgos y líquenes; todos los cuales comparten el espacio con grandes bloques y material rocoso. Entre las fanerógamas que ascienden a mayor altitud destacan *Epheda americana*, *Poa cucullata*, *Nototriche pichinchensis*, *Senecio spp.*, *Werneria rigida* y *Culcitium nivale*, entre otras (Fig. 7). De acuerdo con los tipos de hábitats propuestos por MANN (1966), los páramos de HARLING (1978) en general estarían dentro de los ambientes de páramo y de puna húmeda.

Los ecosistemas altioplánicos chilenos se desarrollan en la vertiente occidental andina, correspondiente a la puna en gran parte sobre sustratos de lavas volcánicas, ignimbritas y tobos cretácicas, terciarias y cuaternarias intercaladas con sedimentos clásicos como areniscas y conglomerados. También los macizos más altos de estas regiones corresponden a conos volcánicos con alturas de más o menos los 6.000 m.s.n.m. (Parínacota, Pomerape, Guallatiri, Isluga, Licancabur, etc.) Según ABELE (1981) el piso de formas periglaciales de la región está caracterizado por laderas planas, formas redondeadas, suelos estriados y terrazas de soliflucción, y en éstas la influencia de la erosión torrencial, a consecuencias de las lluvias del denominado "invierno boliviano", es muy inferior a la de los pisos andinos inferiores. Así los efectos de esta erosión hídrica no parecen afectar gravemente al tapiz vegetal. Según la tipología de MANN (1966) estos ambientes chilenos corresponden a la denominada puna seca y desértica.

En los ecosistemas puneños chilenos la estructuración de los pisos vegetales es totalmente distinta de aquella de la cordillera ecuatoriana como se observa por ejemplo a la latitud de la ciudad de Arica (Fig. 8). Previo a los ecosistemas de la puna, existe un piso subandino prepuneño situado entre los 1.600 a 2.800 m caracterizado principalmente por una vegetación desértica de plantas espinosas y de cactáceas. En la latitud 15° S destaca el longevo "cactus candelabro"

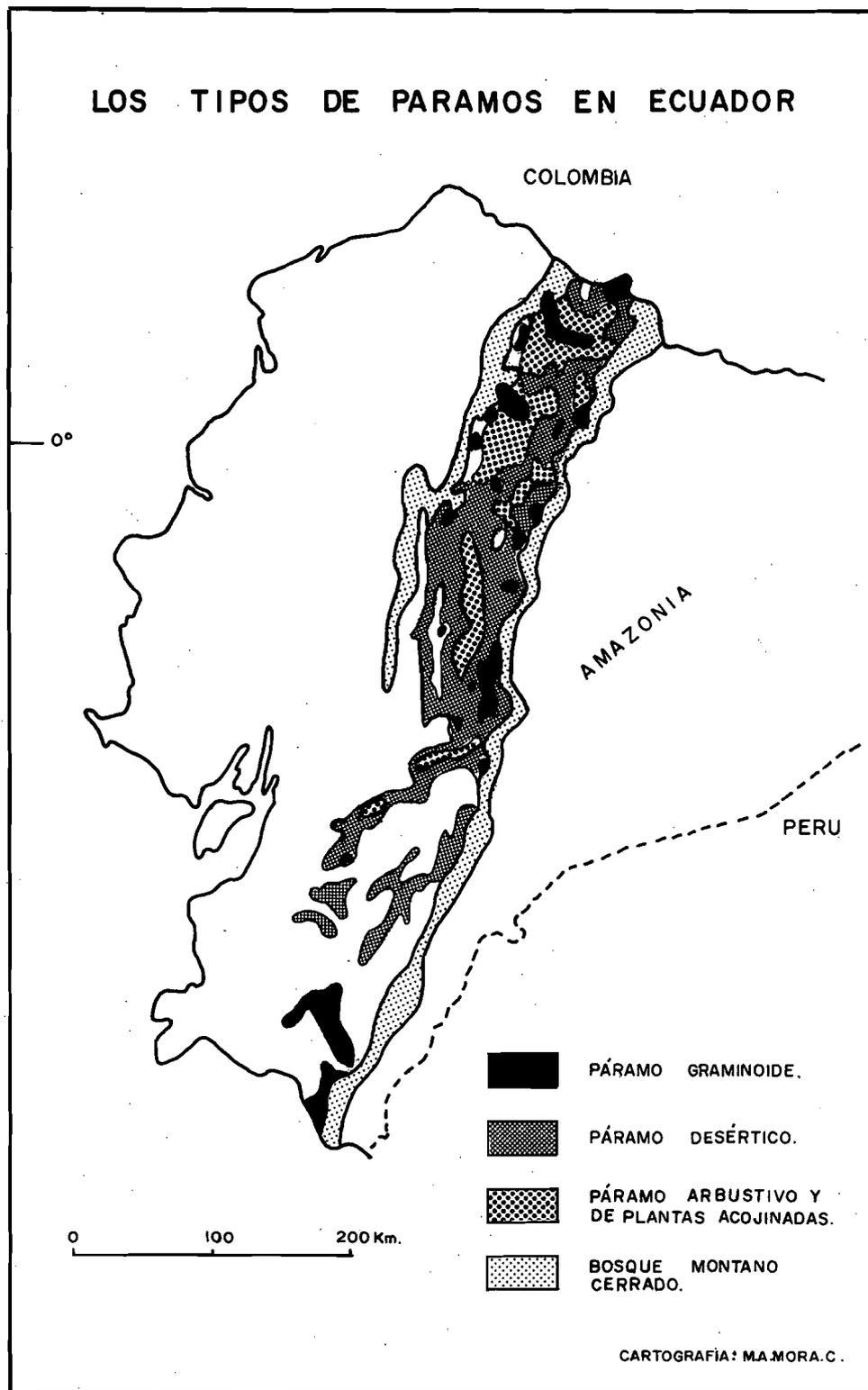


Fig. 7

(*Browlingia candelaris*) en los ambientes interiores a 2.200 m y luego aparecen poco a poco especies arbustivas como *Coldenia atacamensis*, *Acantholippia deserticola*, *Baccharis sp.*, *Adesmia sp.*, *Senecio sp.*

Entre los 3.400 y 4.600 m por los planos y laderas de las montañas andinas se extiende el típico ambiente puneño. La vegetación está formada principalmente por el tolar constituido por arbustos espaciados de alrededor de 60 a 80 cm de altura (*Fabiana densa*, *Baccharis tola*, *B. incarum*), acompañados de diminutas plantas herbáceas que se desarrollan únicamente durante la estación de las lluvias. Hay aquí algunos géneros endémicos de la provincia puneña: *Parastrephia*, *Lampaya*, *Chilotrichiops*, *Oreocerus*, etc. Sobre los 4.000 metros y constituyendo a menudo ecotonos muy marcados con el tolar aparece el "pajonal", formación estépica de gramíneas en campos la cual suele presentar dos estadios: en suelos arenosos húmedos (*Ephedra breana*, *Werneria glaberrima*, *Festuca sp.*, *Pennisetum sp.*) y en suelos húmedos y salobres (*Festuca orthophylla*, *F. scirpifolia*, *Poa sp.*). En suelos poco permeables y constituyendo las turbas o vegas andinas de los bofedales encontramos especies de *Oxychloe andina*, *Festuca scirpifolia* y *Carex sp.* Más arriba de los 4.300 o 4.400 m la vegetación estépica se interrumpe con frecuencia por áreas rocosas donde se desarrollan formaciones de *Azorella compacta* y de otras especies en cojines o placas.

