

# **Colloquium Geographicum**

ISSN 0588-3253

Band 9

## **Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas**

## **Geo-ecologia de las regiones montañosas de las Americas tropicales**

**Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium  
August, 1 - 3, 1966**

**organized under the sponsorship of the UNESCO  
Natural Resources Research Division  
in connection with the Latin America Regional Conference  
(LARC) of the International Geographical Union**

by  
**Carl Troll**

1968

Bonn

GEO-ECOLOGY OF THE MOUNTAINOUS REGIONS  
OF THE TROPICAL AMERICAS

GEO-ECOLOGIA DE LAS REGIONES MONTAÑOSAS  
DE LAS AMERICAS TROPICALES

# Colloquium Geographicum

herausgegeben vom Geographischen Institut der Universität Bonn  
durch C. Troll, H. Hahn, W. Kuls, W. Lauer  
Schriftleitung: W. Eriksen

---

Band 9

## GEO-ECOLOGY OF THE MOUNTAINOUS REGIONS OF THE TROPICAL AMERICAS

## GEO-ECOLOGIA DE LAS REGIONES MONTAÑOSAS DE LAS AMERICAS TROPICALES

Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium  
August, 1 — 3, 1966  
organized under the sponsorship of the UNESCO  
Natural Resources Research Division  
in connection with the Latin America Regional Conference (LARC)  
of the International Geographical Union

by  
Carl Troll



1 9 6 8

---

In Kommission bei  
Ferd. Dümmlers Verlag · Bonn

**GEO-ECOLOGY OF THE MOUNTAINOUS REGIONS  
OF THE TROPICAL AMERICAS**


**GEO-ECOLOGIA DE LAS REGIONES MONTAÑOSAS  
DE LAS AMERICAS TROPICALES**

With 129 figures and 10 tables

Edited by  
Carl Troll



In Kommission bei  
Ferd. Dümmlers Verlag · Bonn

 ümmlerbuch 7409

Gedruckt mit Unterstützung der UNESCO

Alle Rechte vorbehalten

Satz und Druck: Buchdruckerei Ph. C. W. Schmidt, 853 Neustadt a. d. Aisch

## CONTENTS

Preface by C. Troll . . . . .	8
Preparations . . . . .	9
Proceedings . . . . .	10
Palabras de introducción por W. Lauer . . . . .	12
Discurso de introducción por C. Troll . . . . .	13
Conferencias- Papers . . . . .	15
CARL TROLL: The Cordilleras of the Tropical Americas. Aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology . . . . .	15
HEINZ LÖFFLER: Tropical high-mountain lakes. Their distribution, ecology and zoogeographical importance . . . . .	57
HANS KINZL: La glaciación actual y pleistocénica en los Andes Centrales . . . . .	77
ANGEL L. CABRERA: Ecología vegetal de la Puna . . . . .	91
WILLI CZAJKA: Los perfiles vegetales de las Cordilleras entre Alaska y Tierra del Fuego . . . . .	117
STEFAN HASTENRATH: Certain aspects of the three-dimensional distribution of climate and vegetation belts in the mountains of Central America and Southern Mexico . . . . .	122
STEFAN HASTENRATH: Recent climatic fluctuations in the Central American area and some geo-ecological effects . . . . .	131
WILHELM LAUER: Problemas de la división fitogeográfica en América Central . . . . .	139
GERARDO BUDOWSKI: La influencia humana en la vegetación natural de montañas tropicales americanas . . . . .	157
JOSE CUATRECASAS: Paramo vegetation and its life forms . . . . .	163
THOMAS VAN DER HAMMEN: Climatic and vegetational succession in the Equatorial Andes of Colombia . . . . .	187
ERNESTO GUHL: Los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá. Su ecología y su importancia para el régimen hidrológico de la misma . . . . .	195
ARTURO E. CORTE: Frost action and soil sorting processes. Their influence in the surface features of the tropical and sub-tropical high Andes . . . . .	213
Discurso de clausura del simposio por W. Lauer . . . . .	221
Appendix: List of authors . . . . .	223

## P R E F A C E

In view of the rapid and steady increase in ecological research and methods in the world and the mutual services which geography and ecology render to each other, the Department of Advancement of Science/Natural Resources Research Division/UNESCO decided early in 1965 to hold a small geo-ecological symposium in conjunction with the Latin America Regional Conference (LARC) of the International Geographical Union to be held at the beginning of August 1966 in Mexico City.

The undersigned, a member of the UNESCO Advisory Committee on Natural Resources Research and Vice-President of the International Geographical Union, was asked by UNESCO to assume responsibility for the scientific organization of the meeting. The fact that in the tropical Cordillerean countries of Latin America from Mexico to Bolivia both the population and agricultural activities are concentrated mainly in the cooler, healthier belts of the *Tierra templada* and *Tierra fria*, combined with the fact that the ecological conditions in these belts have been investigated much less thoroughly than those in the tropical lowlands of America, Africa, and Asia led to the proposition of the topic "Geo-ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas".

Considering the relatively limited financial support on the part of UNESCO it was not easy to bring together a competent team for this first step into such a comprehensive interdisciplinary programme on this subject. Not only were such different fields as geography, botany, zoology, pedology, meteorology, hydrology, limnology, glaciology, etc. to be taken into consideration, but also scientists from several different countries, particularly from Latin America, were to take an active part. The result was that 14 papers were presented by specialists from 9 countries: Argentina, Austria, Colombia, Costa Rica, Germany, Mexico, the Netherlands, the United States of America, and Venezuela.

On behalf of all the fields of science interested in the concept of geo-ecology, I take this opportunity to express our gratitude to the Natural Resources Research Division of UNESCO, and to its director M. BATISSE and Dr. O. FRÄNZLE for their farsighted initiative and their assistance in the early preparatory stages. Thanks are also due to Dr. J. A. VIVO ESCOTO and Geógr. A. BASSOLS BATALLA from the Organizing Committee of the Latin America Regional Conference for the local organization and for manifold assistance during the conference. My friends and colleagues, Dr. W. LAUER, Bonn, Dr. G. BUDOWSKI, Turrialba, Dr. H. KINZL, Innsbruck, and Dr. Th. VAN DER HAMMEN, Leiden, were kind enough to preside at the meetings when an unexpected illness prevented me at the last moment from taking part. Last but not least, my sincere thanks to Dr. EVA LEUZE, who acted as my personal assistant. She was very helpful with the correspondence and preparation of the manuscripts during the preparatory stages and acted as a reporter during and after the meetings.

The Geographical Institute of the University of Bonn, under the initiative of its director, Dr. W. LAUER, made the publication of the Symposium in the series *Colloquium Geographicum* possible. Dr. W. ERIKSEN took the burden of editing it upon himself. We regret the delay in publication, which was caused by the difficulty in raising the costs of printing.

Bonn in May 1968.

CARL TROLL

## PREPARATIONS

This international and interdisciplinary symposium was planned to promote the knowledge of the geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas. It was desirable to have at this meeting representatives of various disciplines of the natural sciences and also to bring together scientists with field experience in all parts of the regions considered at the symposium.

Therefore, several experts were invited, some of whom unfortunately were unable to come. Particularly the absence of the Andean zoo-ecologists Dr. H.-W. KOEPCKE, Peru, Dr. C. B. KOFORD, USA, and Dr. O. P. PEARSON, USA, was felt with regret. The following took active part in the symposium:

- Dr. C. BOLIVAR, Mexico, entomology
- Dr. G. BUDOWSKI, Costa Rica, plant ecology
- Dr. A. L. CABRERA, Argentina, botany
- Dr. J. CUATRECASAS, USA, botany
- Dr. W. CZAJKA, Germany, geography
- Dr. Th. VAN DER HAMMEN, Netherlands, palynology
- Dr. S. HASTENRATH, USA, climatology
- Dr. H. KINZL, Austria, glaciology
- Dr. W. LAUER, Germany, geography
- Dr. H. LOEFFLER, Austria, limnology
- Dr. V. VARESCHI, Venezuela, forest-ecology
- Ing. J. L. TAMAYO, Mexico, biogeography

Only after the beginning of the symposium it was learnt that two more prospective participants could not travel to Mexico, namely Drs. GUHL and CORTE, whose papers, however, are printed. The papers of the Drs. TAMAYO, VARESCHI, and BOLIVAR are not printed, because they were published elsewhere. Dr. S. HASTENRATH had offered two papers. Both were accepted for this volume although only one was really read.

Four colleagues were kind enough to preside over the four sessions of the symposium; they were Dr. BUDOWSKI (Costa Rica), Dr. KINZL (Austria), Dr. LAUER (Germany), and Dr. VAN DER HAMMEN (Netherlands). President of the meeting was Dr. LAUER, deputy of Dr. TROLL.

Dr. TROLL's opening address to the symposium as well as his introductory lecture were recorded on tape and taken to Mexico. His assistant, Miss E. LEUZE, went to Mexico in order to assist the chairmans of the various sessions. She took a written record of the discussions, and wrote the following report on the proceedings of the symposium.



## PROCEEDINGS

The UNESCO-Symposium on the „Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas“ was held in conjunction with the IGU Latin American Regional Conference in Mexico-City, 1—3 August 1966. The meetings took place at the Unidad de Congresos del Centro Médico del Instituto Mexicano del Seguro Social, Av. Cuauhtémoc No. 300, México 7, D. F.; simultaneous interpretation (English and Spanish) of lectures and discussions during the symposium was provided by the Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística.

The symposium was opened on Monday, 1 August 1966, 9 a. m., by Señor A. BASSOLS BATALLA from the Organizing Committee, IGU Latin American Regional Conference, who welcomed the participants on behalf of the local organizers. Señor BASSOLS BATALLA announced that Dr. C. TROLL (Bonn, Germany) was unable to come to Mexico because of his ill health. He remembered very vividly the way Dr. TROLL had presided over meetings and discussions at earlier occasions.

### *Session I* (Monday, 1<sup>st</sup> August 1966, 9—12 a. m.):

Dr. W. LAUER (Bonn, Germany) took the chair and spoke a few words of introduction to the symposium and the first session. This was followed by a tape-recording of Dr. TROLL's opening address, in which he greeted the audience and explained the purpose of the symposium as an interdisciplinary meeting of specialists in various fields of the natural sciences discussing the ecological phenomena characteristic of the mountainous regions of the tropical Americas. After this, a tape-recording of Dr. TROLL's introductory lecture on „The Cordilleras of the tropical Americas. Aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology“ was heard. The accompanying slides were shown by Miss E. LEUZE (Bonn, Germany). The second paper read was by Ing. J. L. TAMAYO et alter (Mexico-City) on „Discusión sobre una carta base para el estudio de las provincias biogeográficas y el uso del suelo en México“.

### *Session II* (Monday, 1<sup>st</sup> August 1966, 2 p. m.—6 p. m.):

In the afternoon session Dr. Th. VAN DER HAMMEN (Leiden, Netherlands) was in the chair. Papers read included: Dr. H. LOEFFLER (Vienna, Austria): „Tropical high mountain lakes, their distribution, ecology and zoogeographical importance“; Dr. H. KINZL (Innsbruck, Austria): „La glaciación actual y pleistocénica de los Andes centrales; Dr. A. L. CABRERA (La Plata, Argentina): „Ecología de la Puna“. Slides were shown to illustrate the lectures, and each paper was followed by discussion.

### *Session III* (Tuesday, 2<sup>nd</sup> August 1966, 9 a. m.—2 p. m.):

This session was presided by Dr. H. KINZL (Innsbruck, Austria), and the following papers were presented: Dr. W. CZAJKA (Göttingen, Germany): „Los perfiles vegetales de las cordilleras entre Alaska y Tierra del Fuego“ — a coloured vege-

tation profile of about 20 ft. in length was shown; Dr. S. HASTENRATH (Milwaukee, Wis., USA): „Certain aspects of the three-dimensional distribution of climate and vegetation belts in the mountains of Central America and southern Mexico“ — with slides; Dr. W. LAUER (Bonn, Germany): „Problemas de la división fitogeográfica en América Central“ — with slides; Dr. G. BUDOWSKI (Turrialba, Costa Rica): „La influencia humana en la vegetación natural de montañas tropicales americanas“ — with slides. The papers of this session were followed by long and interesting discussions.

*Session IV* (Wednesday, 3<sup>rd</sup> August 1966, 9 a. m.—2 p. m.):

Dr. G. BUDOWSKI (Turrialba, Costa Rica) was in the chair. Papers were read by: Dr. J. CUATRECASAS (Washington D. C., USA): „Paramo vegetation and its life forms“ — with slides; Dr. Th. VAN DER HAMMEN (Leiden, Netherlands): „Climatic and vegetational succession in the equatorial Andes of Columbia“ — with slides; Dr. V. VARESCHI (Caracas, Venezuela): „Comparación de selvas neotropicales y paleotropicales a base del espectro de bióticos“ — with illustrations. At the request of the local organizers, Dr. C. BOLIVAR (Mexico-City) read a paper on the distribution of certain insects found on the Mexican volcanoes. Dr. L. E. RODIN (Leningrad, UdSSR) who was prevented from attending the symposium had asked to display his „Vegetation map of South America“ (published in „Physical-Geographic Atlas of the World“, Moscow 1964) for discussion by the audience; the map was shown.

At the end of the last session, Dr. H. KINZL proposed to send a telegram to Dr. TROLL to thank him for the trouble he has taken in preparing the symposium and to express the participants' regret that he had been prevented from presiding over the symposium.

Then Dr. LAUER summed up the events and closed the „Symposium on the geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas“ thanking UNESCO, who had initiated the symposium and had given a generous grant toward travel expenses of participants; his thanks were also due to all participants who have made the symposium a success by their contributions and discussions; furthermore, Dr. LAUER mentioned Señor BASSOLS BATALLA and Dr. VIVO ESCOTO of the Organizing Committee of the IGU Latin American Regional Conference, and last not least the audience — mainly geographers attending the Latin American Regional Conference — who have shown their interest in the problems of the symposium taking part in the discussions.

During lectures, there used to be an audience of about 30—50 scientists many of whom joined in the discussions.

## PALABRAS DE INTRODUCCION

WILHELM LAUER

Señoras y Señores,

Les suplico que me permitan que haga uso de la palabra en lugar del Dr. TROLL. Desgraciadamente, razones de salud han impedido que él realizase el viaje a México para presidir este simposio. Sus experiencias de muchos años en todas las altas montañas de la tierra han hecho madurar la idea de discutir en esta conferencia regional latinoamericana, y en relación con la UNESCO, los problemas de la ecología de las Cordilleras trópicas latinoamericanas en amplia vista delante de un público de expertos.

No fué por pura casualidad que la UNESCO hizo preparar y organizar un simposio sobre geo-ecología en este país y esta ciudad de México. Como uno de los países en tierra americana, con sus mayores centros económicos en un nivel muy elevado y con una multitud de pisos altitudinales con su vegetación respectiva a la cual la agricultura tiene que adaptarse, México ofrece condiciones muy apropiadas para estudiar "in situ" los problemas de la geo-ecología en las montañas tropicales en especial. Por ésto estamos muy agradecidos a los científicos de México que se han hecho cargo de la organización de este simposio, y han dado la oportunidad a un gran número de expertos de intercambiar sus ideas respecto a la ecología de las Cordilleras latinoamericanas.

Como el Dr. TROLL no puede estar presente se nos ha ocurrido a pesar de ésto hacerle hablar por medio de una cinta magnetofónica, y, con permiso, voy a tocarles su discurso de introducción.

## DISCURSO DE INTRODUCCION

CARL TROLL

(por cinta magnetofónica)

Señor Presidente, Señoras y Señores,

Cuando en 1965 la UNESCO me hizo la propuesta de realizar un simposio especial sobre las Cordilleras tropicales Americanas bajo el punto de vista de la geo-ecología — en coordinación con la Conferencia Regional Latinoamericana — esta invitación estaba motivada por dos ideas e intenciones:

Primero: Con el motivo de tratar científicamente la particularidad de las condiciones ambientales para los hombres y animales en las montañas tropicales. Respecto al clima, a la vegetación y a la agricultura estas condiciones son tan distintas de las de otras partes de la tierra que merecen una investigación especial en un simposio. La mayoría de los países altos tropicales de la tierra se encuentran en América Latina: México, Guatemala, Honduras, Costa Rica, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. La mayoría de los habitantes de estos países, y con esto también los núcleos económicos de ellos se hallan en mayores alturas sobre el nivel del mar.

Segundo: El simposio debía tener un carácter interdisciplinario, debía poner en contacto geógrafos, botánicos, zoólogos, limnólogos, climatólogos y edafólogos. Esto debe expresarse por la denominación de „Geo-ecología“. La palabra „ecología“ tiene su centenario en este año. Fué creada en 1866 por el biólogo alemán E. HAECKEL, y esto para expresar las relaciones por las cuales un organismo viviente está ligado con los factores climáticos, edáficos y bióticos de su ambiente. Más tarde se empezó con el estudio sistemático de las interrelaciones de una sociedad vital para las cuales el zoólogo K. MÖBIUS creó la noción de “biocenosis” en 1877. Generalmente una biocenosis consiste en una sociedad de plantas y animales. Hasta el presente, sin embargo, sólo muy rara vez se ha logrado a llevar a cabo un análisis biocenológico completo de una sociedad vital, o sea de las plantas y de los animales y de los portadores de enfermedades epidémicas de plantas y animales.

En 1935, el botánico inglés A. G. TANSLEY creó la noción de “Ecosystem” (= “Ecosistema”). El comprendió bajo este término todo el complejo de organismos y de factores ambientales en una unidad ecológica de cualquier escala. Los elementos principales de un ecosistema son, según TANSLEY, el clima, las formas de la superficie terrestre, suelos, plantas y animales.

Algunos años más tarde, en 1938, yo mismo formulé en relación con la interpretación científica de aéreo-fotografías la disciplina de la “Landschaftsökologie” (“ecología paisajística”) como el concepto de una geografía física integral. 5 años más tarde, en 1943, el geobotánico ruso SUKATSCHOW introdujo la noción sinónima de “geobiocenología”. La “geoecología” es del mismo significado que la palabra

alemana "Landschaftsökologie" y la "geobiocenología" de la geografía rusa. Los distintos fenómenos que la geoeología tiene que tomar en cuenta son, según nuestro concepto actual, el macroclima, el subsuelo, las formas de la superficie terrestre, el suelo descompuesto, el agua subterránea y del suelo, la vegetación, la fauna, los parásitos, el topoclima, microclima y el clima del suelo. Todos estos factores se encuentran en una correlación mutua. Cuando un factor altera, todo el sistema cambia automáticamente. Y el desarrollo, la sucesión que transcurre la vegetación desde el estado inicial hasta el estado final, el llamado "climax" toca también a todos los demás elementos del ecosistema.

La geoeología debe servir a poner más de relieve nuevamente la vista sintética geográfica de la naturaleza, ya que en nuestra época sigue avanzando más y más la especialización de las ciencias con la dirección mas pronunciada hacia el estudio analítico de los fenómenos de la naturaleza. Yo estoy convencido de que una tal investigación interdisciplinaria, por la cual A. v. HUMBOLDT fué un promotor eminente en tierra americana, es una cosa necesaria, también en nuestra época moderna. Solamente por medio de la sinopsis de todos los fenómenos será posible penetrar en la médula de la naturaleza terrestre y en la esencia de los distintos países.

Muy estimadas señoras y señores míos, yo había esperado, por supuesto, poder inaugurar personalmente este simposio cuyo concepto científico me había dejado en manos la UNESCO y por cuya realización yo gozaba de la gran ayuda del Comité Organizador, especialmente de los señores Dr. Jorge Vivó Escoto y Angel Bassols Batalla. Pero, lo que me causó un gran dolor, fué que los médicos que atienden una afección del corazón sobrevenida en el último invierno, me han estrictamente prohibido realizar el viaje a la altura de México. En tiempos pasados, cuando recibí las grandes inspiraciones para la obra biológica y geográfica de mi vida y cuando América Latina fué mi segunda patria, yo he aguantado facilmente todas las alturas hasta 6000 metros. Hoy en día la fuerza mayor me obliga de concentrarme a la elaboración del material científico. — Yo saludo cordialmente a todos los colegas, colaboradores y participantes en el simposio y deseo un pleno éxito al curso del simposio y a toda la Conferencia Regional Latinoamericana.

Mis gracias a todos.