Al interior de los sistemas andinos de la 1ª Región chilena en forma espaciada y en las proximidades de quebradas y sectores de abrupta pendiente y sustrato rocoso, hay bosquecillos de "queñoa" (*Polylepis tarapacana*) que representa al único árbol que crece en estas alturas.

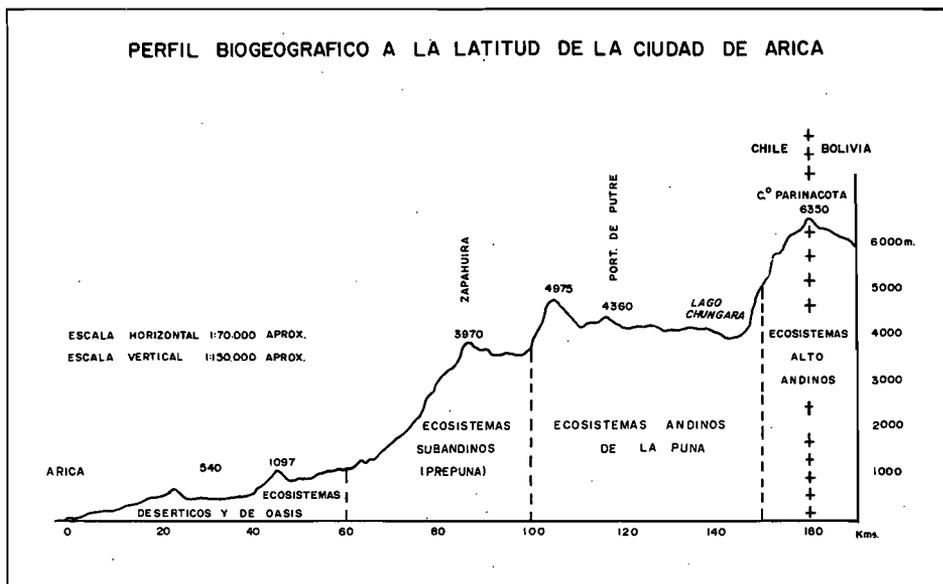


Fig. 8

DISCUSION

En las regiones altoandinas faltan casi por completo los árboles, predominando arbustos bajos con frecuencia rastreros o pulvinados, y las matas perennes. De acuerdo con el sistema de RAUNKIAER y considerando preferentemente a las especies representativas que observamos, las formas biológicas de la puna y el páramo las hemos ordenado siguiendo el criterio de A. CABRERA (1968).

1. Microfanerofitas: Árboles de pequeña altura. En la puna chilena solo existe *Polylepis tarapacana*. En el páramo ecuatoriano estudiado encontramos *Polylepis lanuginosa*.
2. Nanofanerofitas. Arbustos bajos y observándose varios tipos:
 - Arbustos con ramas débiles y hojas pequeñas como *Fabiana bryoides*, *Fabiana densa* y *Satureja parvifolia* en la puna. En el páramo: *Fabiana viscosa*, *Baccharis boliviensis* y *B. odorata*.

- Arbustos con hojas escamiformes muy apretadas como *Paratrephia quadrangularis* en la puna.
 - Arbustos con hojas espiniformes como *Chuquiraga kuschelli* y *Ch. spinosa* en la puna. En tanto que en el páramo encontramos *Chuquiraga insignis* y *Erigeron pinnatus* entre otras.
 - Arbustos de ramas espiniformes como *Adesmia horrida*, *A. atacamensis* y *Nardophyllum sp.* en la puna, y en el páramo *Pernettya postrata*.
 - Arbustos con ramas dimorfas (con hojas espiniformes y ramas cortas de hojas pequeñas). En la puna destacan *Junellia seriphioides*, *Fabiana bryoides* y *Nasauvia sp.*
 - arbustos áfilos como *Ephedra breana* y *Fabiana denudata* en la puna chilena; en tanto que en páramo ecuatoriano encontramos a *Ephedra rupestris* y *E. americana*.
3. Caméfitas. Plantas leñosas y sufruticosas con yemas de renuevo unos pocos cms por encima del suelo.
- Entre las sufruticosas encontramos en el páramo *Lupinus microphyllus*, *Lupinus smithianus*; según comunicación del Dr. Baslev.
 - Caméfitas pulvinadas, de ramas muy apretadas formando cojines radiales. En la puna chilena tenemos a *Pycnophyllum bryoides*. En el páramo destacan *Azorella pedunculata* y *Azorella sp.*
 - Caméfitas en placas con ramas subterráneas y formando placas compactas a ras del suelo. *Azorella sp.* y *Adesmia sp.* son importantes en la puna chilena; en tanto que en el páramo lo son *Azorella aretioides*, *A. corymbosa* y *Plantago rigida*.
 - Arbustos rastreros con yemas casi a nivel del suelo como *Paratrephia quadrangularis* en la puna y *Senecio microdon* y *S. cosmosus* en el páramo.
4. Hemicriptófitas. Plantas herbáceas perennes con yemas de renuevo al nivel del suelo.
- Hemicriptófitas graminiformes incluyendo la mayor parte de las gramíneas, ciperáceas y juncáceas. Destacan en la puna chilena *Stipa ichu*, *S. venusta*, *S. frigida*, *Festuca orthophylla*, *F. chysophylla* y *Werneria glaberrimia*, *Distichlis spicata*, *Psila hirsuta*. En el páramo encontramos *Cortaderia nitida*, *Distichlis tolimensis*, *Festuca myrus*, *Werneria linearis*, *W. nubigena* y también *Stipa ichu*.
 - Hemicriptófitas arrosietadas como *Plantago linearis* y *P. nubigena* en el páramo ecuatoriano.
5. Heliófitas que poseen yemas de renuevo bajo un suelo inundado. Encontramos aquí a *Oxycloe andina* en la puna chilena y a *Luzula recemosa* en el páramo.
6. Suculentas. Plantas grasas sin hojas como las cactáceas. En la puna chilena destacarían *Opuntia sp.* y *Cereus atacamensis (Holeanthocereus chilensis)*.

Es muy difícil establecer cuáles adaptaciones de las plantas se deben a una larga selección natural de formas aptas y cuáles han sido inducidas directamente por el ambiente, recordando además que son muy escasos todavía los trabajos sobre la ecología de las plantas tropoandinas.

Los factores ambientales de la puna y del páramo, no influyen de la misma manera en la vida de las plantas de unos y otros ecosistemas. Señalamos a continuación cómo se presentan globalmente los factores básicos en estos dos grandes ambientes andinos (Cuadro 1).

Como se deduce del cuadro comparativo anterior, la acción de los mismos factores ambientales en ambos ecosistemas genera variaciones importantes en los tipos vegetales, en su evolución y sobre su composición florística a nivel de especies. A macroescala tales influencias de los factores ecológicos son igualmente relevantes aunque no tan contrastantes, como lo observamos en tres macizos considerando en el Cuadro 2, considerando áreas en estos sistemas cordilleranos.

Por otra parte, es evidente que la acción de factores como la latitud, la altitud y el clima también inciden en la estructuración de formaciones vegetales tipo en la puna y en el páramo como se observa en el Cuadro 3.

El número de muestreos realizados por nosotros en los sectores estudiados no es aún suficiente para determinar el área de distribución espacial precisa de las especies más representativas de la puna y el páramo. No obstante, procuramos realizar los censos en gradientes altimétricas similares con un número de muestras relevantes y considerando las formas biológicas representativas de los distintos ambientes (Cuadro 4 y Fig. 9).

A pesar del número todavía poco representativo de los muestreos y censos realizados, ellos nos han permitido conocer un poco más de la ecología de estos ambientes y de algunas de sus especies; sobre todo cuando encontramos representantes de géneros y familias comunes en estos ecosistemas. Particularmente interesante aún es el caso de plantas que tienen una gran distribución latitudinal altoandina como sucede por ejemplo con *Stipa ichu* y *Azorella compacta* las cuales son muy comunes a varias regiones de los Andes.

Las formas de vida predominantes en estos sistemas son los arbustos y hierbas quienes muestran un desarrollo bastante compacto y estratificado en el páramo ecuatoriano. En el volcán

Cuadro 1: Síntesis de la acción de los factores ecológicos en la Puna y el Páramo

PUNA	PARAMO
— Déficit de agua durante la mayor parte del año.	— Suficiente humedad a lo largo del año.
— Irregularidad en las precipitaciones y bajo monto anual.	— Mayor regularidad de precipitaciones y alto monto anual.
— Escasa o nula nubosidad.	— Alta nubosidad.
— Humedad atmosférica muy baja.	— Alta humedad atmosférica.
— Gran radiación solar directa.	— Moderada radiación y a veces casi nula.
— Temperaturas nocturnas inferiores a cero grado durante todo el año.	— 9,5 a 10 meses con temperaturas nocturnas inferiores a 0°C.
— Amplia variación de la temperatura durante el día.	— Variación moderada de la temperatura durante el día.
— Presencia frecuente del viento.	— Presencia moderada de la acción del viento excepto en sectores muy altos y abiertos.
— Rol moderado del factor exposición de vertientes.	— Gran importancia del factor exposición de vertientes sobre las precipitaciones y el viento.
— Suelos muy sueltos y esqueléticos.	— Suelos moderadamente fértiles.
— Abundancia de sales solubles en suelos.	— Escasas sales solubles.
— Presencia de herbívoros nativos.	— Escasos herbívoros nativos.
— No hay quema de vegetación.	— Quema del páramo para renovar la calidad de los pastos.
— Actividad pastoril del hombre puneño.	— Actividad pastoril y agraria de subsistencia del habitante del páramo.

Cuadro 2: Síntesis a macroescala de los factores ecológicos básicos que caracterizan a áreas representativas de las zonas de estudio

Sector	Cotopaxi: Vertiente Occidental	Cotopaxi: Vertiente NE	Parinacota	Guallatiri
Vegetación	Matorral-Pastizal	Pradera graminal (páramo)	Tolar-Pajonal (bofedal)	Pajonal-Llaretal (queñoal)
Altitud	3860-3950 s.n.m.	3950-4300	3950-4600	4000-4800
Suelo	Entic-Dystrandept	Dystic cryan dept	Inceptisold lí- ticos	Inceptisold vitrics
Pendiente	5% - < 70%	50% - > 70%	10% - > 40%	50% - 75%
Temperaturas medias aproximadas	6,8°C - 5,2°C	2,9° - 5°C	2,5° - 6,0°C	7,0°C
Precipitación	500-1000 mm	500 mm	280-300 mm	< 200 mm
Acción humana	Quemas de pastizal. Leña-carboneo Pastoreo Turismo Parque Nacional	Obras de infraestructura. Turismo Acumulación de desechos	Obras de infraestructura. Turismo: Parque Nacional Libre pastoreo	Libre pastoreo Extracción de leña Explotación de salares.

*Datos climáticos: para Chile, Weischet 1970 y Oficina Meteorológica de Chile y para Ecuador, Oficina Meteorológica del Ecuador.

Cuadro 3: Comparación de los tipos vegetales del páramo y la puna

Vegetación Tipo	Latit.	Pp. Anual mm	Altitud	Plantas características	Fisonomía
<i>Bosque andino de neblina páramo inf.</i>	0-3,3°S	+ 2000	3000 a 3400 m	<i>Polylepis/Esca-llonia</i>	Bosque bajo 3-6 m
<i>Tolar prepuna</i>	18-23°S	20-60	3000 a 3800 m	<i>Baccharis/Fa-biana/Ades-mia/Ephedra</i>	Matorral abierto 0,65 - 1 m
<i>Páramo húmedo páramo</i>	0-2,5°S	1500-2000	3400 a 4000 m	<i>Stipa/Festuca</i>	Pastizal cerrado 60-150 cm
<i>Coironal-pajonal puna</i>	18-21°S	80-120	3800 a 4600 m	<i>Festuca/Stipa Distichlis</i>	Estepa de hier-bas y gramí-neas: 0,40-0,80 m
<i>Bofedal vega andina, turba.</i>	18-20°S	200	4000 a 5000 m	<i>Oxchylloe/Carex Festuca/Patosia</i>	puna húmeda o comunidad edáfica: 0,20-0,40 m
<i>Páramo frío pastizal altoandino</i>	0-1,30°S	500-1000	4000 a 4800 m	<i>Pernettya/Ep-hedra/Calceo-laria</i>	Pradera alto an-dina 0,20-0,40 m
<i>Veget. altoandina llaretal</i>	18-19,5°	> 100	4600 a 5300 m	<i>Senecio/Mulli-num/Azorella/Laretia</i>	Comunidades en cojín: 2-10 cms.