## CONFERENCIAS — PAPERS

### THE CORDILLERAS OF THE TROPICAL AMERICAS

#### Aspects of Climatic, Phytogeographical and Agrarian Ecology

CARL TROLL

In the New World the Cordilleras which extend over 15,000 kms from Alaska to Fuegomagellania provide a unique opportunity for geographers and ecologists to study the vertical arrangement of climate, plant cover, animal life, soil types, waters, and glaciers as well as land use in an uninterrupted system of mountains ranging through all latitudinal zones of the earth and transcending the snow-line in almost any latitude. ALEXANDER VON HUMBOLDT already tried to comprehend the regularity in the three-dimensional zonation of physical and biological phenomena. In 1807 he included in his work „Ideen zu einer Geographie der Pflanzen“ a profile of equatorial mountains in which all kinds of geo-physical and biological phenomena are shown in their altitudinal situations up to the snow-line. In his “Essai Politique sur le Royaume de la Nouvelle-Espagne” (1811) HUMBOLDT introduced the terms Tierras calientes, Tierras templadas, and Tierras frias to which Tierras heladas and Tierras nevadas above the snow-line are added today. In “Prolegomena de Distributione geographica Plantarum” (1817) terms such as Yunca, Champi-Yunca and Puna are contained which were used by the Quechuas of Peru.

Looking at the whole of the Cordilleras, there is a striking symmetry in both the northern and southern hemispheres, not only as regards climate — which is of course symmetrically arranged — but also as regards the orographic configuration. The fiord-coast of southern Alaska and British Columbia with its highly oceanic climate, permanent westwind, and high precipitation, its luxuriant forests, and glaciers reaching down into the sea, corresponds to the fiords, rainforests and glaciers of western Patagonia. Vancouver Island and the island of Chiloe are bordering these zones respectively (Fig. 1).

In the corresponding regions of mediterranean climate the symmetry extends even to the orographic-tectonic situation: parallel to the coast there are in North America the Coast Range, the longitudinal valley of California, the Sierra Nevada, and in South America the Cordillera de la Costa, the Valle Longitudinal de Chile, and the Cordillera de los Andes.

Finally, towards the tropical zone, on both sides of the tropics, wide intermontane basins are surrounded by the eastern and western Cordilleras, the Mexican Meseta in the north, the Altiplano of Bolivia and Peru in the south. The eastern declivity of the Mexican highland receives high orographic rainfall from NE trade-winds, while its counterpart, the eastern side of the Andes of Bolivia and Peru, receives rain from SE tradewinds. In the intermontane high-



Fig. 1. *The symmetric arrangement of Cordillerean landscapes on the Northern and Southern hemispheres.*

land basins aridity increases towards the poles. Rainfall in the Mesa Central de Mexico is as high as it is in the Titicaca-basin. Towards the north this region is followed by the interior drainage basins and bolsones of northern Mexico and Arizona and the Great Basin. In South America this region leads over to the Puna de Atacama, the most arid high-mountain region in the world. In both areas the upper limit of aridity is to be found only at great heights.

This symmetric arrangement of natural conditions extends even into the distribution of pre-Columbian civilizations. The two major old civilizations in the Americas are bound to the mountainous regions and to the piedmont of the tropical Cordilleras: they are the Peruvian civilization in South America and the Centro-American-Mexican civilization in the north. There is a marked cultural incline towards the equatorial highlands of Columbia and Ecuador on one side, and an even stronger one polewards on the opposite side.

We are used to distinguish latitudinal belts of climate, vegetation, climatic soil types, and landscape regions, and so we must differentiate in the whole length of the Cordilleras from Alaska to Cape Hoorn the vertical arrangement of climate, vegetation, animal population, soils, and landscape patterns and show the regularity of their distribution and try to understand their ecological setting. The synopsis of the various factors builds up into a three-dimensional picture which is a prerequisite for the understanding of the geographical and ecological aspects of nature in this part of the world.

In future, atlases should not only show horizontal presentations of mountainous regions in maps, they should also take up a practice A. VON HUMBOLDT suggested for the "Physikalischer Atlas" by BERGHAUS to illustrate the vertical zonation of mountains by profiles.

Even today the opinion that the same temperature zones arranged horizontally in belts from the equator to the poles correspond exactly with the vertical stratification of temperature in tropical mountains, is widely spread and to be read especially in biological books. Textbooks on the ecology of tropical mountains still use the terms of Canadian Zone, Hudsonian Zone and Arctic-Alpine Zone which were introduced by C. H. MERRIAM in 1898 for use in northern North America<sup>1</sup>). In "Animal Ecology" by ALLEE, EMERSON et al., a profile is to be found where the tropical mountain forest is topped by "alpine Tundra"<sup>2</sup>). A comparison between landscape belts from the equator to the poles and vertical mountain zones in Ecuador as the one drawn by the Ecuatorian scientist ANDRADE MARIN<sup>3</sup>) may result in a wrong conception of the ecology of the region (Fig. 2). This simplified vision is no longer valid if one only considers the two subtropical belts of aridity which ascend to great heights in the mountains, while they separate the moist woodlands of the temperate zone and the tropical forests in the horizontal succession of climato-ecological belts. When A. VON HUMBOLDT saw and studied the peculiar vegetation of the paramos above the mountain and cloud forests, he noted that „no zone of alpine vegetation in temperate or cold latitudes can be compared to that of the paramos in the tropical Andes.“

The fundamental difference between temperate and cold latitudes of the northern hemisphere and temperate and cold altitudinal regions in the tropics is based on the diverse temporal nature of temperature in both these areas<sup>4</sup>). In high latitudes the contrast of a cold winter and a warm summer rules the ecological activity of



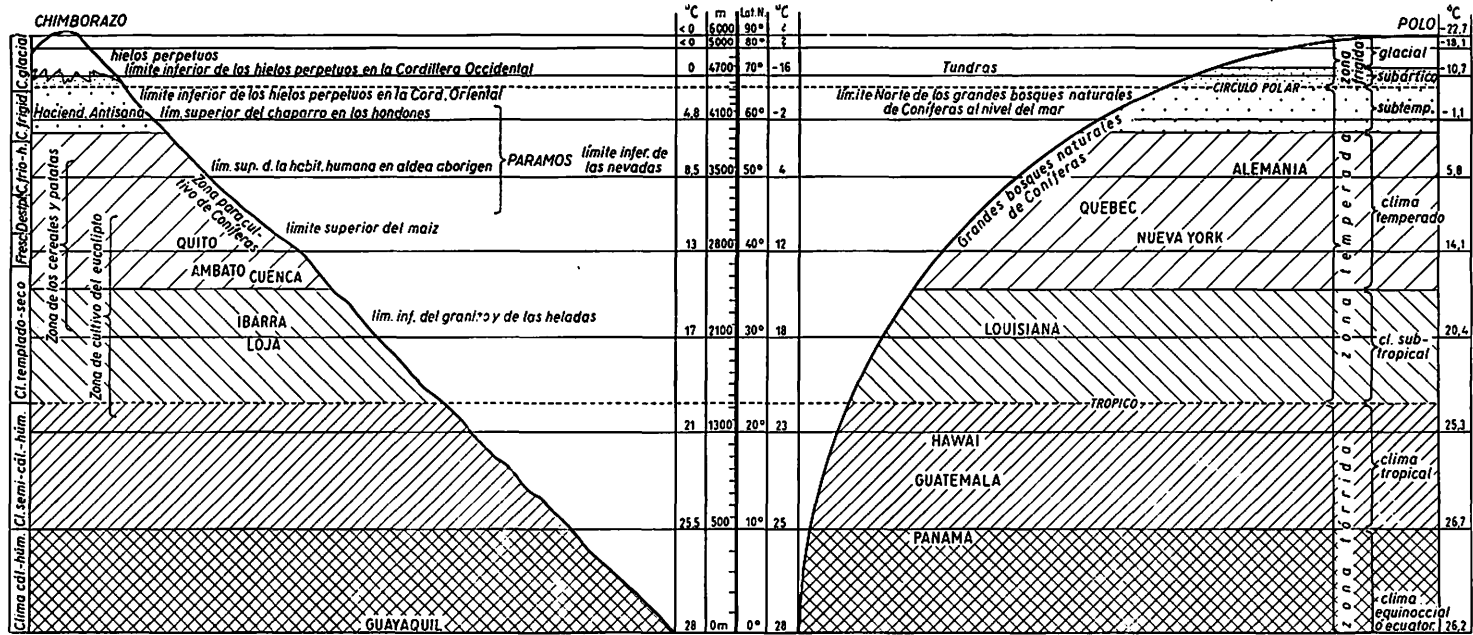


Fig. 2. Comparison of the vertical climatic zonation of Ecuador with the latitudinal belts of the northern hemisphere (after the concept of L. ANDRADE MARIN, 1945). In the column at the right hand side the average temperatures of the parallels of the northern hemisphere (after SUPAN-OBST).

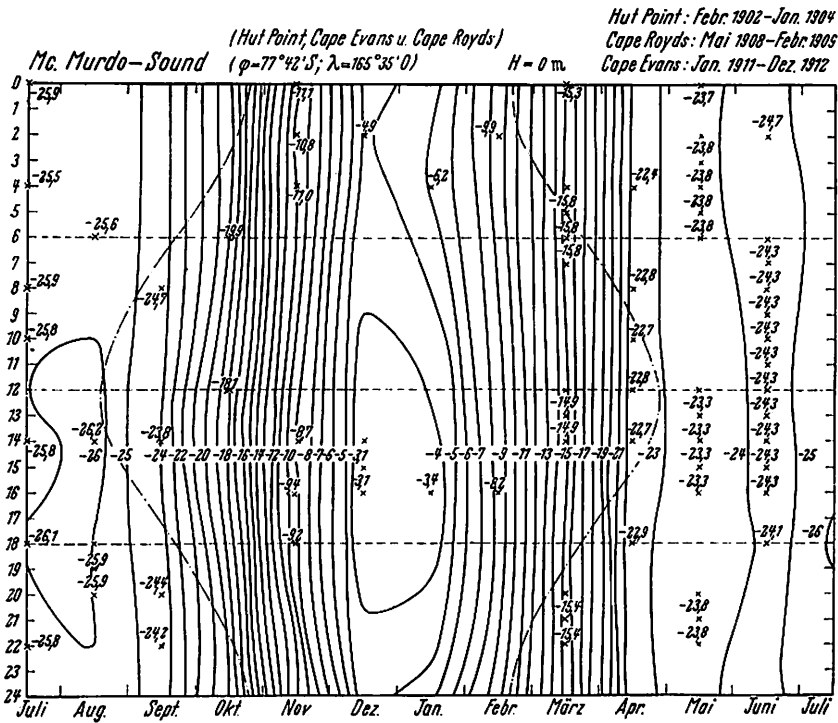


Fig. 3. Thermoisopleth diagram of Mc Murdo Sound, Antarctica.

all organisms. As a contrast, tropical mountains up to high altitudes and even in the region of perennial frost and snow show no or only a small variation in mean monthly temperatures. In Quito, under the equator, at a height of 2,850 m the mean monthly temperatures of January and July show a variation of only  $1/2^{\circ}C$ . But the difference between day and night temperatures is much higher in tropical continents than it is in high latitudes. Daily variations of temperature are almost completely lacking in polar regions. The diurnal range of temperature is at its highest in the dry intermontane basins of the tropical Cordilleras, namely in the Puna de Atacama of NW-Argentina, northern Chile and southern Bolivia.

The result is as follows: in polar regions there are purely seasonal temperature climates, while in equatorial regions there are purely diurnal temperature climates from sea-level up to high altitudes. There is a diurnal temperature climate in Quito as well as around the glaciers of Mt. Chimborazo. This has caused me, 25 years ago already, to present the thermal climates of the earth in what I called thermoisopleth diagrams<sup>5</sup>. As an example I am showing two diagrams, McMurdo Sound in Antarctica (Fig. 3) and Quito in a tropical highland (Fig. 4). In these diagrams the abscissa shows the months of the year and the ordinate axis the 24 hours of the day. The mean temperature of the 24 hours of

the day is recorded for each month of the year, and in this system of coordinates all points of equal temperature are joined by isolines, called isopleths.

In the diagram of McMurdo Sound the isopleths are nearly all vertical which means the diurnal temperature range is negligible while the annual range is considerable: four thermal seasons of winter, spring, summer, and autumn are evident, and there is no diurnal rhythm of temperature.

Quito as an equatorial station illustrates a diurnal temperature climate where thermal seasons are lacking: isopleths are mainly horizontal showing variations in temperature during the hours of night, morning, midday and afternoon with an almost negligible annual range of temperature.

In the outer tropics the diurnal range of temperature is still more pronounced than the annual range of which the diagram of Arequipa (Perú) is an example (Fig. 5). Only at the fringe of the tropical zone the diurnal and annual ranges are balanced<sup>6)</sup>. For establishing the boundary of the tropical zone, however, it is more useful to take the horizontal frost-line as an indicator; it is defined as the boundary between those areas where frost occurs in the lowlands and those where frost does not occur in the lowlands. The frost-line as the limit of the tropical belt which was first introduced by K. SAPPER has been specified in a very interesting manner by H. VON WISSMANN<sup>7)</sup>. In Mexico the frost-line runs through the middle of the Baja California peninsula and the mouth of Rio Grande.

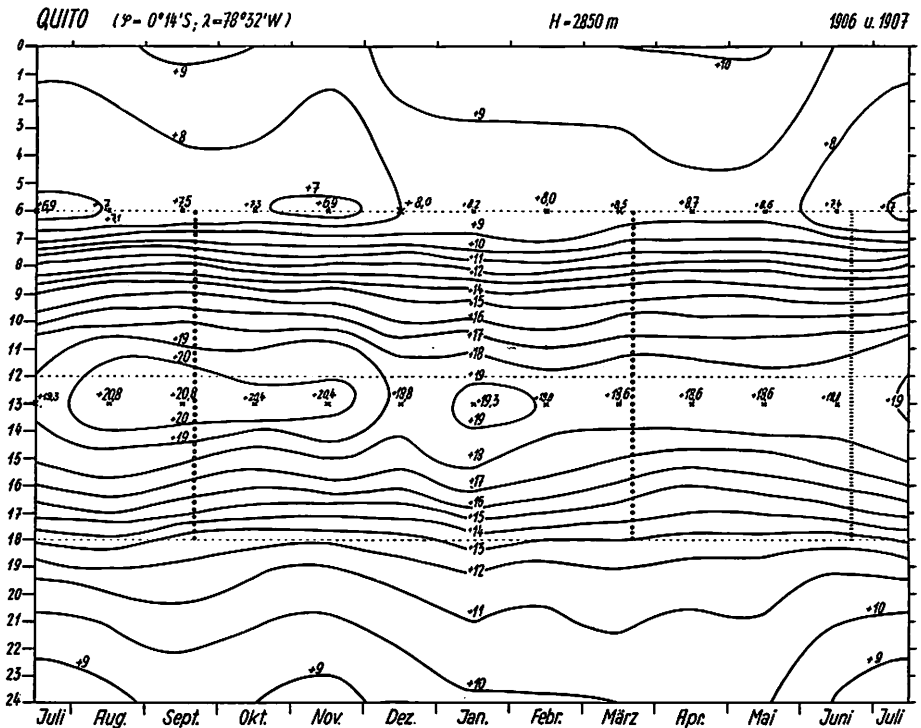


Fig. 4. Thermoisopleth diagram of Quito (Tierra fria of Ecuador).

AREQUIPA ( $\varphi = 16^{\circ}22'S$ ;  $\lambda = 71^{\circ}36'W$ )

H=2360 m 1/2 Jahre stündlich

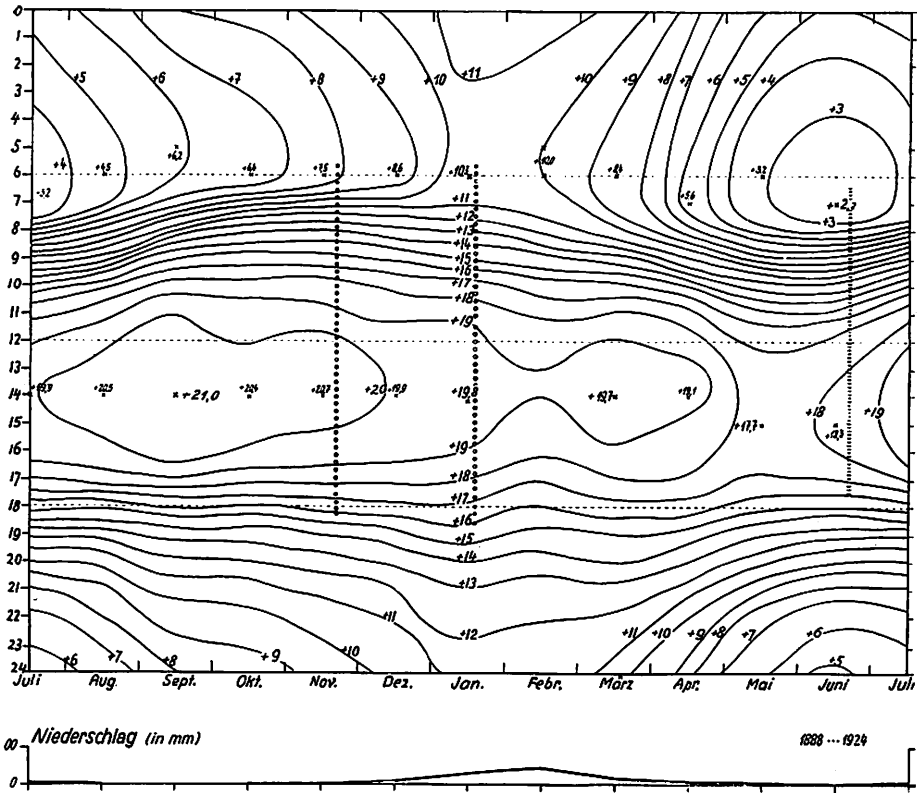


Fig. 5. *Thermoisopleth diagram of Arequipa* (Tierra templada-desert of southern Peru).

In the high mountains of the tropical zone, frosts and their frequency are of very high ecological significance. According to the climatic differentiation of seasonal and diurnal temperature climates, there is no frost in a winter season in tropical mountains as there is in North America and Europe for instance. There is a daily rhythm of frost, in that frost occurs during the hours of the night and is absent during the day. In places where night frost is a regular phenomenon, it becomes an important factor regarding plant and animal life as well as land use.

The absolute lower limit of frost is naturally determined by latitude, mass elevation of mountains and the topographical situation of the locality. There are often inversions, so that there is frost at the bottom of the valleys or in basins while the surrounding slopes are frost-free due to the downward movement of cold air. Under the equator near Quito, the frost-line is on the average around 3,000 m. At the observatory, at 2,850 m, frost has only been recorded in intervals of many years. Thus vegetation in the basin of Quito consists mainly of evergreen woody plants which blossom and are pollinated by humming birds throughout the year. The cultural landscape is characterized by evergreen pastures

and fields which can be sown and harvested at any time of the year (Fig. 6). The vertical zonation of landscape types is, from the climato-ecological point of view, determined by the frequency of night frosts: thus the upper limit of agriculture and artificial pastures with hedges as well as the upper limit of tree growth and woodlands ascend to higher altitudes in valleys than they do on exposed slopes. At the top of this region of the Tierra fria follows the landscape of the paramos or the Tierra helada, a region of frequent night frost, rain all the year round, and a steady high humidity of the air.