Cuadro 4: Ejemplo de una tabla resumen de líneas de extensión de muestras a altitudes y vertientes comparables

Altitud m.s.n.m.	Ecosistema: P U N A			P A R A M O					
	Sector W. Salar de Surire			Sector Vn. Cotopaxi			Sector Vn. Rumiñahui		
	Nº de líneas		Total ms. mues-treados	Nº de líneas		Total ms. mues-treados	Nº de líneas		Total ms. mues-treados
	Arbustos	Hierbas		Arbustos	Hierbas		Arbustos	Hierbas	
3.900	1	5	30	—	3	15	3	3	45
4.000	—	—	45	5	3	15	4	4	60
4.100	1	3	45	3	5	55	4	4	60
4.200	—	5	45	—	5	55	1	3	25
4.300	1	4	50	—	5	25	4	4	60
4.400	2	3	45	—	5	25	—	2	20
4.500	—	3	45	—	5	25	—	—	—
Totales	5	23		8	31		16	20	
	Individuos: 28		305	Individuos: 39		215	Individuos: 34		270

Muestreos = Julio de 1980

M u e s t r e o s = Agosto de 1982

Cotopaxi el estrato herbáceo adquiere una talla promedio de 30 cms de alto, aunque las plantas con mayor abundancia y frecuencia relativa corresponden a individuos que no sobrepasan los 8 cms de alto en muestreos efectuados por nosotros a los 4.200 metros en laderas occidentales de este volcán. A su vez el I.V.I. baja levemente con el ascenso altitudinal para las especies representativas (Cuadro 5 y Fig. 10).

En una síntesis de muestreos del estrato arbustivo de este mismo volcán estrato y realizado a

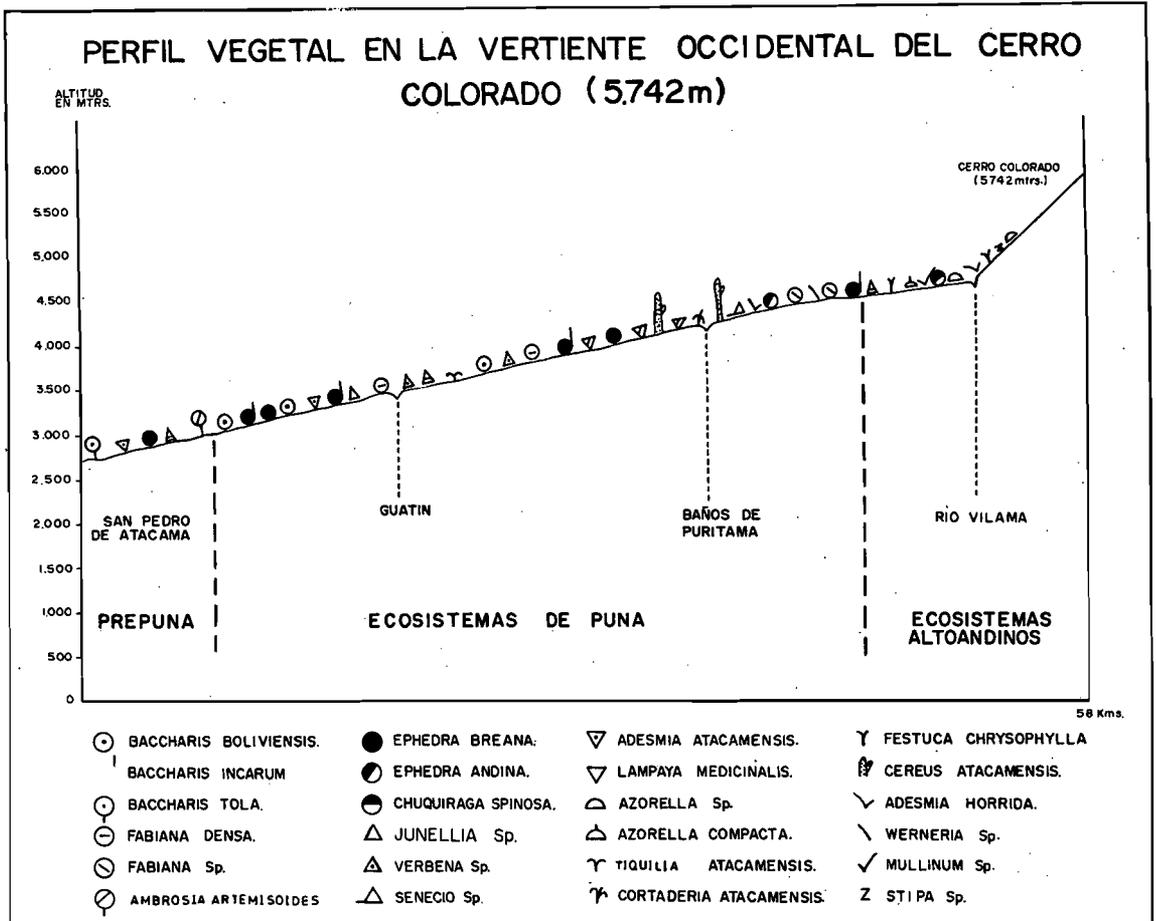


Fig. 9

los 4.000 m.s.n.m., observamos que la fisonomía de las plantas aquí demuestran un mayor desarrollo altimétrico —60 cms de alto promedio— y el I.V.I. individual de las especies es mayor que el de los componentes del estrato herbáceo localizado 200 metros más arriba. Sin embargo llama la atención que es una hierba (*Stipa ichu*) y no un arbusto quien alcanza aquí los mayores porcentajes de abundancia, frecuencia y dominancia relativas en el área muestreada y por tanto adquiere un alto I.V.I. entre los 3.900 y 4.000 m en la vertiente noroccidental del Cotopaxi (Cuadro 6 y Fig. 11). Deducimos que una de las probables explicaciones de este hecho, es la función ecológica de esta especie caracterizada por ejemplo por la amplia distribución tanto altitudinal como latitudinal que posee esta gramínea en el reino floral andino. Por otra parte observamos que esta es una de las tantas plantas que forman parte de las amplias zonas de ecotonos que existen en el páramo ecuatorial y cuyos gradientes altimétricos están muy deformados a causa sobre todo de la acción antrópica.

En los sectores de la puna chilena, el análisis de los datos nos entregó —por ejemplo en el área de Puripica-Vilama-Cerro Colorado— valores relativamente bajos del I.V.I. de las especies censadas en el estrato herbáceo, a excepción de las arbustivas, en una época determinada del año (Cuadro 7). Esperamos, en futuras campañas de terreno a efectuar en otra estación climática, poder confrontar nuevos análisis de censos con estos parámetros y arribar así a conclusiones un poco más definitivas. En esta misma área, el I.V.I. en relación a la distribución altitudinal de las especies arbustivas indicadoras, muestra un porcentaje relativamente homogéneo aunque bajo, para tres plantas representativas tanto de la puna como del piso altoandino: *Festuca chrysophylla*, *Werneria sp.* y *Baccharis incarum*, demostraron una distribución porcentual de abundancia, frecuencia y dominancia relativas de un 20 a 30% entre los 3.700 y los 4.300 metros (Fig. 12). En la región montañosa del Salar de Surire en cambio, pudimos comprobar la existencia de un I.V.I. con

un porcentaje más significativo para las especies indicadoras de la formación quienes aún encuentran un ambiente adecuado por sobre los 4.000 s.n.m. Notable es aquí observar, en algunas zonas rocosas y de abrupta pendiente, la presencia de *Polylepis tarapacana* el único árbol de la puna y los altos Andes (Fig. 13).

Cuadro 5: Resumen de Datos Sinecológicos e Índice de Valor de Importancia
Sector: Cotopaxi Altitud: 4.200 m.s.n.m. Estrato: herbáceo Fecha: 6-VIII-82

ESPECIE	FAMILIA	Altura cms observada	Abundancia relativa %	Frecuencia relativa %	Dominancia relativa %	Índice de valor de I%
<i>Plantago nubigena</i>	Plantaginaceae	1	37.50	2.08	61.73	33.80
<i>Stipa</i> sp.	Graminae	4	40.71	6.25	8.11	8.35
<i>Werneria nubigena</i>	Compositae	3	11.09	8.33	2.84	7.42
<i>Azorella pedunculata</i>	Umbelliferae	2	6.59	6.25	2.73	6.18
<i>Geranium multipartitum</i>	Geraniaceae	2	4.13	2.08	7.10	4.43
<i>Lupinus microphyllus</i>	Leguminosae	12	1.31	6.25	2.87	3.47
<i>Hipochaeris sesiflora</i>	Compositae	2	2.44	6.25	0.70	3.13
<i>Pernettya postrata</i>	Ericaceae	2	2.81	6.25	0.21	3.09
<i>Diplostephium</i> sp.	Compositae	3	3.0	6.25	2.91	3.90
<i>Chuquiraga insignis</i>	Compositae	62	1.12	4.16	3.32	2.86
<i>Alchemilla orbiculata</i>	Rosaceae	2	1.69	6.25	1.16	2.70
<i>Muehlenbeckia vulcanica</i>	Polygonaceae	1	3.0	4.16	1.23	2.46
<i>Luzula racemosa</i>	Juncaceae	3	3.38	6.08	1.86	2.44
<i>Plantago linearis</i>	Plantaginaceae	3	4.32	4.08	0.88	2.44
<i>Steroacaulon speciosum</i>	Cladionaceae	2	1.31	4.16	0.64	2.93
<i>Halenia weddeliana</i>	Gentianaceae	2	1.31	4.16	0.21	1.89
<i>Gentianella cerastioides</i>	Gentianaceae	3	0.93	4.16	0.03	1.70
<i>Carex</i> sp.	Cyperaceae	2	0.56	4.16	0.01	1.57
<i>Gnaphalium</i> spp.	Compositae	2	1.12	2.08	1.14	1.44

Cuadro 6: Tabla tipo para el Resumen de Datos Sinecológicos e Índice de Valor de Importancia

Sector: Vn. Cotopaxi Altitud: 4.000 m.s.n.m. Estrato: arbustivo. Fecha: 6-VIII-1982

ESPECIE	FAMILIA	Altura cms observada	Abundancia relativa %	Frecuencia relativa %	Dominancia relativa %	Índice de valor de I
<i>Stipa ichu</i>	Graminae	56	59.15	21.7	63.43	48.09
<i>Valeriana microphylla</i>	Valerianaceae	60	14.08	17.03	9.05	13.47
<i>Chuquiraga insignis</i>	Compositae	100	8.45	13.04	16.42	12.63
<i>Gynoxis buxifolia</i>	Compositae	60	4.22	13.04	3.61	6.95
<i>Senecio ericaefolius</i>	Compositae	64	4.222	13.04	0.97	6.07
<i>Baccharis odorata</i>	Compositae	78	2.81	8.60	2.86	4.75
<i>Pernettya postrata</i>	Ericaceae	51	2.81	4.34	2.60	3.25
<i>Tafalla stenophylla</i>	Compositae	75	1.40	4.34	0.89	2.21
<i>Monnina</i> sp.	Polygalaceae	74	2.81	4.34	0.12	2.42
Total:	9	5	100	100	100	100

La anatomía y la especialización ecológica de las plantas de la puna y de los altos Andes, explican de modo general su amplia y a la vez variada distribución altimétrica en estos ambientes. Las características adaptativas deben sin duda estar relacionadas con la obtención de agua, la conservación de la misma acumulándola o reduciendo la transpiración, la adecuación a suelos pobres y en pendientes aguzadas, la resistencia a temperaturas muy bajas y a veces a un intenso