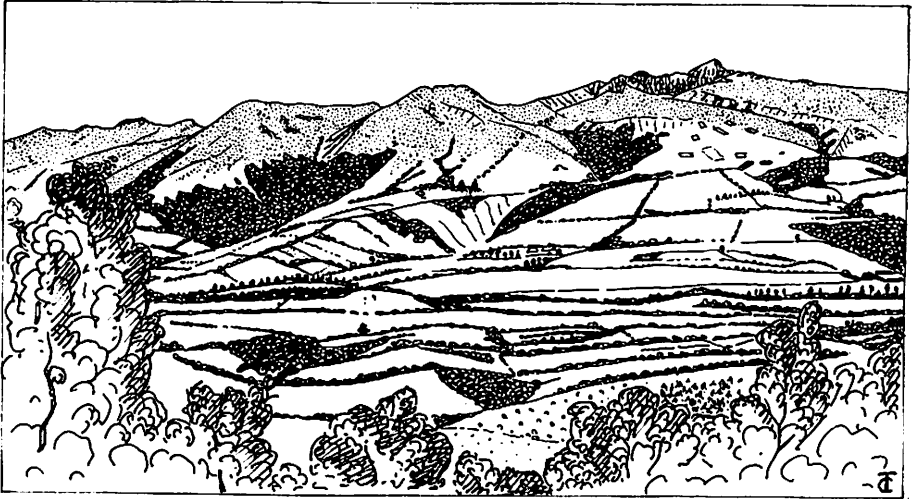


Fig. 6. *Landscape of the equatorial Tierra fria near Machache (Ecuador).* The valley basin (ab. 2400 m) and the lower parts of the slopes represent a bocage-landscape with evergreen hedge-rows, pastures and rotation fields for cereals and potatoes, partly reforested with Eucalyptus. In the valley heads up to 3300 to 3500 meters the original evergreen upper montane forest is preserved. The improved grassland and the rotation fields of potatoes reach their upper limit at the same altitude, and make room for the monotonous brown moorlands of the "Paramo" (Tierra helada). The top region of Cerro Atacazo (4457 m) is modelled by pleistocene glaciation.

In the dry climate of the Peruvian and Bolivian Andes with its intense insolation, in the so-called Puna-region, there is an altitudinal zone where night frost occurs at any time of the year. I have studied the vertical zonation of frost climates at the El Misti volcano near Arequipa which reaches a height of 5,850 m<sup>6</sup>). The diagram (Fig. 7) records at different heights in between Arequipa, 2,340 m, and the summit, days without frost, days with night frost and warmth during the day, and finally days with frost during night and daytime (the abscissa shows the 365 days of the year). The result was: up to 3,000 m the climate is virtually frost-free. But already in 4,000 m night frost occurs on more than 300 days spread over all months of the year. At 4,700 m there is a change of frost and frost-free periods on all days of the year. Only in the

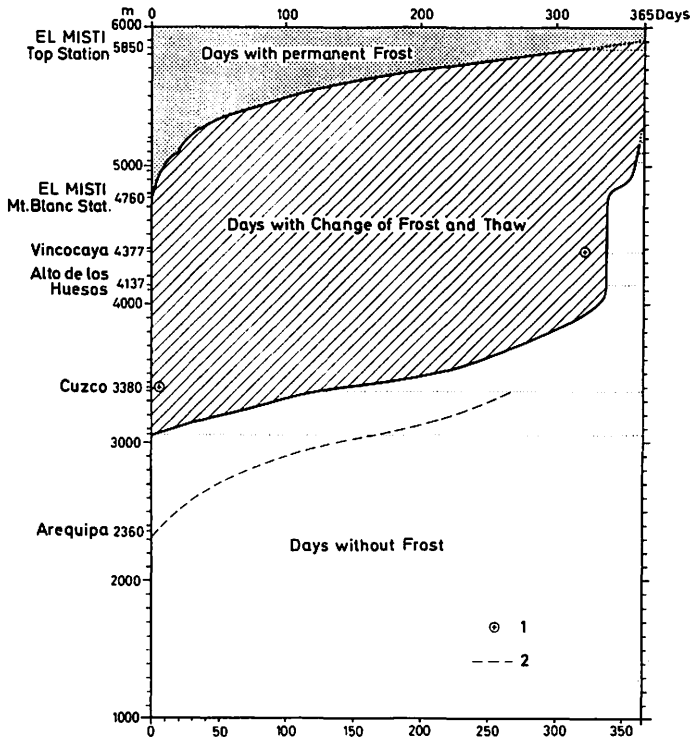


Fig. 7. *Diagram showing the vertical zonation of frost climates in the Andes of Southern Peru, especially on Mt. El Misti.*

1 = stations situated on the high plateau of the Andes

2 = limit of days without frost for the abnormal period from November 1888 till June 1890.

Observations: El Misti, Summit Station Oct. 1893—Dec. 1895; El Misti, Montblanc Station Jan. 1894—Dec. 1895; Alto de los Huesos March 1894—Dec. 1895; Arequipa Jan. 1892—Dec. 1895; Vincocaya Nov. 1888—Apr. 1890; Cuzco Jul. 1894—Dec. 1895.

summit region perennial frost is to be found. I have drawn a thermoisopleth diagram for the so-called Montblanc-station of the American Harvard expedition (Fig. 8). It shows a genuine tropical climate, though one of the cold high mountain region; because of the enormous diurnal range of temperature, night temperatures are below zero, while they are above zero during the day.

These peculiar thermic conditions in tropical high-mountains have numerous consequences: 1. physiographic ones with regard to soil formation and denudation; 2. hydrological and glaciological consequences for lakes and glaciers; 3. phytoecological consequences with regard to vegetation, life-forms of plants and animals, and 4. for the agricultural ecology characteristic of the highland civilization of the Indians. A few examples shall demonstrate this.

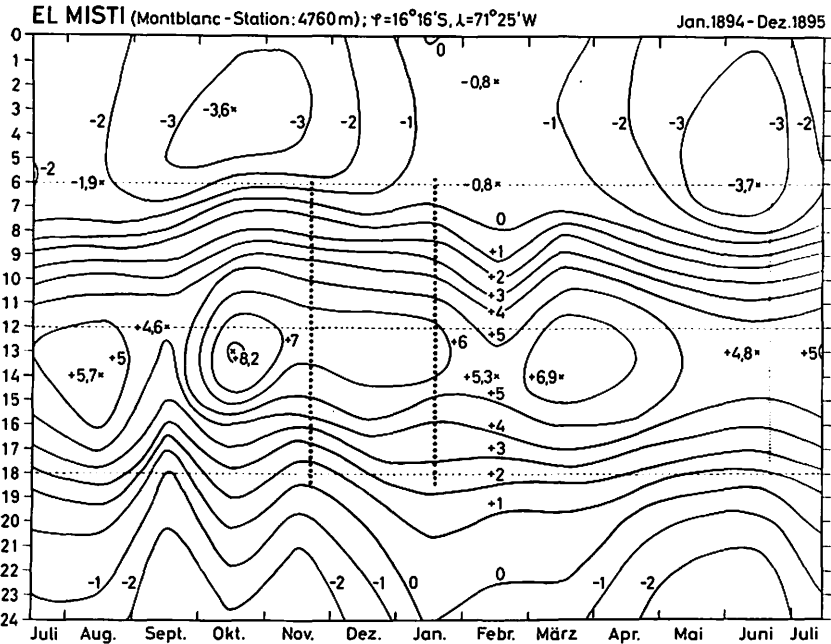


Fig. 8. *Thermoisopleth diagram of El Misti, Montblanc Station (Southern Peru).*

### I. Physiography

The rhythm of nightfrost and thawing creates the phenomenon of tropical structure soils and solifluction: by means of frost action soil particles are sorted out according to the different sizes of grains or stones thus forming peculiar frost-pattern soils, namely polygonal stone rings on horizontal ground and stone stripes on slopes where a downward movement is active. I have studied these soils in the Cordilleras of Bolivia and have called them the tropical variation of structure soils<sup>9)</sup>. The nightly frost reaches only a few centimeters deep into the upper layers of the soil and creates miniature forms, the patterns of which are only about 20 cm in diameter (Photo 1). On the other hand, the frost-pattern soils as they are found in Spitsbergen, Greenland and Antarctica show large forms with up to many meters in diameter (Photo 2); they are caused by the seasonal rhythm of climate with strong winter frost and a long thawing period in summer. In contrast to these polar structure soils the tropical ones do not have any plant cover — they are „Mobilideserta“ as Swiss geo-botanists would call them. These soils could not have any plant cover because of the 365 times of freezing and thawing within a year. Denudation of slopes is considerable in this region and this is also due to the daily repetition of the freezing and thawing process. This „diurnal solifluction“ as it may be called can be seen in Photo 3. The clear lower limit of this region at 4,700 m against the zone of uninterrupted puna vegetation is to be understood as the altitudinal line above which nightfrost occurs throughout the year and makes plant growth impossible.

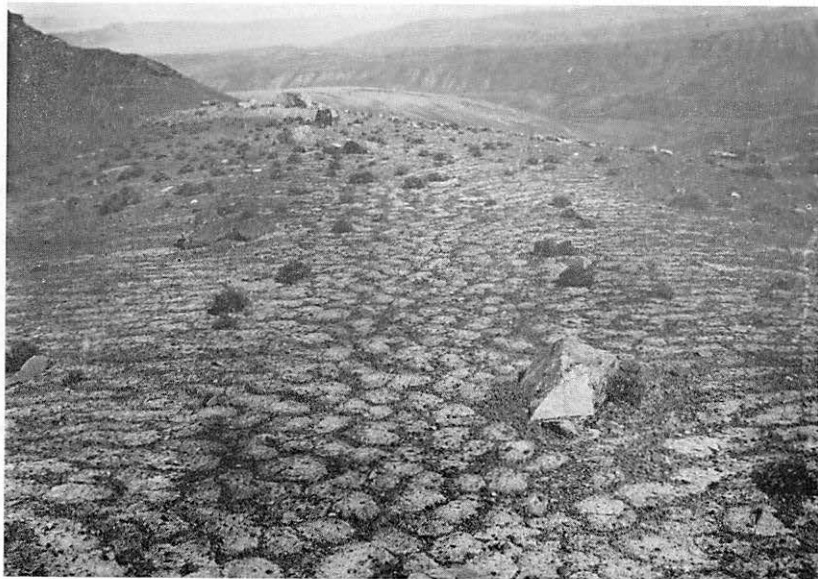


Photo 1. Structure soil in the Cordillera Real (Bolivia) at 4800 meters. Under the effect of regular freezing of the uppermost soil layer at night and the thawing at day time the soil particles are sorted out according to their size, thus forming small stone polygons on horizontal ground and stone stripes on slopes.  
phot. C. T. 1928.



Photo 2. Structure soil of the large arctic type (stone polygons) with vegetation pattern. Near Ny-Aalesund, Kings Bay, Spitsberg.  
phot. F. MATTICK.



## II. Snow and glaciers

For people coming from Europe or North America it is a strange experience not to find a zone covered with seasonal snow just below the region of perennial snow. Of course, there is occasional snowfall in thunderstorms or during the night in this region. But snowcovers will not last long as they will either vanish in the warm air of the day, or else be kept only for a short period not by virtue of a cold winter season but because of cloud protection during the rainy season. The humid seasons of the tropics which the Spanish called „invierno“ when they came to equatorial America, do not fall within the astronomical summertime. This is why the glaciers of tropical mountains have a different climatic regime compared to those of higher latitudes. Glacier tongues reaching below the snow-line in tropical areas are subject to ablation at all times of the



Photo 3. Solifluidal landforms in the subnivial belt of the Cordillera Real, Bolivia. From 4700 meters upward the plant cover of the Puna is replaced by a bare frost-soil desert, where the daily change of needle-ice and its melting produce a strong denudation effect. phot. C. T., 7. 7. 1928.

year in contrast to those of higher latitudes where ablation is only effective in a short summer period. This is why glaciers in the tropical Andes, i. e. in the Cordillera Blanca and Cordillera Real are only short (3 to 5 kms) as compared to the much longer ones in the Plomo area of Argentina (17 kms) or in the mountains of Central Asia, where the Fedtschenko glacier in the Pamirs is 77 kms long<sup>10</sup>). The thermic peculiarities of tropical high-mountain lakes have first been systematically investigated by LOEFFLER<sup>11</sup> (see next paper, pp. 57—76).

## III. Upper tree-line

The climato-ecological peculiarity of tropical mountains can well be shown at the upper limit of tree growth. In high latitude mountains, i. e. in the Rocky Mountains, Alps, Urals, or in the mountains of Central Asia, the great influence of wintery snowcover and severe frost is reflected in the physiognomy of trees. Underneath the snow-line, there is a region which is only covered by snow in winter. The snow usually keeps until June and protects the conifers — in higher parts in the form of stunted trees and shrubs — from frost. Underneath the snowcover trees can develop a thick texture of branches and of green foliage. Some trees succeed in growing higher than the average height of the protecting snowcover, but they suffer from icy wind, drifting snow, and the drying effect of frost



Photo 4. Timber line in the Rocky Mountains of Colorado at 3300 m, formed by *Picea Engelmanni* (comp. fig. 9).  
phot. C. T. June 1953.



Photo 5. Cloud forest and timber line in the Bolivian Andes East of the Cordillera Quimzucruz at 3700 meters.  
phot. C. T., 1928.

and wind (Photo 4). Their branches wither on the exposed side, and the remaining top branches assume a shape of waving flags. To sum up, in higher latitudes two ecological factors become effective near the tree-line: firstly, the protection of trees from winter cold by means of a snowcover, and secondly, a shortening of the growing period caused by the longlasting snowcover in spring and early summer.

Quite different conditions are encountered at the forest-line and the tree-line in tropical mountains (Photo 5). The moist mountain and cloud-forest of the Tierra fria is an evergreen broad-leaved forest with luxuriant dense foliage and broad projecting dome-shaped tree-tops. The luxuriant growth caused by permanent humidity in the cloud belt is underlined by masses of epiphytes such as mosses, lichens, ferns, orchids, bromelias, etc. (Fig. 9).

These basically different kinds of climate at the frost-line show also differences of topo- and mesoclimatic conditions (Fig. 10): in the mountains of the boreal zone, valleys and basins are in disadvantage as regards tree-growth, because cold air accumulates there in winter and leads to temperature inversions. Moreover, valleys and gullies provide lanes for avalanches which destroy trees mechanically and accumulate a very high snowcover. Thus forests can ascend higher on the intermediate slopes. Tropical mountains, however, show a quite contrasting picture. On the whole, forests rise higher in valleys than on slopes. Valleys are favoured by the diurnal temperature climate. The diurnal range of temperature is smaller, there is less danger of frost, and finally, humidity is higher.

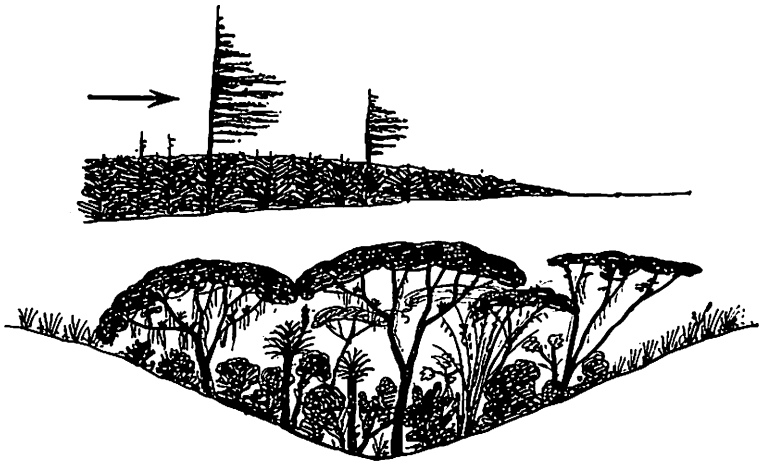


Fig. 9. *Life forms of trees on the upper timber line on mountains of the boreal zone (above) and on tropical mountains (below).*

In the boreal zone with cold winters and a thick snow cover during winter conifer trees or shrubs under the shelter of the snow cover form a very dense "Krummholz". Only single wind-shaped trees persist the frost, the frost dryness and the erosion of ice crystals by the prevailing wintery west winds.

On humid tropical mountains evergreen broad-leaved trees of a great number of species with dome-shaped crowns and dense foliage form an exuberant "elfin forest", laden with quantities of epiphytes (mosses, lichens, ferns and flowering plants).

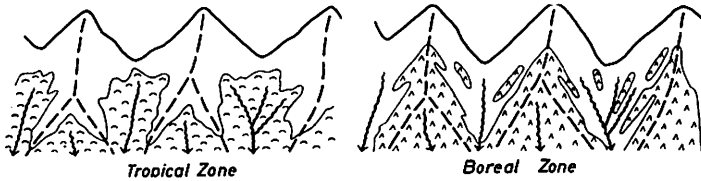


Fig. 10. The effect of topoclimatic conditions to the altitude of the timber line in mountains of the tropical and boreal belt (comp. text).

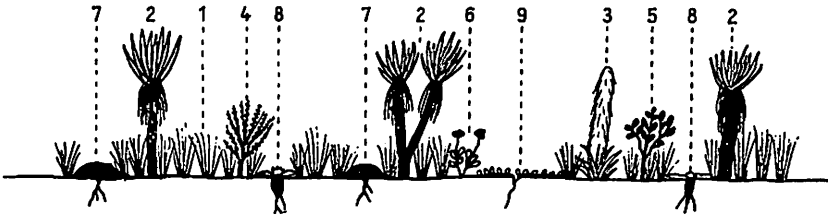


Fig. 11. The characteristic life forms of the Paramo formation.  
 1. Bunch grasses (tussocks), 2. Giant rosette plants with thick trunks and woolly leaves (*Espeletia* type), 3. rosette plants with candle-like woolly inflorescences (*Lobelia* type), 4. Evergreen scrubs with a dense foliage of small squamous or rolled leaves (*Loricaria* type), 5. Evergreen broadleaved scrubs (*Befaria* type), 6. Scrubs with woolly leaves (*Helichrysum* type), 7. Hard cushion plants (*Azorella* type), 8. Acaulescent rosette plants with thick roots (*Werneria* type), 9. Carpet-like halfwoody scrubs (*Acaena* type).

#### IV. Life-forms of plants

It is well known that specific climato-ecological conditions find an expression in specific adaptional or epharmonic life-forms of plants. In the equatorial high-mountains attention of botanists has been drawn to the life-forms of plants ever since K. VON GOEBEL studied the paramos of Venezuela<sup>12</sup>, and the interest has been deepened by comparison with the most striking convergent life-forms of vegetation in East African mountains where O. HEDBERG has undertaken wonderful research<sup>13</sup>. I agree with both authors who distinguish five characteristic life-forms in the formation of the paramos (Fig. 11):

1. tussock-like bunchgrasses, the so-called Ichu-grasses of the Andes which form the "pajonales";
2. woolly rosetted herbs (*Culcitium* type), some of which are giant rosette plants with thick and sparsely branched trunks (*Espeletia*-, *Dendrosenecio*- or giant *Lobelia*-type);
3. acaulescent rosette plants with thick roots (*Werneria* type);
4. hard-cushion plants (*Azorella* and *Distichia* type);
5. shrubs with dense foliage of squamous or rolled leaves.

Common to all these life-forms<sup>14</sup> of the paramos is the tendency of plants to reduce their growth in length which leads to an extreme shortening of the internodes. At the same time, there has been noted the very slow general growth of plants in tropical highlands as was testified by the Dutch botanist DOCTERS VAN LEEUWEN for Mt. Pangerango on Java<sup>15</sup>, and by the Belgian botanist L. HAUMAN for the East African mountains<sup>16</sup>. Evidently, this is due to the lack of thermic

seasons and to the diurnal temperature climate with minimum temperatures at night, around or below freezing point, throughout the year. Consequently, plants in these mountain regions do not have a growth period of any length.

This is a basic difference to natural conditions in the tundras of northern latitudes which have a warm, bright, and almost frostfree summer. Climatological conditions comparable with tropical high-mountains are only found in the highly oceanic sub-antarctic regions beyond the antarctic forest-line, for instance in Fuego-Magellania or in the Kerguelles Islands with their tussock and *Azorella* associations which have similar life-forms as the paramo vegetation. This shows quite clearly the asymmetry in the arrangement of horizontal and vertical climate and vegetation belts in both hemispheres of the earth (Fig. 12). This asymmetry is ultimately caused by the unequal distribution of land and sea in higher latitudes, shown in a map of a "summarized continent" (Fig. 13).