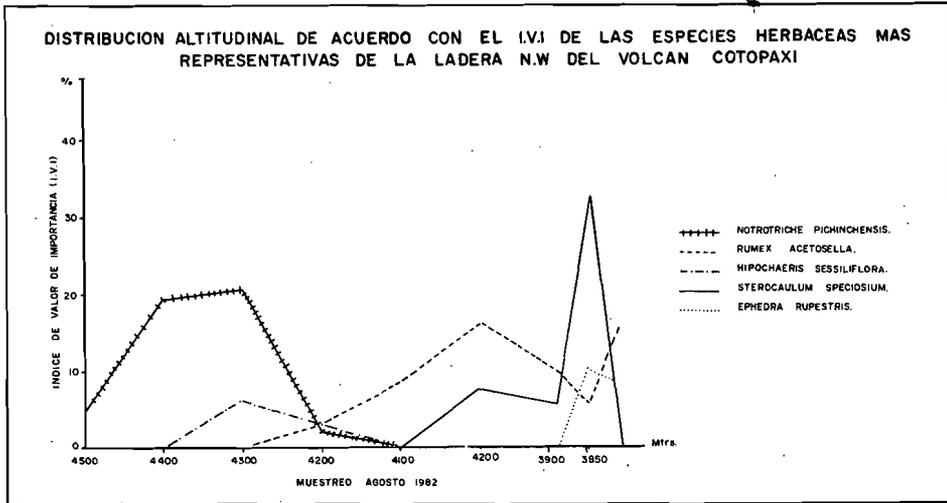


Fig. 10

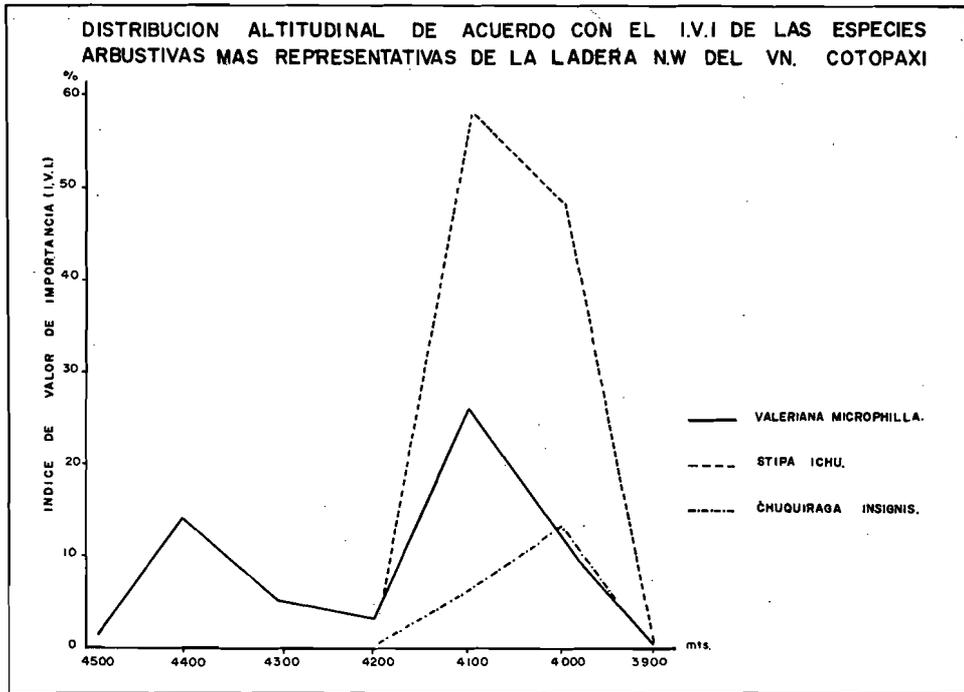


Fig. 11

viento. Sin embargo, es difícil establecer con qué factor adverso está relacionada una determinada estructura de la planta, a pesar que recientemente autores nacionales han ido publicando trabajos pioneros sobre estos aspectos.

La especialización de estos organismos vegetales ante ambientes aparentemente tan limitantes, se logra mediante funciones adaptativas de las raíces, tallos u hojas de estas plantas. CABRERA (1957-1971) cita por ejemplo el caso de *Fabiana densa* la cual posee un tallo de unos 20 cms de alto en circunstancias que tiene raíces de 2 metros de largo, mediante las cuales puede obtener agua de las capas inferiores del suelo; tallos crasos acumuladores de agua como ocurre con las cactáceas y otras plantas, y formación de cojines o de placas por crecimiento muy denso de las ramas como sucede con *Azorella compacta*, *Laretia compacta*, *Junellia sp.* y *Adesmia spp.* Ello se ha considerado como una adaptación a la sequía y el viento. El rol de este último factor lo

Cuadro 7: Tabla tipo para el Resumen de Datos Sinecológicos e Índice de Valor de Importancia
Sector: Puripica-Vilama (Cerro Colorado). Altitud: 4.100 metros. Estrato: herbáceo. Fecha: 17 julio 1977

ESPECIE	FAMILIA	Altura cms observada	Abundancia relativa %	Frecuencia relativa %	Dominancia relativa %	Índice V.I.
Baccharis incarum	Compositae	23	19.0	10.0	59.15	26.71
Fabiana densa	Solanaceae	25	8.0	9.0	22.85	13.28
Adesmia horrida	Papilionaceae	15	13.0	9.8	9.20	10.40
Parastrephia quadrangulalis	Compositae	5	4.0	5.3	0.10	3.8
Lampaya medicinalis	Verbenaceae	20	10.0	9.6	1.5	6.83
Festuca chrysophylla	Graminae	29	12.0	8.8	0.3	6.36
Pycnophyllum bryoides	Caryophyllaceae	2	5.8	9.0	1.16	5.92
Senecio rosmarinus	Compositae	5	5.0	9.0	1.46	5.15
Ephedra breana	Ephedraceae	12	7.0	7.8	1.28	4.69
Werneria glaberrima	Compositae	10	5.0	6.8	0.90	4.56
Mullinum crassifolium	Umbelliferae	10	7.0	6.5	0.69	5.96
Azorella compacta	Umbelliferae	2	4.0	6.27	1.2	4.11
Junellia sp.	Verbenaceae	10	1.2	2.27	0.08	1.09
Total			100.0	100.0	100.0	100.0

ha puesto recientemente en evidencia ENDLICHER (1982), para las plantas del páramo desértico del Ecuador.

La adaptación de las hojas también es extraordinariamente sorprendente. Ellas aparecen en un número reducido, pequeñas y coriáceas como en *Psila boliviensis*, *Baccharis incarum*, *Fabiana densa* y *Junellia seriphioides* (Cabrera 1971). Otras veces pueden encontrarse plantas con hojas carnosas, de bordes enroscados espiniformes y rígidas, lo cual les permite reducir la transpiración y de defensa contra los herbívoros, como puede ser el caso de *Chuquiraga atacamensis*, o poseer hojas escamiformes, densas y apretadas contra el tallo, el cual frecuentemente se halla cubierto de pelos lanosos, de manera que entre la hoja y el tallo se forma una cámara donde la humedad es mayor y los cambios de temperatura menos marcados. Este tipo de hojas se encontraría según CABRERA (1971) y VILLAGRÁN *et. al.*, (1981) en *Parastrephia quadrangularis* y en *Azorella compacta* en nuestros ambientes puneños.