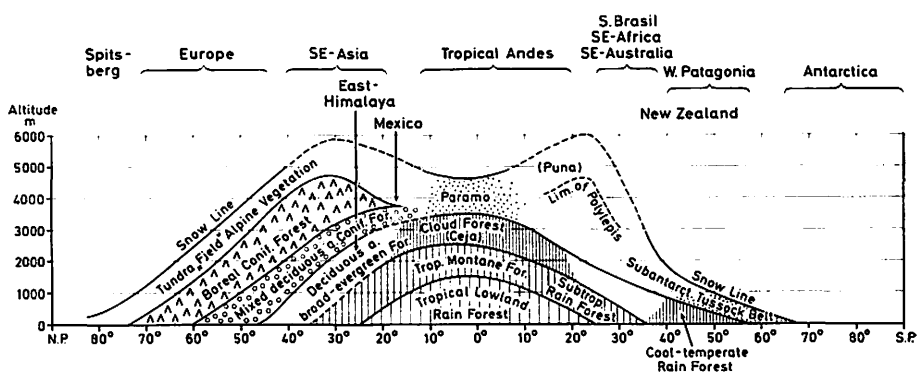


Fig. 12. *The three-dimensional arrangement of the humid vegetation types of the world represented in a schematic profile from the Arctic to the Antarctic. Corresponding types of tropical mountains and of temperate lowlands of the southern hemisphere are marked by equal signatures.*

Fig. 13. *Climatic vegetation belts of the world arranged on the "summarized continent".*

*I. Tropical climates:* 1. Equatorial rain forests, 2. Tropical rain forests based on orographic rainfall in winter, 3. Tropical moist savanna belt, 4. Tropical dry and thorn savanna belt.

*II. Extratropical climates of the northern hemisphere:* 5. Hot deserts, 6. Temperate continental deserts with cold winters, 7. Subtropical winter-humid steppes, 8. Warm-temperate sclerophyllous woodland and shrubland of mediterranean type, 9. Continental grass-steppes with cold winters, 10. Subtropical summer-hot monsoon-climates with evergreen broadleaved woodlands, 11. Suboceanic cold-temperate deciduous woodlands, 12. Oceanic cold-temperate deciduous and evergreen woodlands, 13. Boreal coniferous forests, 14. Boreal birch woodland, 15. Subarctic tundra, 16. Arctic frost debris desert.

*III. Extratropical climates of the southern hemisphere:* 17. Coastal deserts with moderately warm summers, 18. Coastal deserts with "garua", 19. Warm-temperate sclerophyllous woodland and shrubland with summer dryness, 20. Subtropical thorn and succulent shrubland (Karoo, Monte), 21. Subtropical grasslands (Pampa, Veld), 22. Subtropical rain forests, 23. Cool-temperate rain forests, 24. Cold-temperate steppes with mild winters (Patagonia, New Zealand), 25. Subantarctic tussock grassland and moor, 26. Antarctic ice-cap and frost deserts.

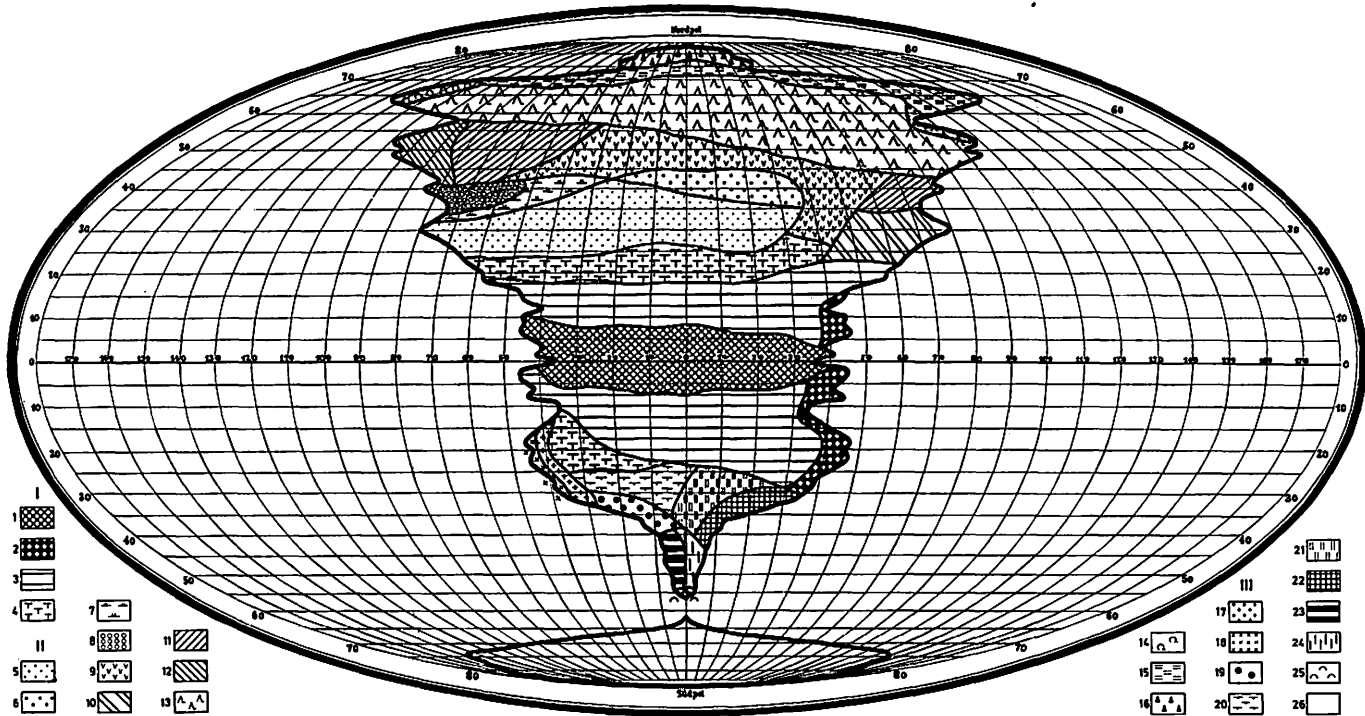


Fig. 13. (see p. 30)



Photo 6. Manufacture of "Chuño" by freezing on the cleared floor (right) and watering in the stone-built basins. Margin of the village Coocó of the Aymará Indians near Sorata at 3700 meters. (comp. the text). phot. C. T. 1928.

#### V. Agriculture in the high Andes

The diurnal temperature climate with nightfrost in greater heights was an important factor for the agricultural conquest of the high Andes of Bolivia and Peru. In fact, it was this peculiar climate which was a decisive factor in the history of the Andean civilizations of the Indians<sup>17</sup>). In pre-Columbian times, maize was the only cereal grown in South America. The upper limit of maize cultivation in the central Andes of Peru lies around 3,200 — 3,500 m. In greater heights the main diet consisted of tuberiferous plants, potatoes in several hundred variations, Oka (a species of *Oxalis*), Ishanio (a species of *Tropaeolum*), and *Ullucus tuberosus*. The Titicaca basin, the Altiplano of Bolivia and the high altitude valleys of southern Peru were densely populated at that time. In this part of the mountains was the centre of the Tiahuanaco civilization of the Aymará Indians of pre-Inka times and the centre of the Inka state.

Tuberiferous plants can only be grown in the humid season of the year and can normally not be kept in the dry time because of nightfrost. But the Indians found a method to preserve them which also reduced the weight of the food and was an additional advantage as regards transport. The produce made of potatoes was called "Chuño". In such a Chuño-factory (Photo 6) the tubers were spread on the ground at night and exposed to frost; in the morning they were put into running water — a process which was repeated daily for several weeks. So far, this process has not been biochemically analysed. Anyway, it has been a great invention

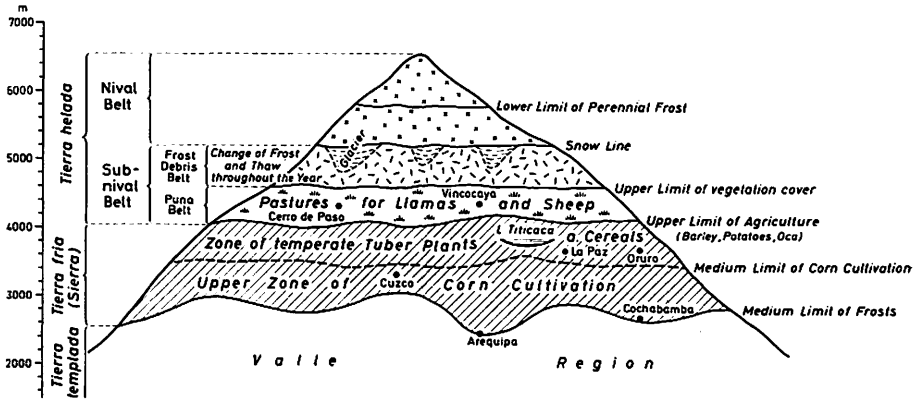


Fig. 14. *Climato-ecological gradation of the high Andes of southern Peru and Northern Bolivia.*

by the Indians using the dry diurnal temperature climate of the high Andes to their advantage. Only when this process of preserving food had been invented, permanent settlement was rendered possible in this high-montane country.

Profile Fig. 14 shows land use and frost zones in this part of the Andes. The lower limit of frost is at about 3,000 m on the average. Up to 3,500 m maize can be grown in the frostfree rainy season. This zone is followed by the region of tuberiferous plants where wheat and barley were introduced in modern times, and which reaches up to the upper limit of cultivation at 4,100 m. In this altitudinal zone, on the Altiplano and in the Titicaca basin, in the valleys of La Paz and Cuzco, there is regular night-frost during the dry season which is made use of for the production of Chuño after the potato harvest. Still higher up, we get into the grassland of the puna region where llama and alpaca, the domestic animals of Inca times, and the wild vicuña have their ecologically appropriate environment<sup>18</sup>). At 4,700 m the uninterrupted plant cover ends, and a sort of frost desert ("Frigoridesertum") with nightly frost begins. This zone ends at 5,300 m at the climatic snow-line.

In the equatorial Andes of Colombia, Ecuador and Venezuela the vertical zonation of agriculture and frost is quite different as can be seen in a longitudinal profile from the "Paramo-Andes" to the "Puna-Andes" (Fig. 15). Both, the upper limit of agriculture and the snow-line are not as high as they are in Bolivia; they are found at 3,500 and 4,500 m respectively; night-frost occurs only beyond the limit of agriculture. Thus the production of Chuño would not only have been impossible, it would have not been necessary either. Because of the isotherm and constantly humid climate, sowing, planting and harvesting can be done at all times of the year. Therefore it was not necessary to harvest and store food for an unproductive season. But at the same time a stimulus for the development of a higher civilization was lacking. It is an established fact that without the invention of tuber preservation there would not have been any higher civilizations such as those of Tiahuanaco or Inca at these great heights.



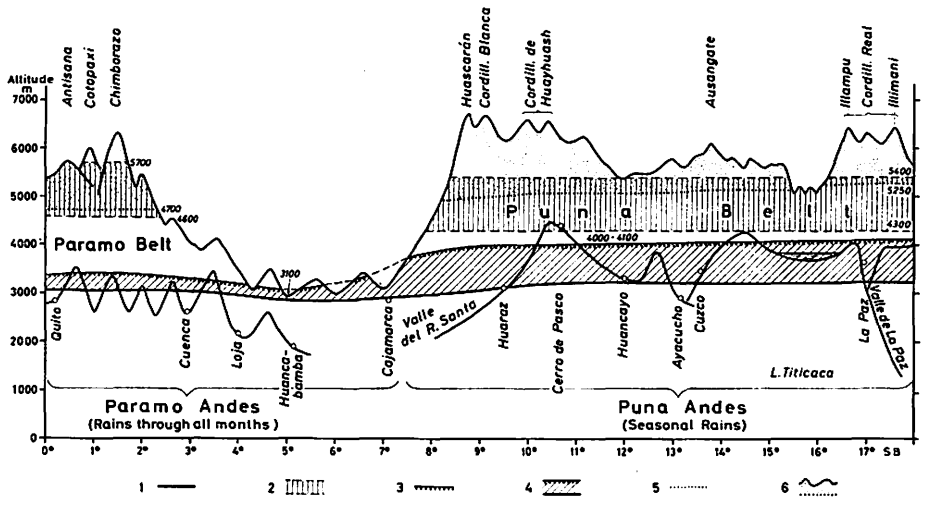


Fig. 15. Vertical zonation of the frost climates in the equatorial and tropical Andes in its relation to the upper limit of agriculture and to the snow line.  
 1. Limit of regular occurrence of frost, 2. Altitudinal belt with the maximum number of days with change of frost and thaw (330—350 per annum), 3. Upper limit of cultivation, 4. Belt of cultivation with regular occurrence of frost, 5. Snow line, 6. Nival belt.

The description of the horizontal zonation leads us to the task of comprehending the three-dimensional arrangement of climatic types, vegetational formations and landscape regions.

Looking at the region as a whole, there is a gradual change in three directions<sup>19)</sup>:

1. a vertical change from the sea-level to the region of perennial snow; LAUTENSACH calls this the "hypso-metric alternation" of the geographical substance;
2. a change from north to south according to the geographical latitude; this is LAUTENSACH's "planetarian alternation";
3. a change from east to west which is rather great as the atmospheric circulation in the tropical zone creates a windward side and a leeside at the mountains with great differences in precipitation on either side.

Let us have a close look at the alternations which are encountered in the three different directions.

The simplified picture HUMBOLDT produced in his "Gemälde der Tropenländer" to show the vertical zonation of physical and biological factors, is valid only with regard to the equatorial mountains that are humid throughout the year. And it is only in these mountains where the terms of Tierra caliente, templada, fria, helada, and nevada can be used.

In a series of profiles (Fig. 16) I have shown the vertical arrangement of vegetation in the humid tropics as it is found in several continents. There are remarkable convergencies in vegetational formations, life-forms of plants, and floristic composition.

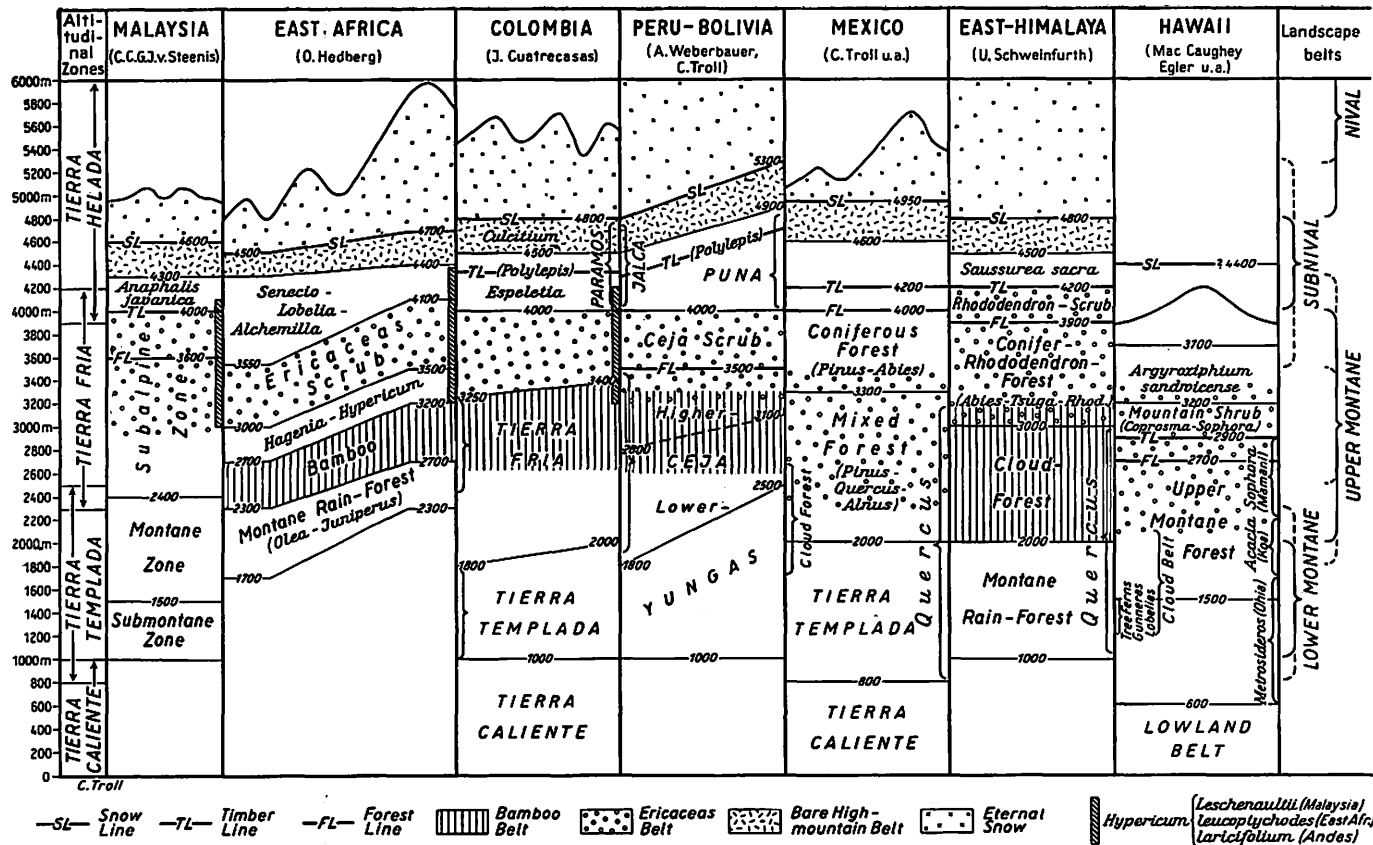


Fig. 16. Vertical zonation of vegetation in different tropical mountainous countries.

The constantly warm-temperate frostfree zone of these mountains which is called the Tierra templada, or the lower montane forest, or the "medio yungas" of Peru and Bolivia, is corresponding with HUMBOLDT's "zone of cinchones", the zone of coffee and coca cultivation. Above this zone is the upper montane belt of the Tierra fria with its cloud-forest which is caused by the humidity gathered in clouds that are formed by the daily upslope wind. This cloud-forest is very rich in epiphytes and is also called moss forest or "ceja de la montaña" which means the "eyebrow" of the rainforest in eastern Peru and Bolivia. At a certain height, the mountains are clad with a belt of woodland extremely rich in tree ferns, and there is also a belt of bamboos called "chusquea" in the Andes. The uppermost woodland zone is characterized by ericaceous plants in the form of trees or shrubs: it is the Befaria belt of HUMBOLDT or the Ericaceous belt of HEDBERG<sup>20</sup>). Beyond the forest-line and the tree-line we get into the Tierra helada, or the zone of the paramos, the vegetational life-forms of which have been described before. In the upper part of the Tierra helada the grassland of the paramos becomes more open and gradually leads over to the frost-desert. Above the climatic snow-line there is the Tierra helada, the frozen zone.

This so-called hypsometric alternation is mainly caused by temperatures that decrease with increasing height.

Now on to the second sequence of alternation within the vegetation zones: the planetarian alternation from the equator to the fringe of the tropical zone. Let us first have a look at the tropical lowlands. In the Tierra caliente, as this zone is called, there is enough heat at all times of the year, and the arrangement of climatic zones and plant life is almost entirely dependent on the hydrometeorites, namely dependent on the rainy seasons of the year. There are five zones of decreasing humidity in between the rainforest of the Amazon basin and the desert of the salpetre-region of northern Chile. F. JAEGER<sup>21</sup> defined these zones as the moist savanna belt with deciduous woodland, the dry savanna belt with dry woodland, the thorn-and-succulent savanna belt, and the desert savanna belt. Moist savannas are to be found for instance in the Llanos of the Orinoco, the Llanos del Mamoré, and in the Campos cerrados of Mato Grosso. The vegetation of the dry savanna is characterized by sparse Mimoso woodlands which, in Chiquitos or in Venezuela for instance, are composed of the genera *Piptadenia*, *Tipuana* and *Machaerium*. The thorn-and-succulent savanna, known as Caatinga in Brazil, is occupying large areas in the Gran Chaco and along the Caribbean coast. The desert savanna is found in north Peru and above the Atacama desert in the lower parts of the western side of the Peruvian Andes. W. LAUER<sup>22</sup>) has shown that the climato-ecological character of these zones is best seen if one regards the duration of arid and humid seasons rather than the mean annual values of precipitation and temperature. His map shows the number of humid and arid months of the year in Africa and South America, graduated from 12 humid months to 12 arid months.

A similar sequence from permanent humidity to permanent aridity is to be found in the high-mountain zone of the Andes, ranging from the paramos under the equator to the Puna de Atacama at the tropic of Capricorn (Fig. 17). The permanently wet high-mountain region of the paramos is the montane counterpart of the lowland rainforest as regards humidity. The moist grass puna corresponds

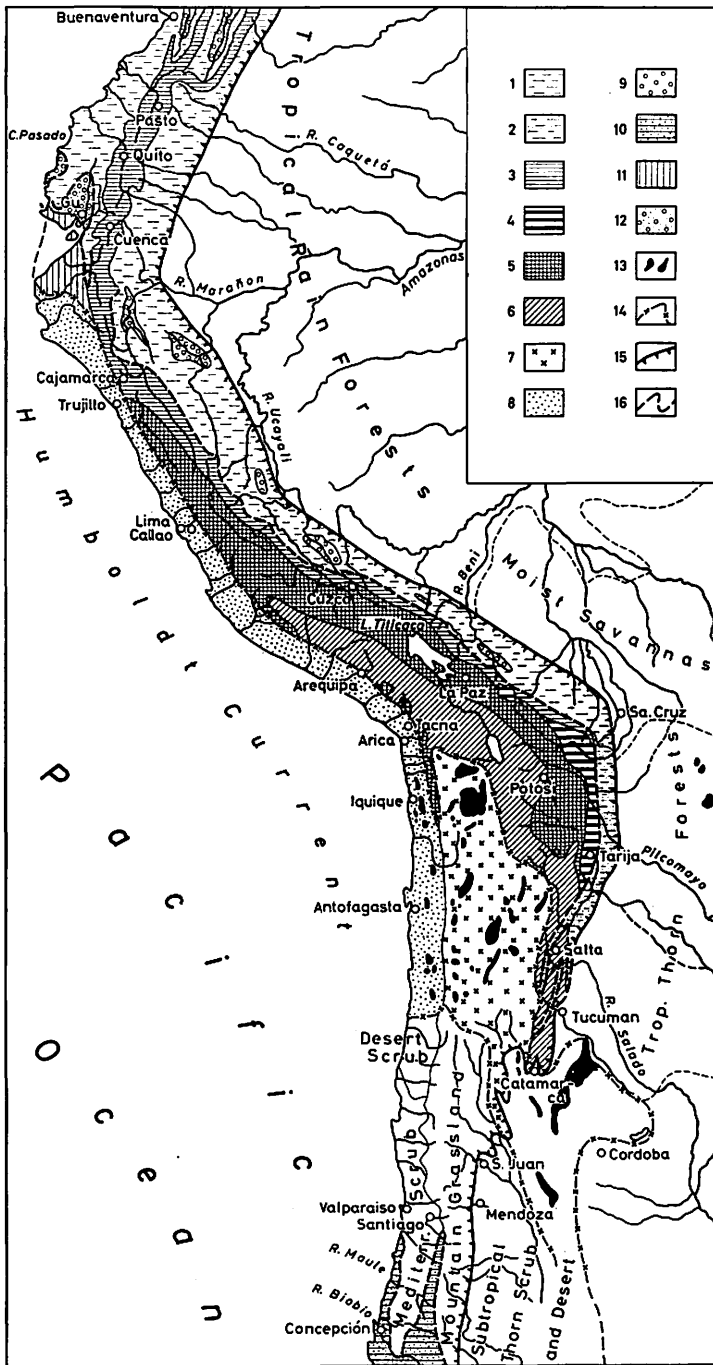


Fig. 17. (see p. 38)

Fig. 17. *The landscape belts of the tropical Andes.*

1. Tropical rain forest (incl. montane forests), 2. Tropical-subtropical semi-deciduous forests ("Tucumano-Bolivian forests") incl. evergreen and deciduous subtropical montane forests, 3. Equatorial Paramo-belt and tropical semi-evergreen high mountain grassland ("Pajonales"), 4. Subtropical mountain meadows, 5. Moist Puna belt, 6. Dry Puna belt ("Tola"-belt of *Lepidophyllum quadrangulare*), 7. Thorn Puna and desert Puna (Puna de Atacama), 8. Atacama desert, 9. Open savannas within the rain forests, 10. Sclerophyllous woodland and shrubland of Central Chile, 11. Thorn savannas (forest and grassland) in the Peruvian and Ecuadorian coastal regions, 12. Moist savannas (deciduous forest and grassland) in the coastal region of Ecuador, 13. Salt pans, 14. Arheic areas, 15. Eastern margin of the Andes, 16. Western boundary of hygrophytic vegetation areas.

to the semi-humid moist savanna; the dry puna, called Tola-zone by A. WEBER-BAUER, corresponds to the dry savanna. The thorn-and-succulent puna is a miniature counterpart of the thorn-and-succulent savanna in the lowlands. The Puna de Atacama is a high-mountain desert with salt pans, salares, and borateros.

The life-forms of plants in this sequence demonstrate the different climatic conditions which are experienced going from north to south. In the moist puna, the uninterrupted grasscover can be burnt at the end of the arid season (Photo 7), just as it is done in the grasslands of the moist lowland savanna. In the dry puna the resinous Tola shrubs of the genus *Lepidophyllum* and the stiff bunch grasses of *Festuca orthophylla*, locally called Iru-Ichu, are the characteristic plants (Photos 8 and 9). Cactus and thorny shrubs such as *Adesmia* grow in the thorn-and-succulent puna (Photo 10). In the Chilean part of the Puna de Atacama, the high-mountain desert reaches up to 5,800 m (Photo 11).

Within the climato-ecological sequence from the moist paramos to the desert puna, thermic conditions are changing as well. The annual range of temperature increases and at the same time, there is a rather big increase in the daily range of temperature. In Quito, the range of mean monthly temperatures is as little as 0.4° C, while it is 9.6° C at La Quiaca on the Argentinian border at a height of 3,458 m. The daily range of temperature is at its greatest in the high-mountain basins of the Puna de Atacama; in fact, there is no place on earth where it is greater<sup>23</sup>). The difference in between the absolute maximum of temperature which is 30.7° C at La Quiaca and the absolute minimum of -18.0° C, shows a daily range of 48.7° C. These extreme figures of daily temperature range denote severe frost conditions: nightfrost occurs on most days of the year followed by high temperatures during the day. Vincocaya, at 4,377 m, in the puna of southern Peru, records 321 days of the year with night frost. At 4,700 m night frost occurs on all days of the year.

These conditions imply from the ecological point of view, that plant growth is interrupted by frost every night. Temperatures during the hours of the day are much higher in these sunny regions of the puna than they are in the cloudy paramos, and there are not the same constantly oligothermic conditions characteristic of the paramos. But besides frost, there is yet another impediment to plant growth in the puna, and that is the long arid season. Some life-forms which are to be seen in the puna region show very clearly the special climato-ecological conditions: *Azorella diapensioides* covers large areas with its stonehard cushions (Photo 12). The cactus *Opuntia lagopus* combines the growth forms of cushion

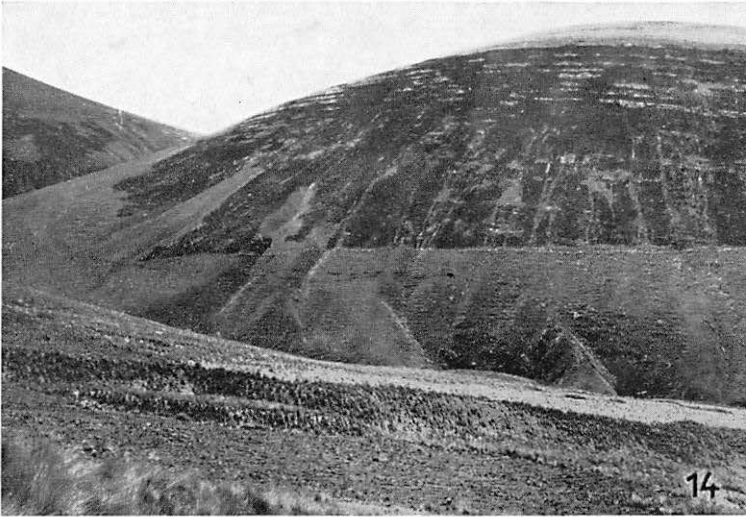


Photo 7. Grass Puna near Copacabana, Bolivia at 4100 m, burned by dry season grass fires. phot. C. T. June 1926.



Photo 8. Landscape of the dry Altiplano of SW Bolivia near Garcia Mendoza, 3800 m. Sandy plain with open *Lepidophyllum quadrangulare*-scrub. On the lower slopes above the village cropland, at left hand side with irrigation, at right hand side on the basis of natural rains. phot. C. T. 1927.



Photo 9. Dry Puna near the Orcotuncu Pass (Cordillera de los Andes, Northern Chile) at 4400 m. Bunch grass of *Festuca orthophylla* and hard cushion of *Azorella diapensioides*. phot. C. T. 1927.

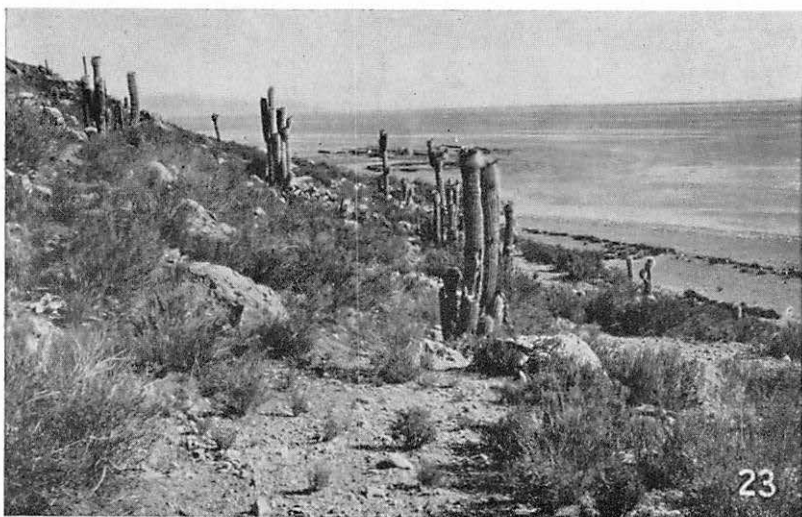


Photo 10. Thorn Puna in Central Bolivia on slopes above the bare alkali flats of Pampa Aullagas (3700 m). Scrub with *Baccharis*, *Adesmia*, *Tetraglochin*, *Cereus Celsianus*. phot. C. T. 1927.



Photo 11. Puna de Atacama (desert Puna). View from the desert-like top of Volcan Ollaguë (5820 m) over the salt pan (boratero) of Ascotan (3730 m) in direction to the twin volcanoes San Pedro and San Pablo (5970 and 5890 ms.).  
phot. R. GERSTMANN.



Photo 12. Association of hard cushions of *Azorella diapensioides* in the dry Puna on the Chilean-Bolivian borderline West of Sajama (4400 m).  
phot. C. T. 1927.





Photo 13. *Opuntia lagopus*, growing in the form of succulent, thorny and woolly cushions.  
Puna belt of SW Peru at 4500 m. phot. A. HEIM.



Photo 14. Peat bog of the Puna type at 4600 m. Cerro Azanaque, Central Bolivia, 4600 m.  
Hard cushion plants of *Distichia muscoides* produce the peat layer. On the  
eroded mineral soil in the foreground young cushions start a new succession.  
phot. C. T. 1927.

Photo 15. *Pourretia gigantea*, the "living fossil" of the Puna formation, in full flower. Comanchi (Rail way line between La Paz and Arica) 4100 m. Out of the thick trunk and the giant thorny rosette of leaves the candle-like inflorescence with verdigris-coloured flowers sprouts to a height of 8 meters. After producing seeds the plant dies and is used by the Indians as torch for the solstice fires.  
 phot. C. T. 1926.

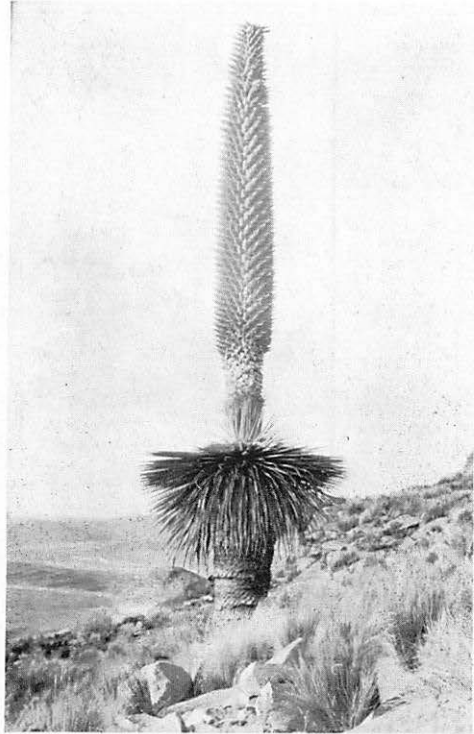


Photo 16. Association of *Polylepis tomentella* ("Queñua") in the Puna belt south of the Salar (boratero) de Surire (N. Chile) at about 4600 m.  
 phot. C. T. 1927.

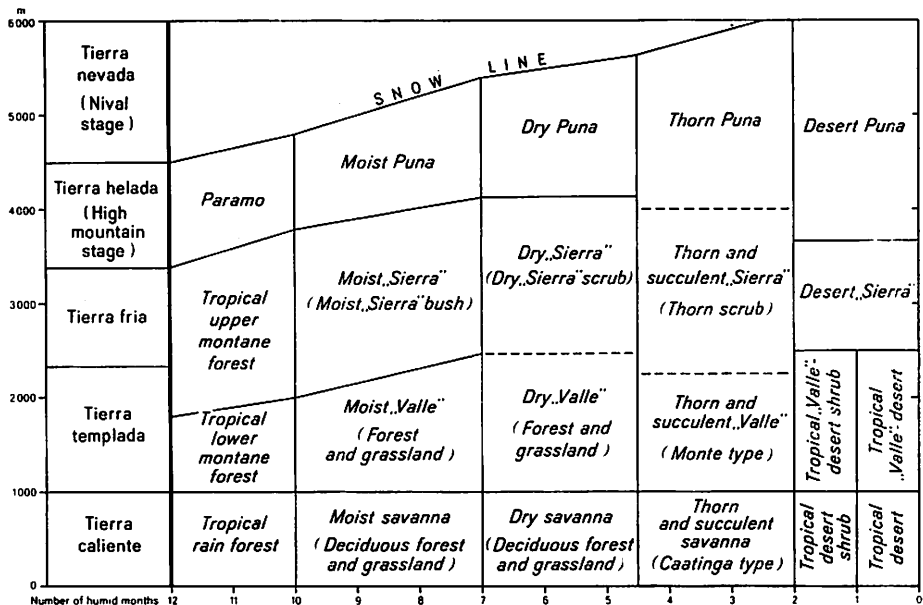


Fig. 18. Table: Horizontal and vertical arrangement of climates and climatic vegetation types in the tropical Andes.

plant, stem succulence and woolly pilose appearance (Photo 13). The peat-bogs of the puna are formed by hard-cushion plants, especially of the Juncacea *Distichia muscoides* (Photo 14). Some other forms of adaptation are also more extremely developed in the puna than they are in the paramos. The giant Bromeliacea *Pourretia gigantea* of the Peruvian and Bolivian puna (Photo 15) with its thorny and fairly succulent, resinous leaves is comparable to the giant Lobelia *Rhynchopetalum* of the highlands of Ethiopia. The contents of resin in many ligneous plants is characteristic of the puna. Tola shrubs and Azorella cushions can thus well be used as fuel. In the dry puna of northern Chile patches of evergreen *Polylepis tomentella* woodland (Photo 16) grow at 4,800 m; they probably ascend to 5,000 m, and are growing there at the absolute upper limit of tree growth which is nowhere in the world to be found at higher altitudes.

Let us now draw all we know about the climatic and vegetational zones of tropical mountains in a tabulated form of synopsis (Fig. 18): According to the number of humid months, the lowest horizontal line of the table shows the sequence of lowland climates ranging from the tropical rain forest to the tropical desert. In the column at the left hand side there is, from bottom to top, the vertical arrangement from the Tierra caliente to the Tierra templada, to the Tierra fria, and on to the Tierra helada and the snow-line. In the upper horizontal row which is representing the high-mountain region, there are according to the diminishing amount of humid months, paramo, moist puna, thorn-and-succulent puna, and desert puna: According to the length of the humid season, there is also a

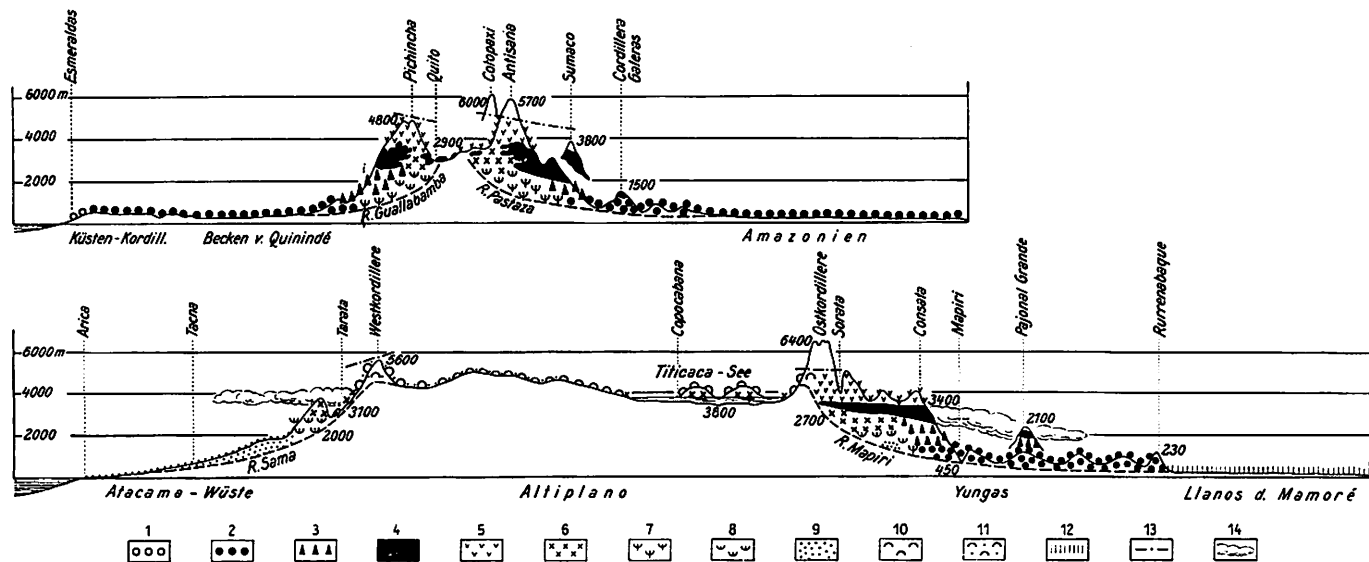


Fig. 19. Cross section of the equatorial Andes of Ecuador (above) and of the tropical Andes at the latitude of Lake Titicaca.

1. Semideciduous lowland forest, 2. Ombrophilous lowland forest, 3. Tropical evergreen lower montane forest (Tierra templada), 4. Tropical evergreen upper montane forest (cloud forest, Ceja de la Montaña), 5. Paramos, 6. Mesophytic Sierra shrub and *Polylepis* woodland (Queñuales) of the Tierra fria, 7. Thorn- and succulent woodland and shrub of the Tierra templada (Valley formation), 8. Thorn- and succulent shrub of the Tierra fria (Sierra belt), 9. Desert, 10. Moist or Grass Puna, 11. Dry and Thorn Puna, 12. Moist lowland savannas, 13. Snow line, 14. Cloud belt.

sequence of hygrothermic climates in the intermediate heights of the Tierra templada and the Tierra fria: following LAUER, the periodically moist and dry climatic and vegetational types of the Tierra templada are called Valle formation (moist Valle, dry Valle, thorn-and-succulent Valle, desert Valle), and the corresponding types of the Tierra fria are called Sierra formation (moist Sierra, dry Sierra, thorn-and-succulent Sierra, desert Sierra). In this form the table contains all climatic and climato-vegetational types known in the tropical zone.