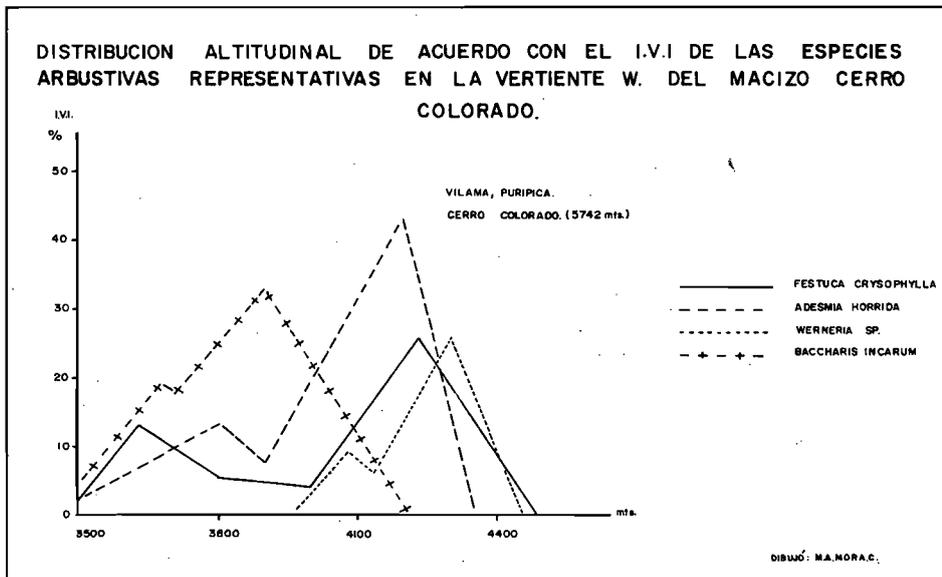


Fig. 12

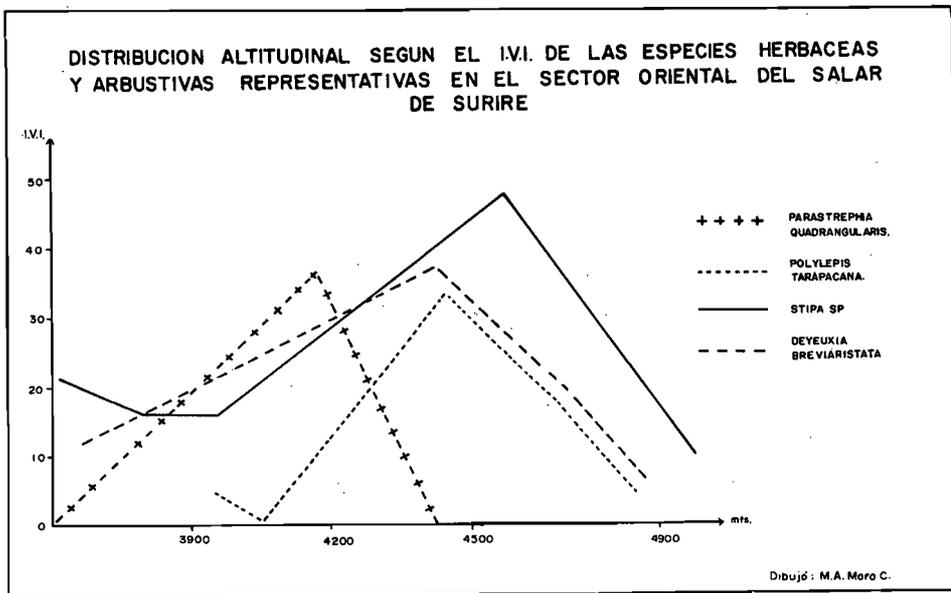


Fig. 13

CONCLUSIONES

Las conclusiones de este primer estudio comparativo en estos dos ambientes tropandinos, parecen claras aunque no son suficientemente precisas.

Resalta en primer término la *diferenciación de tipos fisionómicos en la puna y en el páramo*. Las formaciones vegetales se adaptan perfectamente a condiciones ecológicas propias de climas de altura, tanto en ambientes secos como húmedos. Luego, la flora de estos ecosistemas es distinta —con muy pocas excepciones— y en ambos las especies desarrollan modos de vida singulares en relación con las características de sus biotopos.

En la puna y el páramo, es evidente la peculiar adaptación, de las plantas como comunidades o como individuos a las duras condiciones abióticas de sus respectivos medios ecológicos. Sin embargo las características particulares de estos procesos en cada especie, son aún muy desconocidas. Más lejano aún parece estar este conocimiento cuando comprobamos la escasez *in situ* de estaciones registradoras del clima y de datos del suelo de que adolecen la mayoría de los sistemas cordilleranos en el continente.

Se ha comprobado que *es muy difícil manejar una tipología única para los diferentes ambientes del páramo*. Numerosos autores han propuesto clasificaciones y, ni aun utilizando criterios similares, estas divisiones fitogeográficas y botánicas son plenamente coincidentes. Esto dificulta notablemente establecer rangos comparativos entre las formaciones vegetales de la puna y del páramo, las cuales —en una primera conclusión— podríamos decir que *fitoecológicamente son distintos*. Por otra parte en la puna chilena, se puede proponer divisiones más precisas de sus ambientes naturales probablemente, entre otras causas, debido a que en ellos se desarrollan caracteres ecológicos más estables, entre ellos la sequedad por ejemplo.

Fisionómicamente, las comunidades vegetales de los páramos constituyen agrupaciones más extensas y densas que aquéllas de la puna. Hemos visto que la frecuencia de arbustos es mayor en las cordilleras del Ecuador y que la talla media de las especies arbustivas, sobrepasa los 50 cms en el páramo, en tanto que llega sólo a unos 30 cms en la puna. A su vez el índice de valor de importancia de las herbáceas, también es más representativo en los ambientes parameros que en los puneños.

A nivel de familia, las especies arbustivas de la puna sólo se repiten en una proporción reducida en los ambientes andinos del Ecuador; considerando que la mayoría de los arbustos del páramo poseen una distribución latitudinal muy vasta, desde Venezuela hasta el norte del Perú.

La constante actividad pastoril y agrícola del hombre andino del páramo y de la puna dificultan todavía más la posibilidad de realizar estudios, dentro de un marco permanentemente natural de estos ecosistemas. No obstante debemos consignar que en la puna chilena, se