This table, however, cannot give an impression of the spatial arrangement of these types. The three-dimensional arrangement can only be represented by maps in combination with profiles. In addition to the more formal representation in the table, map and profile can also show the east-west contrast of the mountain ranges (Fig. 19). Only in the equatorial latitudes of northern Ecuador and Colombia, the cordilleras ascend on the eastern and the western side out of the tropical rainforest. A vegetation profile in this part is completely symmetric. Orographic rainfall is exceptionally high on the western side of the West Cordillera of Colombia. The highest amount of rainfall recorded in America is found here as a result of the equatorial westwind drift. Conditions are different in the zones of the SE trade-winds in the southern, and of the NE trade-winds in the northern hemisphere. From southern Ecuador southward to NW-Argentina and northern Chile, the desert along the Pacific coast is contrasted by the rainforest on the eastern declivity of the Andes. The coastal desert, situated on the leeward side of the Andes regarding its exposition to the trade-winds, reaches as far north as the Santa Elena peninsula at 2° southern latitude, and is partly caused by the cold waters of the Humboldt current; the constantly moist mountain forest on the windward eastern side of the Andes reaches as far south as the Sierra de Aconquija in NW-Argentina at 27° southern latitude. Because of this diagonally asymmetric arrangement of the zones of humidity, the climato-vegetational zones of moist puna, dry puna, and thorn-and-succulent puna cross the Andes diagonally from NW to SE. Above the moist mountain and cloud forest of the eastern side, there is a zone of constantly humid mountain grassland running as far south as NW-Argentina and ending only where the clouds and the mist from the trade-winds end abruptly in the summit region of the eastern cordilleras.

A similar kind of asymmetric arrangement into a moist eastern and a dry western side is developed in the northern hemisphere in the trade-wind zone of Central America and Mexico. At the eastern declivity of the Sierra Madre Oriental in Mexico, the tropical rainforest reaches as far north as the tropic of Cancer.

The difference of windward and leeward topographical expositions with regard to precipitation and vegetation rules not only the appearance of the Cordilleras as a whole, it also shows its influence in smaller regional units. Thus arid basins and valleys surrounded by moist mountain ranges are a common feature in the Cordilleras between Mexico and Bolivia. The greatest contrast that can possibly be found in a relatively small region is developed where the headwaters of the Amazon and La Plata rivers have incised their deep gorges into the central Andes (Fig. 20). These gorges are incised several thousand meters into the dry puna highlands and lead down to the tropical rainforest of the Amazon basin. Between the moist lowlands of the Amazon basin and the dry and hot puna highlands a daily interchange of air masses takes place which results in an extremely strong

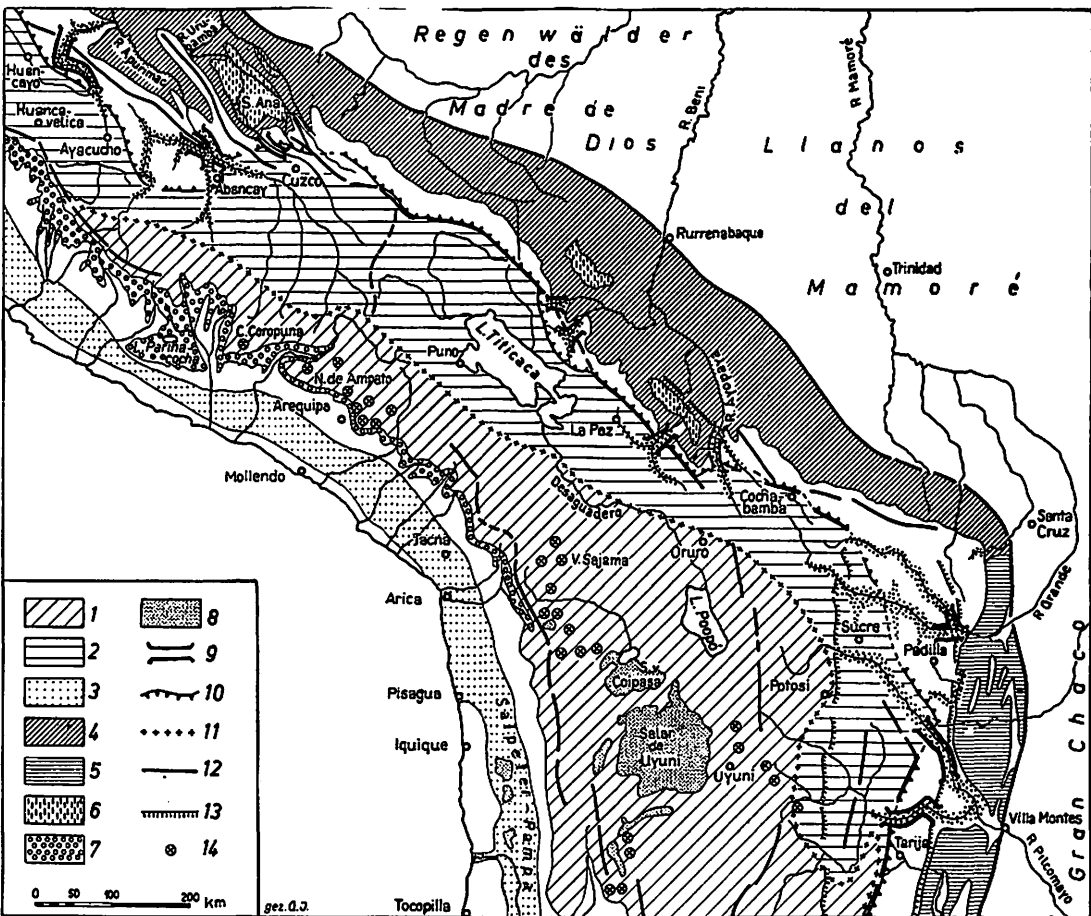


Fig. 20. Vegetational zonation of the Central Andes.

1. Arid Puna belts (desert Puna and dry Puna), 2. Moist Puna belt, 3. Tablelands ("Pampas") of the Atacama Desert, 4. Rain forests (incl. montane forests) of the eastern slopes of the Andes, 5. Semi-deciduous forests (Tucumano-Bolivian Forest) incl. evergreen and deciduous montane forests (*Alnus*-, *Juglans*-, *Podocarpus*-forests), 6. Open savannas within the rain forests, 7. Mesophytic shrubs and woodlands on the western declivity of the Andes, 8. Xerophytic vegetation in the hot valleys of the eastern drainage systems, 9. Transsection gorges of these valleys (wind gaps for the day-time eastern compensation wind systems), 10. Main climatic divide of the Central-Andes (western limit of the eastern orographic rains and mists and for the ombrophilous vegetation types in general), 11. Eastern limit of the *Lepidophyllum* scrub ("Tola" belt), 12. Main mountain chains and eastern border of the Andes, 13. Declivity of the "Puna Bloc" in Southeastern Bolivia, 14. High cone-shaped mountains.

diurnal wind system. The valleys are enormous windgaps to this daily inter-change<sup>24</sup>). The valleys of the Pilcomayo, Pilaya and Río Grande in SE-Bolivia, the Río de la Paz and Río Sorata on both sides of the Cordillera Real, and the valleys of the Apurimac-Mantaro and Huallaga below Huanuco in the middle of Peru, are examples of such windgaps. A profile through the gorge of the La Paz-River (Fig. 21) shows the effect which the windsystem has on precipitation and vegetation. In the deepest and narrowest part of the gorge where the valley floor is 5,000 m below the summit of Mt. Illimani, a gale-like wind rises suddenly every day late in the morning and blows upward along the valley floor and up the slopes on both sides of the valley. The wind is so strong that even small stones are carried away. The bottom of the valley is occupied by desert with a vegetation of Tillandsias without roots, the same plants as are found in the coastal desert of Peru and northern Chile. In some years there is no rainfall whatsoever in this arid region. The aridity is caused by the descending hot and dry air which is replacing the air masses that move upslope with the upslope wind

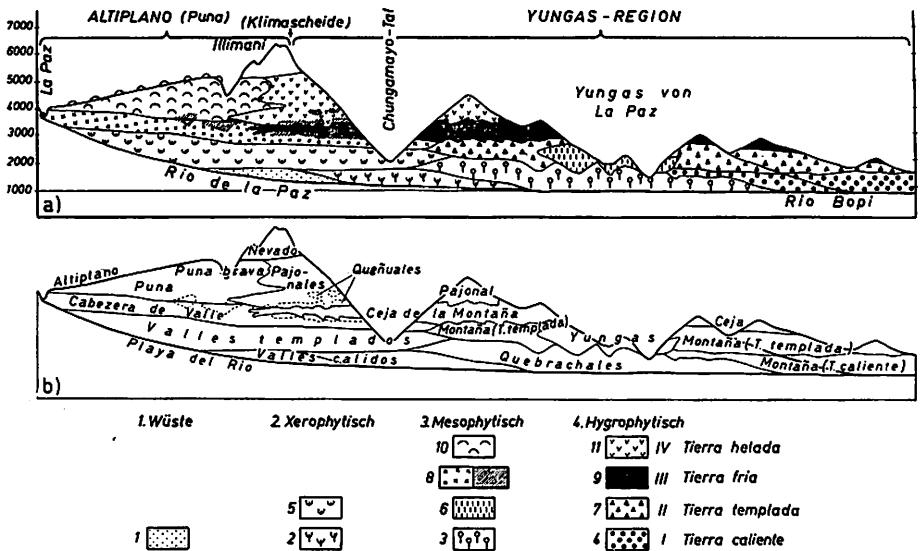


Fig. 21. Cross section through the Cordillera Real and the valley of the La Paz River from the Altiplano to the Yungas area. (a) Vegetation belts, (b) Local denotations of landscape types.

1. Desert, 2. Thorn and succulent scrub of the hot valley zone, 3. Dry deciduous savanna forest with *Piptadenia* and *Schinopsis*, 4. Rain forest of the Tierra caliente, 5. Thorn and succulent scrub of the Tierra templada, 6. Mountain savannas of the Yungas (Medio Yungas), 7. Ombrophilous lower montane forests, 8. Mesophytic scrub of the Tierra fria (with *Polylepis* = Queñua woodland), 9. Upper montane cloud forest ("Ceja de la montaña"), 10. Moist Puna, 11. Semi-evergreen high mountain grassland ("Pajonales"). White: Nival belt.

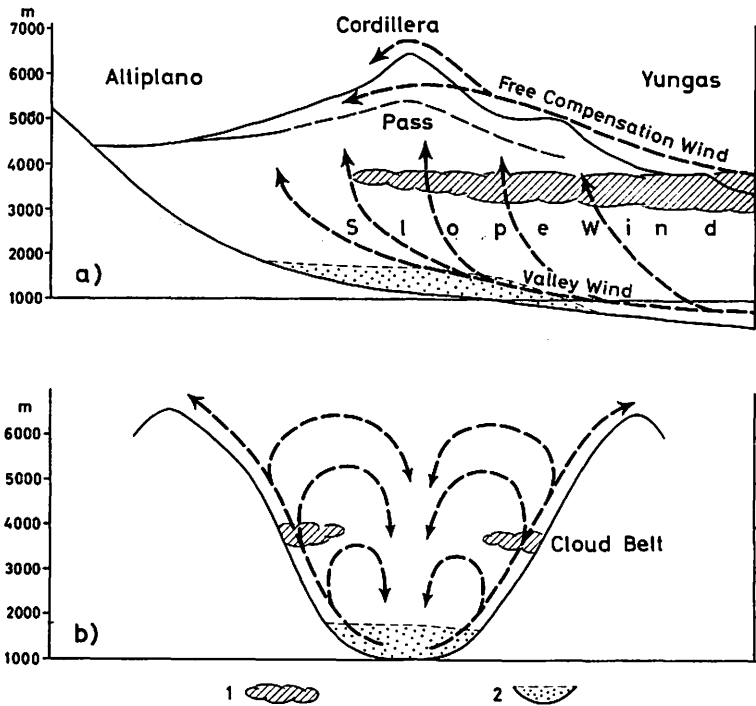


Fig. 22. *The day-time wind system in a transsection valley of the eastern Andes (comp. Fig. 21). a) Longitudinal section, b) Transverse section, 1 cloud belt, 2 desert valley bottom.*

(Fig. 22). On the other hand, the moisture content of the air is increased in the higher parts of the slopes by the upslope wind. At 3,000 m there are cloud banks on both sides of the valley. Under the protective humidity of these clouds, the forests of the Yungas can extend as a narrow zone into the mountains. This belt of cloud forest is similar to that of the *ceja de la montaña*. Further up in the valleys there are the altitudinal zones of the Valle and the Sierra vegetation and finally, the puna zone is reached where the Cordillera Real faces the Altiplano. Going down-stream in the valleys the whole sequence of climato-vegetational zones from the tropical desert to the tropical rainforest is developed in a relatively short distance. Nowhere else in the world have I seen a more striking example of climato-ecological differentiation of vegetation than in these Andean valleys.

Another impressive example of climato-vegetational differentiation is to be seen in the coastal region of Ecuador (Fig. 23, Suppl. I). The coastal desert of Peru reaches northward to Tumbes but is then continued on the far side of the Gulf of Guayaquil on the Santa Elena peninsula at 2° southern latitude. The coastal region of northern Ecuador is already covered by rainforest. The transition from the desert in the south over the various kinds of savanna to the rainforest in the north takes place within a relatively short distance. It is even shorter going from the western coast of the peninsula eastwards, passing Guayaquil, to the foothills



of the Andes. A further interesting phenomenon is the coastal fog which forms over cold waters in front of the coast<sup>26</sup>). In Peru there are the well known Garuas which rise from the cold coastal waters during winter and are the cause of the Loma vegetation in the desert. These cold waters reach further north in winter and wash against the coast in the Manabi province of Ecuador. On this mountainous stretch of coast the fog is called "paramillo". It provides humidity and some precipitation in the dry winter season, while there is regular convectional rainfall in summer. The combination of the two humid seasons makes the growth of tropical rainforest possible. As fog can only become effective on a mountainous coast, there is an arid vegetation in parts with a low coast. This is the reason why there is often a sudden change from rainforest to semi-arid thorn-and-succulent savanna in this region. Topoclimatic (or mesoclimatic) conditions lead here, as well as in the above-mentioned valleys, to a very contrasting arrangement of vegetation.

In this representation of the climate and the vegetation of the mountainous regions of the tropical Americas, we have not yet mentioned the difference within the vegetation of the northern and the southern hemisphere. There is no difference between the two in equatorial latitudes. The paramo vegetation reaches as far south as northern Peru at 8° southern latitude, and as far north as Costa Rica at 9° northern latitude. In the outer tropical zone, however, there are great differences in the altitudinal zones above 2,000 m between the central Andes of Peru-Bolivia on the one side, and the highlands of Mexico and Central America on the other<sup>26</sup>). In the Tierra caliente and Tierra templada zones of Mexico the ordinary neotropical vegetation is to be found, and there are *Cecropias* in the rainforest; *Curatella* in the savanna; *Weinmannia*, *Podocarpus* and *Fuchsia* in the mountain forest; and mangroves along the tropical coasts. The lowland plantations which grow cocoa, vanilla and kapok are truly tropical in character, and the Tierra templada with its coffee-fincas corresponds to the Yungas of Bolivia from the landscape-ecological point of view. In the Tierra fria, however, flora and vegetation are distinct from the southern hemisphere. Forests are composed mainly of pine (*Pinus*) and oak (*Quercus*) species, and there are also *Alnus*, *Acer*, *Fraxinus*, *Celtis*, *Carpinus* etc. (alder, maple, ash, celtis, hornbeam). They are all species related to genera of the northern hemisphere which are natives of the holarctic flora. Above 3,300 m forests consist of coniferous trees only, particularly of *Pinus Hartwegiana* and *Abies religiosa*, corresponding to the boreal coniferous forest belt of North America and northern Eurasia, where they suffer very cold winters. In greater heights one could expect to find a puna vegetation as climatic conditions are similar to those in South America with a humid and an arid tropical season. But above the forest-line, at about 4,000 m, there are mountain grass-steppes, the flora of which consists mainly of neo-arctic and holarctic herbs, and only of a few Andean and subantarctic-Andean species.

There are two alternatives to explain the boreal character of the vegetation and landscape of the Mexican highland: either the climate of the highland is not truly tropical — which, of course, it should be by virtue of the geographical latitude —; this could possibly be explained by the highlands position to the North American continent from whence cold air might invade (regard is to be given to the "Northerners"); or the cause is to be looked for in the history of the development of the flora.

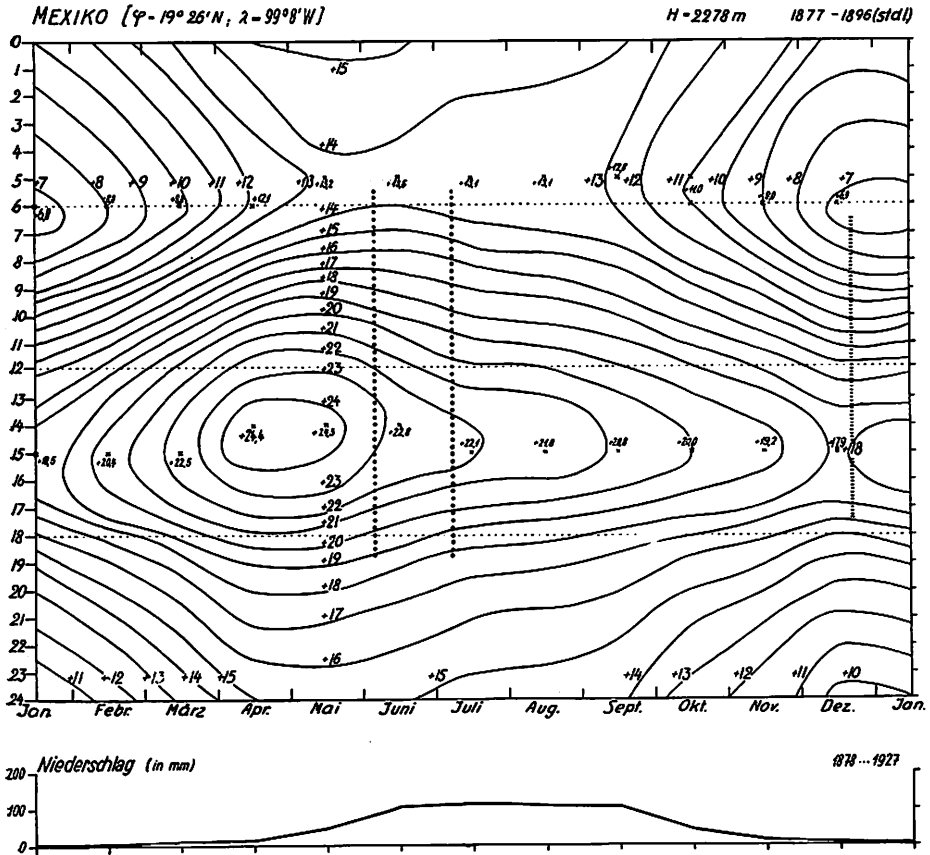


Fig. 24 Thermoisopleth diagram of Mexico City.

Again, it was ALEXANDER VON HUMBOLDT who first saw the problem and wrote: "The cause of this strange phenomenon might be attributed to the greater part to the shape of the continent which is broadening excessively towards the North Pole; therefore the climate of Mexico is colder as it should be according to both latitude and altitude of the country. Thus Canadian plants have gradually been migrating southward along the high mountain ranges." What are the facts then?

A climatic comparison can be made between the city of Mexico and the South American cities of Cochabamba and Arequipa which are similar as regards altitude and latitude. Furthermore, in the case of Cochabamba, the place has also a similar amount of rainfall and a humid season much the same as that of Mexico-City. Both, Mexico and the two cities in the Andes have a typical tropical climate as is proved by the thermoisopleth diagrams of both (Fig. 5 and 24). The annual range of temperature is  $6.4^{\circ} C$  in Mexico-City while it is  $6.0^{\circ} C$  in Cochabamba. The mean temperature of the coldest month (December) is  $11.8^{\circ} C$  which does

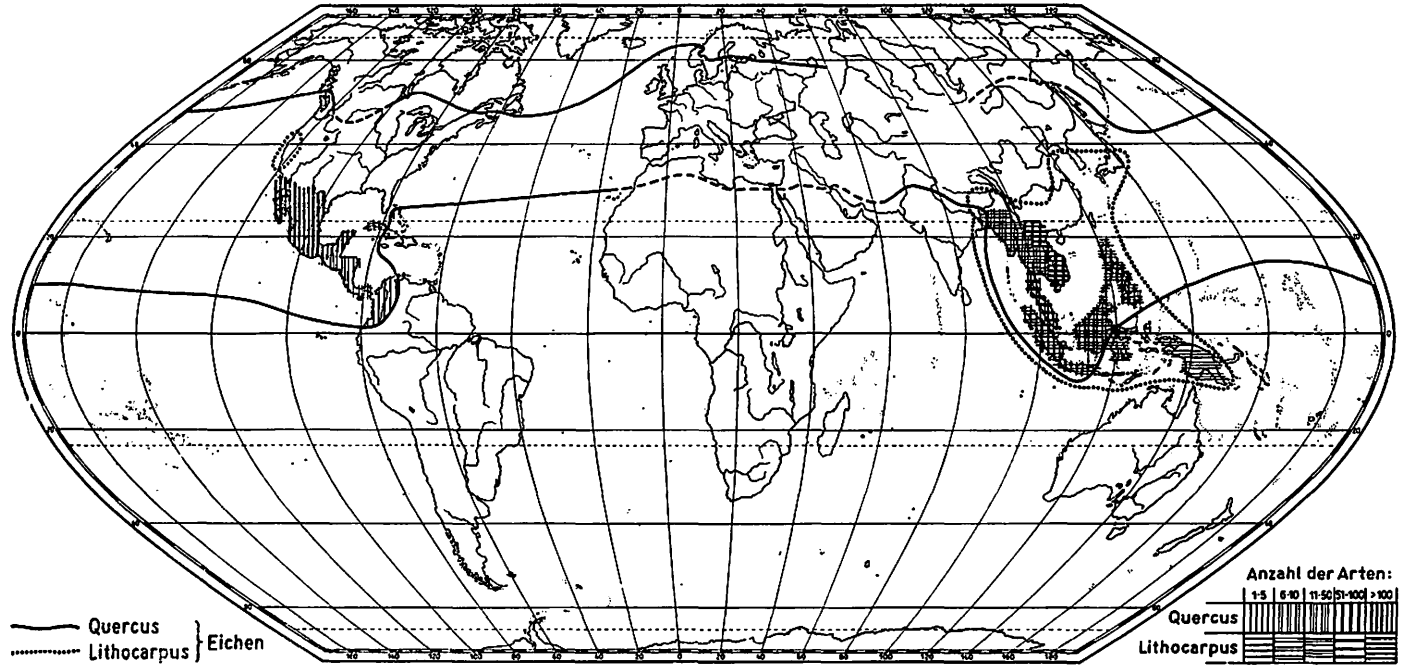


Fig. 25. The area of oaks (genera *Quercus* and *Lithocarpus* incl. *Pasania*) in the tropical zone, with the number of species. After Fr. BADER, 1960.

not fall within the definition of a wintercold climate. At Desierto de los Leones above Mexico-City, at 3,000 m in the coniferous belt, the annual range of temperature is as little as 5.1 ° C, which is far from a boreal climate of the Canadian type. The Mexican volcanoes do not have an altitudinal zone of winter snow cover just below the snow-line. But there is a seasonal snow cover during the humid season in summer, and it keeps until early winter. During the dry winter season evaporation and ablation caused by solar radiation convert the snow cover into what is called "penitentes"-snow<sup>27</sup>). This is the same process which I found at the volcanoes in the southern hemisphere in the same latitude as for instance at Mt. El Misti near Arequipa and at Mt. Sajama in western Bolivia. Likewise, the trees at the forest-line do not show any deformation by snow or icy gales as they do in the Rocky Mountains.

We can now state that the different appearance of vegetation and landscape in the Altiplano of Bolivia and Peru in the southern hemisphere and in the Meseta of Mexico in the northern hemisphere is not caused by climato-ecological factors as ALEXANDER VON HUMBOLDT suggested. The cause must rather be looked for in the geological history of the region<sup>28</sup>). Mexico only became part of the continental mainland during Tertiary times, and it became a mountainous country by Tertiary orogeny and subsequent volcanic eruptions. The new southern extension of the continent, and especially its higher parts, became occupied by plants and animals migrating southward from extra-tropical North America. The northern flora invaded the young mountainous region and formed many new species. In this mountainous tropical region sharp contrasts of thermic, hydroclimatic and geological environmental conditions were encountered. During the Pleistocene period there was also a repeated change of colder and warmer climates. A wealth of species which distinguishes the Mexican ligneous flora results from those plant

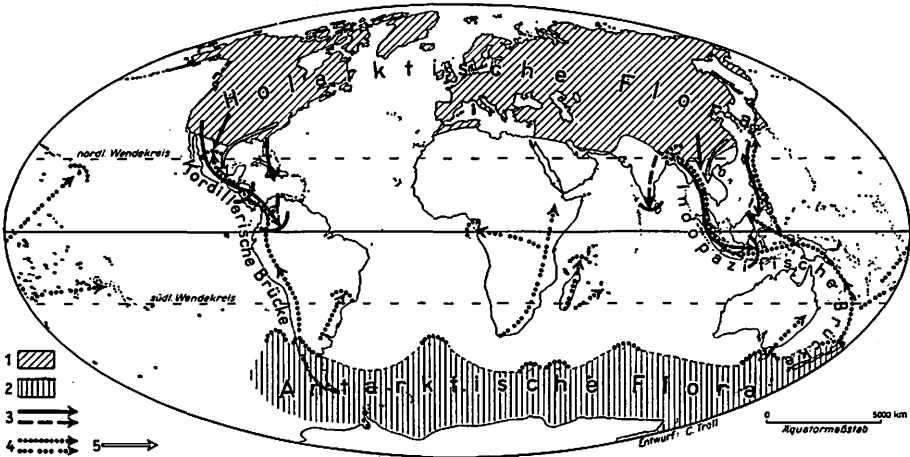


Fig. 26. The ways of spreading of the holarctic and (sub-) antarctic floral elements into the tropical mountain areas.

1. Holarctic realm, 2. Antarctic realm, 3. Spreading ways of holarctic genera,
4. Spreading ways for antarctic genera, 5. Spreading of arcto-tertiary elements of East Asia and North America into the tropical mountain systems.

migrations and thus conforms with MORITZ WAGNER's theory of migration<sup>20</sup>). There are about a hundred species of *Pinus* to be found all over the world of which as much as 39 grow in Mexico; and there are more than 200 species of oak (*Quercus*) in Mexico<sup>30</sup>).

These floristic conditions of the Mexican highland and of Central America have their counterpart in SE Asia where the boreal genera of oaks (*Quercus* and *Lithocarpus*) and pines (*Pinus*) have migrated in a great number of species into the tropical mountains, even as far south as the equator (Fig. 25). One species of *Pinus* is to be found at the equator in Sumatra.

Both regions, the Cordilleras in the New World and the sequence of islands from Indochina southward to Indonesia, New Guinea, New Caledonia, and New Zealand are young folded mountain systems which extend through the whole length of the tropical zone from holarctic to subantarctic regions. On both these "terrestrial bridges" which were only formed in recent geological times, floristic migrations into the tropical high-mountain regions took place, namely from holarctica in the north and from subantarctica in the south (Fig. 26).

#### BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

- 1) MERRIAM, C. HART 1898: Life Zones and Crop Zones of the United States. U.S. Dep. Agric., Division Biolog. Survey, Bull. 10. Washington.
- 2) ALLEE, W., EMERSON, A. et al. 1949: Principles of Animal Ecology. Philadelphia.
- 3) ANDRADE MARIN, L. 1945: Cuadro Sinóptico de Climatología Ecuatoriana. Quito.
- 4) TROLL, C. 1955: Der jahreszeitliche Ablauf des Naturgeschehens in den verschiedenen Klimagürteln der Erde. Studium Generale, 8, pp. 113—133.  
Idem 1958: Climatic Seasons and Climatic Classification. The Oriental Geographer, vol. 2, Dakka (Pakistan). pp. 141—165.  
Idem 1959: Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. Bonner Geogr. Abhandl., H. 25. 39 p.  
Idem 1961: Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Die Naturwissenschaften, 48, pp. 332—348.  
Idem 1962: Die dreidimensionale Landschaftsgliederung der Erde. Hermann von Wissmann-Festschrift. Tübingen, Geogr. Inst. d. Universität. pp. 54—80.  
Idem 1966: Ökologische Landschaftsforschung und vergleichende Hochgebirgsforschung. Erdkundliches Wissen, vol. 11. Wiesbaden. 366 pp. (contains reprints of above mentioned articles 1955, 1961 and 1962).
- 5) TROLL, C. 1943: Thermische Klimatypen der Erde. Peterm. Geogr. Mitt. pp. 81—89.
- 6) PAFFEN, K. H. 1967: Das Verhältnis der tages- zur jahreszeitlichen Temperaturschwankung. Erdkunde, 21, pp. 94—111.
- 7) VON WISSMANN, H. 1948: Pflanzenklimatische Grenzen der warmen Tropen. Erdkunde, 2, pp. 81—92.
- 8) TROLL, C. 1943: Die Frostwechselhäufigkeit in den Luft- und Bodenklimaten der Erde. Meteorol. Ztsch., 60, pp. 161—171.
- 9) TROLL, C. 1944: Strukturböden, Solifluktion und Frostklimata der Erde. Geol. Rundschau, 34, pp. 545—694.  
Idem 1958: Structure Soils, Solifluction, and Frost Climates of the Earth. U.S. Army Snow Ice and Permafrost Establ., Translation 43. 121 pp.
- 10) HELBLING, ROB. 1919: Beiträge zur topographischen Erschließung der Cordillera de los Andes zwischen Aconcagua und Tupungato. 23. Jahresber. d. Akad. Alpenclubs Zürich 1918. Zürich.  
FINSTERWALDER, RICH. 1932: Geodätische, topographische und glaziologische Ergebnisse. In: Wissenschaftliche Ergebnisse der Alai-Pamir-Expedition 1928, Teil I. Berlin.
- 11) LÖFFLER, HEINZ 1964: The Limnology of tropical High-Mountain Lakes. Verh. Intern. Verein f. Limnologie, vol. 15.
- 12) GOEBEL, K. 1891: Die Vegetation der venezolanischen Paramos. In GOEBEL, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen, Tl. 2, Marburg.

- 13) HEDBERG, OLOV 1964: Features of Afroalpine Plant Ecology. Acta Phytogeographica Suecica, vol. 49. Uppsala.
- 14) TROLL, C. 1959: Die Physiognomik der Tropengewächse. Jahresber. d. Gesellschaft d. Freunde u. Förd. der Universität Bonn für 1958. Bonn.  
Idem 1961: Die Physiognomik der Gewächse als Ausdruck der ökologischen Lebensbedingungen. Dt. Geographentag Berlin 1959. Tag. Ber. u. Wiss. Abhandl. Wiesbaden. pp. 97—122.
- 15) DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M. 1933: Biology of Plants and Animals in the Higher Parts of Mount Pangerango-Gedeh in West-Java. Verh. Kon. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam, Afd. Natuurkunde, 2. Sect., Tl. 31. pp. 1—278.
- 16) HAUMAN, L. 1933: Esquisses de la Végétation des Hautes Altitudes sur le Ruwenzori. Bull. Acad. Roy. Belge, Cl. des Sciences, Sér. 5, t. 19. pp. 602—16, 702—17, 900—17.
- 17) TROLL, C. 1943: Die Stellung der Indianer-Hochkulturen im Landschaftsaufbau der tropischen Anden. Ztsch. Ges. f. Erdk. Berlin, pp. 93—128.  
Idem 1958: Las Culturas Superiores Andinas y el Medio Geográfico. Publ. Instit. de Geografía, Univ. Nac. de San Marcos, Lima. 55 p.
- 18) KOFORD, CARL B. 1957: The Vicuña and the Puna. Ecol. Monographs, vol. 27, No. 2. pp. 153—219.
- 19) LAUTENSACH, H. 1952: Der geographische Formenwandel. Colloquium Geographicum, vol. 3, 191 p.
- 20) HEDBERG, O. 1951: Vegetation Belts of the East African Mountains. Svensk Bot. Tidskrift, vol. 45, No. 1. Uppsala.
- 21) JAEGER, FRITZ 1945: Zur Gliederung und Benennung des tropischen Graslandgürtels. Verhandl. Naturf. Ges. Basel, Bd. 56, H. 2. Basel.
- 22) LAUER, WILH. 1952: Humide und aride Jahreszeiten in Südamerika und Afrika und ihre Beziehung zu den Vegetationsgürteln. Bonner Geogr. Abhandl. H. 9. Bonn. pp. 15—98.
- 23) PAFFEN, KH. 1966: Die tägliche Temperaturschwankung als geographisches Klima-charakteristikum. Erdkunde, Bd. 20, Bonn. pp. 252—63.
- 24) TROLL, C. 1952: Die Lokalwinde der Tropengebirge und ihr Einfluß auf Niederschlag und Vegetation. Bonner Geogr. Abhandl., H. 9. Bonn. pp. 124—182.
- 25) TROLL, C. 1930: Die tropischen Andenländer. Handbuch d. Geographischen Wissenschaft, ed. by F. KLUTE. Vol. Südamerika. Wildpark Potsdam. pp. 309—497.
- 26) TROLL, C. 1957: Forschungen in Zentral-Mexiko. Die Stellung des Landes im dreidimensionalen Landschaftsaufbau der Erde. Deutscher Geographentag Hamburg 1955. Tag. Ber. u. wiss. Abh. Wiesbaden. pp. 191—213.
- 27) TROLL, C. 1949: Schmelzung und Verdunstung von Eis und Schnee in ihrem Verhältnis zur geographischen Verbreitung der Ablationsformen. Erdkunde, Bonn. pp. 18—29.
- 28) TROLL, C. 1959: Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographischen Zonierung. Bonner Geogr. Abhandl., H. 25. Bonn, 93 p.
- 29) WAGNER, M. 1868: Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig.  
Idem 1870: Über den Einfluß der geographischen Insolierung und Kolonienbildung auf die morphologischen Veränderungen der Organismen. Sitz.-Ber. Bayer. Akad. d. Wiss., München.
- 30) BADER, F. 1958: Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in den Gebirgen des Tropengürtels. Nova Acta Leopoldina, N. F. No. 148, vol. 23. Halle. pp. 1—544.

## RESUMEN

### Las Cordilleras de las Américas Tropicales. Aspectos de ecología climática, fitogeográfica y agraria.

Las cordilleras del Nuevo Mundo para los geógrafos y ecólogos ofrecen la única oportunidad de estudiar la zonación vertical de los climas, del manto vegetal, de tipos del suelo, del régimen de los glaciares etc. en un sistema de montañas casi continuo desde la región ártica hasta la antártica. La sinopsis de las alteraciones graduales en dirección vertical en las montañas, desde el ecuador hasta las capas polares correspondiente la latitud geográfica, y del Oeste al Este a causa de la circulación atmosférica resulta en un cuadro

tridimensional de los fenómenos geográficos y ecológicos. Es una tesis fundamental que la colocación vertical de los climas y de los tipos biológicos y paisajísticos en las montañas tropicales no corresponde a las zonas respectivas latitudinales entre el ecuador y las capas polares.

Esta diferencia entre las latitudes frías y templadas del hemisferio Norte y las alturas frías y templadas en los trópicos es basada en las condiciones térmicas. Las montañas ecuatoriales hasta la región de la nieve perpetua no muestran variaciones térmicas estacionales. En Quito, capital del Ecuador en una altura de más de 2800 metros, la temperatura media del mes de Enero y del mes de Julio difiere menos de un grado centígrado. En las latitudes septentrionales el contraste del invierno frío y del verano caliente es el factor dominante en la actividad ecológica de todos los organismos. Al revés, en países tropicales, especialmente en grandes alturas, la variación diurna de la temperatura supera la variación estacional. Alcanza valores extremos en las cuencas áridas de la Puna de Atacama. Por consiguiente existe un contraste entre climas térmicos estacionales en altas latitudes y climas térmicos diurnos en las montañas tropicales. En alturas donde las heladas de la noche y el deshielo del día cambian regularmente durante una serie de meses o aún durante todo el año, las heladas nocturnas llegan a ser el factor climático decisivo para la formación de suelos, para el régimen hidrológico, para la vida vegetal y animal hasta la técnica agraria.

Una serie de tales efectos en las montañas altas tropicales son explicados: 1. los fenómenos de la criopedología (suelos estructurales, soliflucción), que ocurren en el cambio de día y noche; 2. el régimen climático de la capa de nieve y de los glaciares; 3. el carácter de los bosques de las altas montañas tropicales y los efectos topoclimáticos sobre su límite superior; 4. las formas de vida adaptacionales de las plantas en las altas montañas tropicales en relación con las condiciones climato-ecológicas; 5. el aprovechamiento de las heladas nocturnas para la preparación de los "Chuños" (conservas de patatas) por los indios andinos de cultura superior en Perú y Bolivia.

Mediante una serie de mapas, esquemas, perfiles y fotografías las diferentes relaciones geocológicas son demostradas: 1. la zonación vertical de la vegetación en países ecuatoriales del Nuevo y Viejo Mundo; 2. la zonación horizontal en las altas montañas (tierras heladas) tropicales desde los páramos húmedos ecuatoriales hasta las punas desiertas de la Atacama bajo el trópico del capricornio; 3. la sinopsis tridimensional (horizontal y vertical) de los tipos climáticos tropicales según la variación térmica e hídrica.

Un ejemplo peculiar son las influencias mesoclimáticas en el intercambio diario de masas atmosféricas entre las llanuras bajas tropicales y las altiplanicies, lo que resulta en diferencias extremas de las lluvias y de la humedad del aire en los valles hondos de las cordilleras orientales.

Finalmente se trata de una notable irregularidad respecto al carácter botánico de las regiones montañosas de México en comparación con los Andes del Perú y de Bolivia bajo iguales latitudes de los hemisferios Norte y Sud. El carácter boreal de la vegetación de las sierras y mesetas de México y América Central con bosques de coníferas, encinos etc. contrasta completamente con la vegetación y flora de las sierras y altiplanicies de las regiones correspondientes sudamericanas. No hay una diferencia climática para explicar estos hechos. Los datos del clima de México y de Cochabamba no muestran una desigualdad significativa. Solamente la historia neo-geológica de México y América Central ofrece la explicación. Cuando estas tierras se levantaron del mar y se convirtieron en montañas, la conexión de tierras firmes permitió la inmigración de la flora norteamericana en las montañas nuevas y la diversidad de los climas y el cambio climático durante la época pleistocénica estimularon la evolución de nuevas especies. Hay una situación comparable en el Pacífico occidental desde el Sudeste del continente asiático pasando las islas de Indonesia, Nueva Guinea, Nueva Caledonia hasta Nueva Zelanda. También allí la orogénesis terciaria facilitó la inmigración de tipos boreales en las montañas tropicales hasta las islas de Java y Nueva Guinea.

## TROPICAL HIGH MOUNTAIN LAKES

### Their distribution, ecology and zoogeographical importance

HEINZ LÖFFLER

There exists a close relationship between the different types of circulation in lakes and the main climatic regions on earth, as has been shown on several occasions (HUTCHINSON & LÖFFLER 1956, LÖFFLER 1957, 1958, 1960, 1964). Thus, in extratropical areas with seasonal climatic conditions, three main types with direct stratification may be distinguished among holomictic lakes, which is to say, lakes without any significant chemical stratification:

First, a „dimictic“ type in temperate zones with two circulations in spring and fall (the spring circulation is often not to be met with under continental climatic conditions, which is due to the quick warming of the lake after the melting of the ice cover), and a temperature of about 4 ° C in the hypolimnion, which under normal pressure conditions is the temperature of the maximum density of water; second, a “warm monomictic“ type in mediterranean and subtropical zones with circulation taking place in winter only, at minimum temperatures well above 4 ° C, and direct stratification during the summer; third, lakes with frequent circulations in summer at low temperatures, typically even below 4 ° C, which have been called “cold monomictic“ lakes owing to the fact that circulations normally take place during summer (fig. 1).

Within the tropical belt with its diurnal thermic climate again three types of circulation have been described. One of them, occurring in humid rain forest zones, is characterized by direct stratification typically within one centigrade at high temperatures and, consequently, of high stability (RUTTNER, 1931). In this case very few circulation periods, recurring more or less irregularly throughout the year, might be caused by the occasional cooling of the surface. Therefore, it has been called “oligomictic“. A second type in dry tropical areas, very often being astatic, shows frequent circulations due to a more or less regular cooling during the night. This type is also to be found in tropical mountain forest zones up to a height of approximately 3800 — 4000 m. Direct stratification may develop within an amplitude of several centigrades, generally at temperatures above 12 — 14 ° C; this type has been labelled by the term of “warm polymictic“. Finally, above 3800 — 4000 m there exist lakes with frequent circulations during both day and night and of temperatures below 12 ° C. They lack any stable stratification because of relatively slight differences in the density of water within that thermal range. Two main items differentiate them from cold monomictic lakes: the cold polymictic lakes enjoy throughout the year more or less constant light conditions at least with regard to the daily length of insolation and they lack ice-covers (the latter are missing also in the oceanic climates of the subantarctic region). If lakes, by temporary fluctuations of the snowline, remain covered with ice throughout a whole year or even throughout a couple of consecutive years they are called “amictic“. This phenomenon is bound to the proximity of the snowline, and thus they exist in the tropics as well as in temperate or subpolaric regions.