desarrolla una relación hombre-ambiente más próxima a un equilibrio ecológico por cuanto aquí la presión humana es menor que en el páramo ecuatoriano.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a la profesora *Carolina Villagrán*, de la Facultad de Ciencias Básicas, la minuciosa revisión y sugerencias al presente manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELE, G. 1981. Zonificación altitudinal morfológica e hídrica de la vertiente andina occidental en la región limítrofe chileno-peruana. R. Geogr. Norte Grande. 8: 3-36.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1964 *Pflanzensoziologie*. (3ª. ed.) Springer V. Wienne.
- CABRERA, A. 1957. La vegetación de la Puna Argentina. R. Invest. Agrícolas 11: 317-412.
- CABRERA, A. 1968. Ecología Vegetal de la Puna. Colloquium Geogr. Universidad de Bonn. 9: 91-116.
- CABRERA, A. 1968. Fitogeografía de la República Argentina. Bol. Soc. Argentina de Botánica. 14: 1-42.
- CANFIELD, R.H. 1962. *Sampling Ranges by the Line Interception Method. Plant cover Composition-Density Degree of Forage Use* (reed.) Res. Rep.: 4 U.S.D.A. For serr. South-western For Range Exp.
- CZAJKA, W. 1968. *Los perfiles vegetales entre Alaska y Tierra del Fuego*. Proc. UNESCO México "Symposium" Geocology of the Mountainous regions of the Tropical Americas.
- ENDLICHER, W. 1982. Ein Vergleich der anemometrischen Bedingungen in äquatorialen und nord hemisphärisch-aussertropischen Hochgebirgen im Hinblick auf ihre ökologische Relevanz. Der Tages und Jahresgang der Wind geschwindigkeit den Hochanden von Ecuador. Freiburger Geogr. Hefte. 18: 157-168.
- HARLING, G. 1978. The vegetation Types of Ecuador: a Brief Survey, *In: Tropical Botany*. K. Larsen and L.B. Holm Nielsen Eds. N. York 153-174.
- LAUER, W. 1975. Von Wessen der Tropen. Steiner Verlag, Wiesbaden.
- LAUER, W. 1979. La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes tropicales. El Medio Ambiente Páramo. Ed. M. L. Salgado-Labourian, México: 29-43.
- MANN, G. 1966. *Bases ecológicas de la explotación agropecuaria en América Latina*. Depto. Asis. Cient. OEA WASHINGTON.
- QUINTANILLA, V. 1976-77. Zonación altitudinal de la vegetación en el Norte árido chileno, a la latitud del Trópico de Capricornio. R. Norte Grande. 5: 17-39.
- QUINTANILLA, V. 1983. Observaciones fitogeográficas en el páramo de la cordillera oriental del Ecuador. Bol. Inst. Francés de Est. Andinos. (1-2): 55-74.
- TROLL, C. 1958. Zur Physiognomik der Tropengewäusche. Jahresber. d. Ges. von Freunden und Förderen der Rheinischen F., Universität. Bonn.
- TROLL, C. 1959. Die Tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. Bon. Geogr. 25: 1-93.
- VILLAGRÁN C. J. ARMESTO & K. ARROYO. 1981. Vegetation in a high Andean transect between Turi and Cerro León in Northern Chile. Vegetation 48: 3-16.
- WEBER, H. 1963: *Über die vegetation der hochandinen paramos*. Jb. Ver. Schutz Alpenfl. und Tiere. München.
- WEBER, H. 1969. *Zur natürlichen vegetations Gliederung von Südamerika*.
- WEISCHET, W. 1970. *Chile, seine Länderkundliche, individualität und struktur*. vol. I. Wissensch. buchgesellsch. Darmstadt.

APÉNDICE

LISTA DE ESPECIES REPRESENTATIVAS DE LOS ECOSISTEMAS DE LA PUNA CHILENA ENCONTRADAS EN LAS ÁREAS DE ESTUDIO (Vn. Parinacota, Vn. Gualatiri-sector Salar de Surire, Cerro Colorado).

FAMILIA	ESPECIES
SOLANACEAE	Fabiana densa var. ramulosa Fabiana denudata Fabiana deserticola Fabiana viscosa
COMPOSITAE	Werneria glaberrima Diplostelyium meyenü Chuquiraga kuschelli Baccharis boliviensis

CHENOPODIACEAE	<i>Atriplex microphyllum</i>
ROSACEAE	<i>Polylepis tarapacana</i>
CRUCIFERAE	<i>Sisymbrium philippianum</i>
GRIMINAE	<i>Festuca orthophylla</i> <i>Stipa leptostachya</i> <i>Stipa venusta</i> <i>Deyeuxia breviaristata</i> <i>Festuca ortophylla</i> <i>Cortaderia atacamensis</i> <i>Distichlis sp.</i> <i>Stipa ichu</i> <i>Stipa sp.</i>
INULEAE	<i>Gnaphalium lacteum</i>
SENECIONEAE	<i>Senecio phylloleptus</i> <i>Senecio olivaceobracteatus</i> <i>Senecio rosmarinus</i> <i>Senecio candollü</i>
GERANIACEAE	<i>Balbisia sp.</i>
OXALIDACEAE	<i>Oxalis aff. exigua</i>
CARIOPHYLLACEAE	<i>Pycnophyllum bryoides</i>
UMBELLIFERAE	<i>Mulinum crassifolium</i> <i>Azorella compacta</i> <i>Laretia sp.</i>
CACTACEAE	<i>Moleanthocereus chilensis</i> <i>Opuntia sp.</i>
CYPERACEAE	<i>Oxychloe andina</i> <i>Carex sp.</i>
VERBENACEAE	<i>Lampaya medicinalis</i>
ILLECEBRACEAE	<i>Cardionema sp.</i>
MUTISIAEAE	<i>Chuquiraga spinosa</i>
EPHEDRACEAE	<i>Ephedra breana</i> <i>Ephedra sp.</i>
ASTEREAE	<i>Baccharis incarum</i> <i>Diplostephium sp.</i>
PAPILIONACEAE	<i>Adesmia horrida</i> <i>Adesmia atacamensis</i>
BORAGINACEAE	<i>Coldenia atacamensis</i>
LABIATAE	<i>Satureja parvifolia</i>
KRAMERIACEAE	<i>Krameria iluca</i>

LISTA DE ESPECIES COLECTADAS EN EL PÁRAMO.
Sector Volcánes Cotopaxi y Rumiñahui.

FAMILIA	ESPECIES
CARIOPHYLLACEAE	<i>Arenaria sp.</i>
COMPOSITAE	<i>Baccharis caespitosa var. alpina</i> <i>Baccharis odorata</i>

	Bidens humilis
	Culcitium nivale
	Chuquiraga insignis
	Erigeron pinnatus
	Hipochoeris sessiliflora
	Gnaphalium sp.
	Gynoxis buxifolia
	Senecio ericaefolius
	Senecio humboldtianus
	Tafalla stenophylla
	Werneria humilis
	Werneria nubigena
	Werneria linearis
	Werneria sp.
CRUCIFERAE	Braya sp.
	Draba ovobata Benth.
	Draba sp.
CYPERACEAE	Carex sp.
EPHEDRACEAE	Ephedra rupestris
ERICACEAE	Perpettya postrata
	Vaccinium aff. floribundum
GENTIANACEAE	Gentiana sedifolia
	Gentianella cerastioides
	Geranium purpureum
GRAMINAE	Festuca myurus L.
	Distichlis tolimensis
	Cortaderia nitida
	Bromus sp.
	Festuca sp.
	Stipa ichu
JUNCACEAE	Luzula racemosa
LEGUMINOCEAE	Lupinus microphyllus
PLANTAGINACEAE	Plantago linealis
	Plantago nubigena
POLYGONACEAE	Muehlenbeckia vulcanica
	Rumex acetosella
LYCOPODICEAE	Lycopodium sp.
ORCHIDACEAE	Orchis sp.
ROSACEAE	Alchemilla orbiculata
	Lachemilla hirsuta
	Polylepis lanuginosa
RUBIACEAE	Galium sp.
SCROPHULARIACEAE	Bartsia brevifolia
	Castilleja fissifolia
	Siptorpha pichinchensis
UMBELLIFERAE	Azorella pedunculata
	Azorella sp.
	Eryngium sp.
VALERIANACEAE	Valeriana microphylla
ASTEREAE	Dipostephium sp.
HELECHOS	Grammitis moniliforme
	Polypodium sp.
	Polystichum sp.