Among the seven types of circulation just described, two are specially inclined to become “meromictic“, which means that the hypolimnion will no longer take



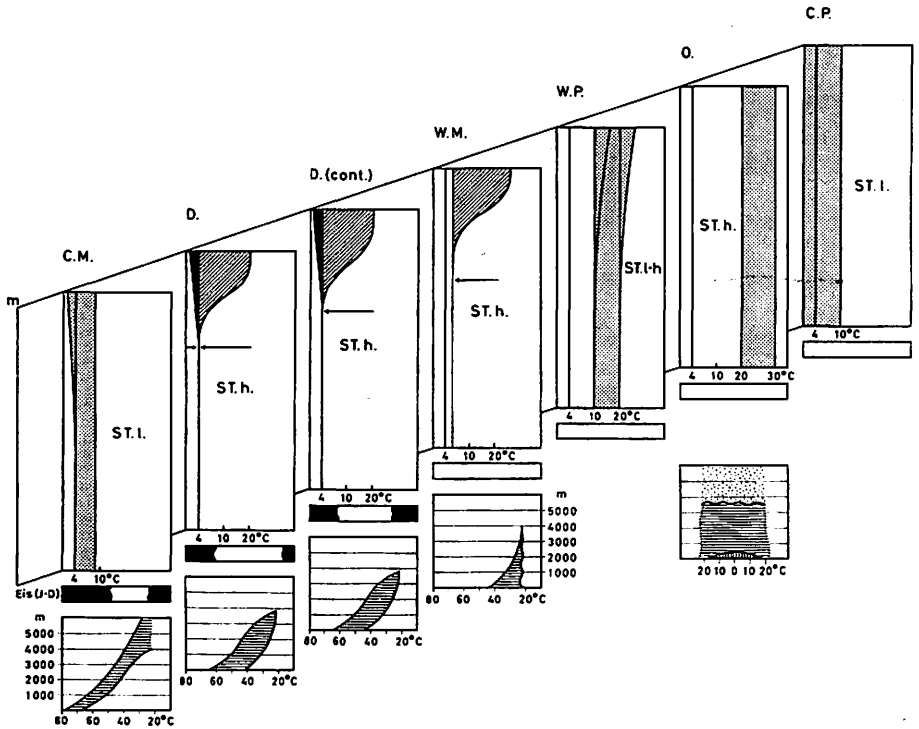


Fig. 1. Types of circulation C.M.: cold monomictic, D.: dimictic, D. (cont.) dimictic (continental), W.M.: warm monomictic, W.P.: warm polymictic, O.: oligomictic, C.P.: cold polymictic). Dotted areas indicate ranges of irregular circulation. Inversal stratification is marked in black. Arrows in dimictic and warm monomictic types make recognizable whether one or two circulation periods do exist. Below the schematical presentation of the types of circulation the average length of ice cover and the occurrence of each circulation type on the northern hemisphere are shown. For tropical types only one diagram has been drawn presenting the oligomictic below and the cold polymictic type uppermost. ST = stability (l = low, h = high).

part in the circulation due to the accumulation of electrolytes in the latter: in warm monomictic lakes extremely cold winters will produce such low hypolimnic temperatures as will never be reached again in the following winter. Consequently, they block full circulation, which may turn the hypolimnion into a "monimolimnion" if the stagnation period lasts long enough. In oligomictic lakes the same effect can be produced by infrequent circulations. Dimictic lakes in this respect sometimes take an intermediate position, especially if there is no spring circulation. In contrast to these, cold monomictic and cold polymictic lakes never show such a tendency and can be regarded as the prototypes of lakes with full supply of oxygen in any depth.

These seven types of lakes under discussion have been recently misunderstood by some authors; they pointed out that in "dimictic" regions some lakes, because

of their depth and of specific topographic and climatic environments, may show a varying behaviour in regard to circulation (e. g., the above mentioned lacking of any spring circulation, or the occurrence of frequent circulations in shallow bodies of water). They failed to see, however, that emphasis has been laid on an attempt to define the normal and typical behaviour of holomictic lakes within different climatic regions and that it seems not wise to coin a vocabulary for all the varieties, as has been done recently by PASCHALSKY (1964). I should rather propose to indicate any specific behaviour in circulation by generally applying the name of that lake in which it has been observed first or from which it is known best (e. g., dimictic, Wörthersee-type, instead of PASCHALSKY's term of merobradymictic etc.).

With regard to the altitudinal zones of tropical high-mountains introduced by HUMBOLDT (1811, 1817) it is safe to say that tropical high-mountain lakes just defined as behaving cold polymictic occur within the "Tierra helada" and upper "Tierra fria", that is, in other words, within the nival and subnival belt. As to the latter, TROLL (1955, 1959, 1960) has given a detailed analysis of the climatic variation caused by rainfall: wet zones or "Paramos" are extant in most of the tropical high-mountains, whereas dry zones or "Punas" are restricted to the southern part of the tropical Andes and some of the Mexican high-mountains. The lakes in Paramos almost perfectly illustrate thermostatic conditions, especially if they are situated near the snowline, where more or less permanent fog keeps insolation on an equal level. Very little research work has been done so far on lakes in Punas, and only a few figures are known for the lakes of "Dry-Punas": Only from Titicaca a few thermal profiles of both wet and dry seasons have been published (GILSON, 1964; MONHEIM, 1956; SCHINDLER, 1955), which indicate no remarkable thermal differences between the two seasons. Much more data are known about the fluctuations of the water-level of Lake Titicaca due to that seasons and due to years of either poor or heavy rainfall (MONHEIM, 1956). Alternating influences of dry and wet seasons on the water-level can be reported from East African high-mountain lakes (Mt. Kenya, Mt. Elgon, Kilimanjaro) as well; the maximum amplitude of water-level, 16 m, however, has been observed in Tsola Tso (Nepal) although this lake no longer belongs to the tropics.

By far the greatest number of cold polymictic lakes are to be found in the Andes (fig. 2). Their number amounts to several thousand lakes, including the world's biggest tropical high-mountain Lake Titicaca. In contrast to South America no data at all are accessible as regards Central American high-mountain lakes<sup>1)</sup> and only a few from Hawaii (Lake Waiau on Mauna Kea). About one hundred lakes are known in the East African and Abyssinian high-mountains, whereas data from Cameroon-mountain, from Borneo, Formosa and from New Guinea (apart from some faunal and floral observations) are missing. There will be, however, only a few lakes in a proper altitude on those mountains. In the Andes, lakes might be expected up to altitudes of more than 6000 m, thus representing the highest lakes in the world. Llullaillaco in northern Chile is the mountain most likely to have lakes above 6000 m. Up to now lakes at 5300 m in extratropical

---

1) Data from Central American high-mountain lakes will be published soon.

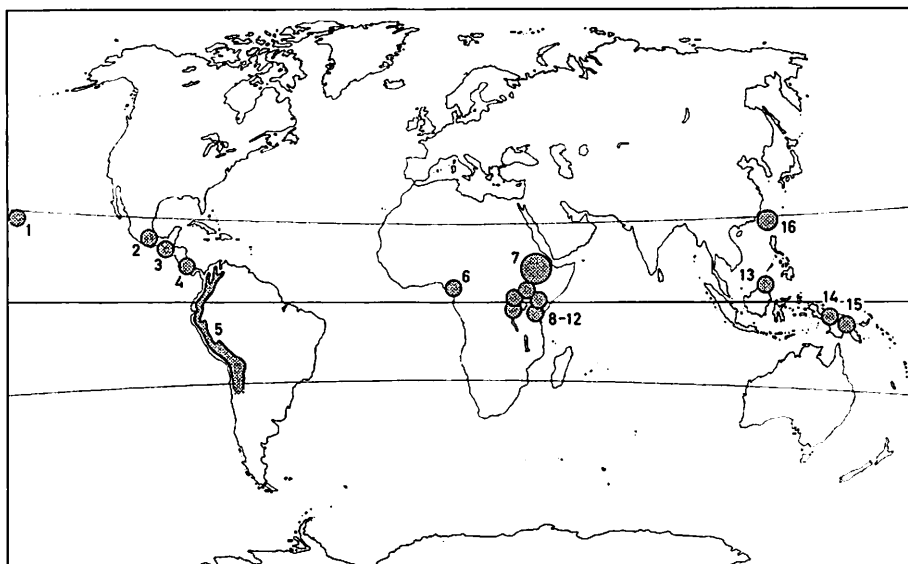


Fig. 2. Distribution of tropical high mountain lakes in the world: 1: Mauna Kea, 2: southern Mexico, 3: Guatemala, 4: Costa Rica, 5: Andes, 6: Kamerun Mountain, 7: Abyssinia, 8—12: East African Mountains (Kilimanjaro, Mt. Kenya and Aberdare Mts, Mt. Elgon, Ruwenzori, Virunga volcanoes), 13: Mt. Kinabula, 14; 15: Indonesian and Australian New Guinea, 16: Formosa. Glaciation only occurs in 2, 5, 8, 9, 12, 14 and 15.

Indian Tibet were investigated and believed to be not far from a possible maximum altitude of lakes (HUTCHINSON, 1937). Recently, however, lakes in the Mt. Everest region at 5600 m have been searched by the author, and there is no doubt that lakes up to at least 6000 m do exist in both Tibet and South America. In three sections, fig. 3 shows the distribution of the snowline of the mountains of the world, which in most cases coincides with the upper limit for the existence of lakes.

If one plots the temperatures of the maximum depth of (holomictic) tropical lakes against the corresponding altitudes, an astonishingly clear relation between them becomes obvious. In fig. 4, some of these data taken from papers by RUTNER (1931), GESSNER (1955), DEEVEY (1957), BAXTER et alii (1965), LÖFFLER (1960, 1964 and unpublished information) are presented. The apparently increasing variation in high altitudes is partly due to glacier lakes and partly to the Himalayan lakes in Nepal, which are determined by a distinct seasonal climate (in this case, by the relatively warm monsoon-summer), because of their position just outside the tropics ( $28^{\circ}$  n.l.). It also becomes obvious, that at present, very little information exists about tropical lakes between 2000 and 3000 m: the reason for that is the origin of most of the tropical mountain lakes. With very little exceptions they came to be formed by glaciation during the pleistocene and more recently. In the pleistocene, the tropical snowline did not as a rule extend below 3000 m, so most lakes in tropical mountains are to be found from 3000 m upwards, as, for example, in the East African high-mountains. In regard to this

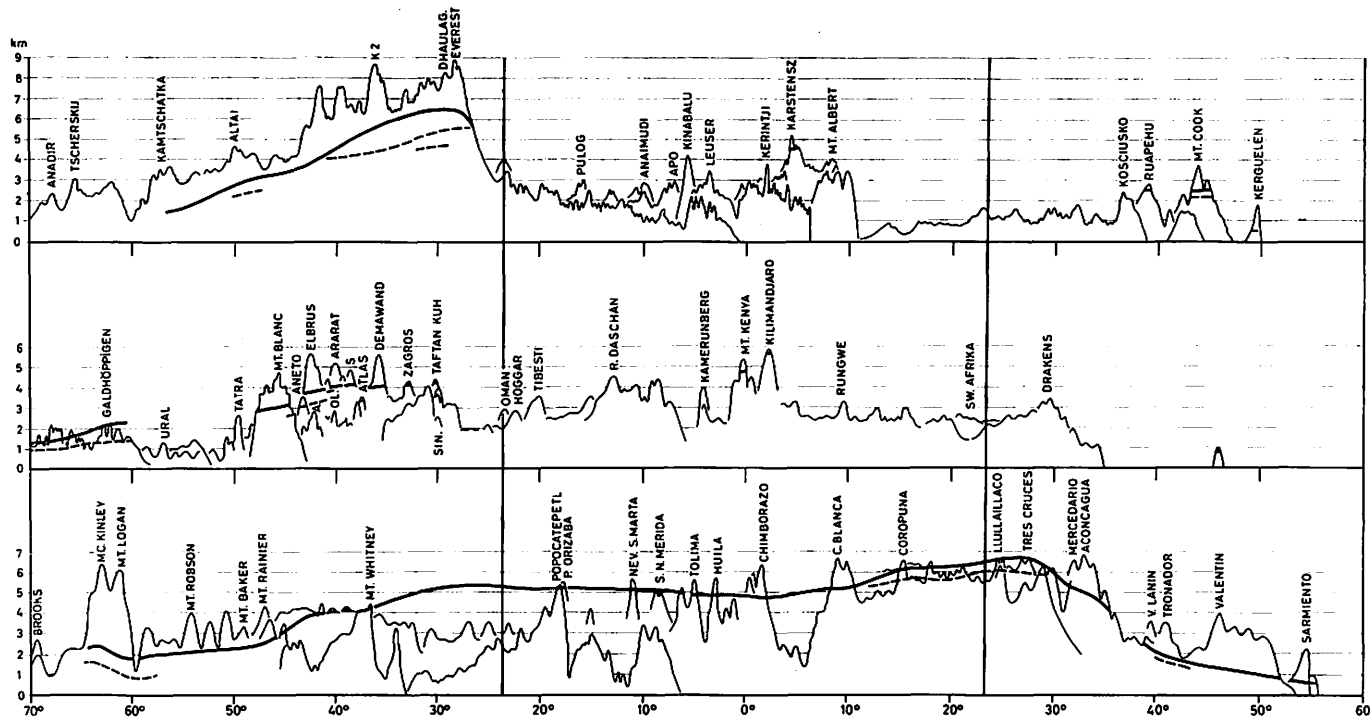


Fig. 3. Snowline indicating approximately the upper limit of lakes. In three sections mountains of the world and their snowline are presented. Downward from above: Eastern and Central Asia, Australia, Europe and Western Asia, Africa, America. Partly taken from TROLL 1942.

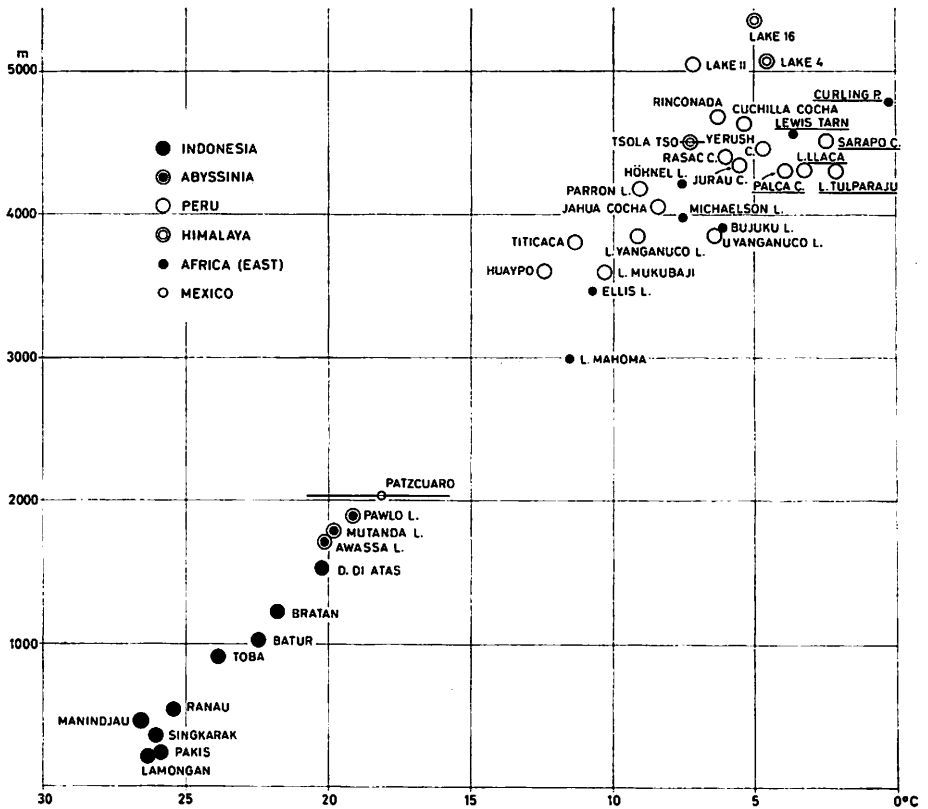


Fig. 4. Bottom temperatures of tropical lakes at different altitudes. In some lakes, where it has been observed, variation in bottom temperature has been made recognizable by a line (Tsola Tso, Titicaca, Patzcuaro). Names of glacier lakes are underlined.

typical feature of an altitudinal belt extremely poor in lakes, tropical mountains strikingly differ from mountain regions outside the tropics, where glacial activity reached down into the plains.

Among glacial tropical high-mountain lakes no lakes on or in ice are known at present, but many examples may be found in subtropical Himalayas. Parron-Lake in Cordillera Blanca is a remarkable example of a lake dammed by the moraine of an existing glacier in the main valley. Besides that, glacial rock basins are quite frequent, such as ice-scour lakes (e. g., Hall-Tarns on Mt. Kenya), cirque lakes and paternoster lakes. By far most glacial lakes in tropical high-mountains are, however, formed behind terminal moraines and are, as such, often shortlived (HUTCHINSON, 1957) especially if they occupy steep valleys. The catastrophic emptying of the extremely unstable lakes of the kind have frequently been reported from Peru (KINZL, 1955). Many of those morainic lakes originated during the last retreat of glaciers and are still in direct contacts with the ice. Sarapococha in Cordillera Huayhuash (Peru), Palcacocha in Cordillera Blanca (Peru,

Fig. 5, 6), and Lewis-Tarn on Mt. Kenya are fine examples of this type. Mahoma-Lake (Ruwendzori), according to LIVINGSTONE (1961), can be considered as a kettle, to which no parallel can be cited from anywhere else in the tropics.

So far, there are almost no records of lakes of volcanic origin in tropical high-mountain regions. On Mt. Kenya at altitudes of just above 3000 m, Lake Rotundu and Lake Alice are supposed to occupy explosion craters, but no proper investigation of these lakes except some core-sampling in Lake Rotundu for pollenanalysis has as yet been undertaken. Actually they might be of post-pleistocene origin.

The only lake of tertiary origin among tropical high-mountain lakes is Lake Titicaca, whose appearance, however, is due to local faulting not too long ago (MOON, 1939; MONHEIM, 1956). The exact history of this lake is still not very well known, but core sampling in Titicaca will probably yield important data to its history. The level of Lake Titicaca in pleistocene was some 100 m above the present one, naturally including Lake Umayo and Laguna Arapa, and thus the lake was probably much poorer in electrolytes than it is now. At present nothing is known of the fauna of that early pliocene-pleistocene Titicaca, then Lake Ballivian, which extended far beyond recent Lake Poopo. Karstic lakes are well known from the Cusco-area (Peru, LÖFFLER, 1960), lakes formed by landslides a. o. from Ruwendzori (Bujuku-Lake) and basins due to deflation are likely to occur in the "Desert-Puna".

As the relative density of the atmosphere at an altitude of 4000 m is only 0,6 and at 5400 m only half the value at sea-level, tropical high-mountain lakes are subjected to much direct solar radiation throughout the whole year. The low humidity in Punas and the general lower ozone rate within the tropics provide further optimum conditions for solar radiation, not to be found elsewhere. In this respect the Puna lakes differ fundamentally from the lakes in Paramos. With increasing altitude lakes are subjected to an increasing proportion of ultra-violet, which in the tropics becomes more significant than elsewhere because of the reduced ozone content. At present, the data obtained experimentally of the transmission of ultra-violet in chemically pure water still show marked differences, which might be due to minute impurities in less transmissive waters (HUTCHINSON, 1957). So at 3650 Å reductions of 21.6% and 3.6% per meter have been recorded. There is, however, no doubt that in clean water light of crucial wave-length between 2900 and 4000 Å might penetrate to a considerable depth. One has to bear in mind, however, that even in slightly coloured lakes the influence of a relatively high dosis of ultra-violet light will be rather small, though it must be taken into consideration in clear and shallow bodies of water. It is of interest, then, that such small lakes in the Andes are the normal biotop of highly pigmented phyllopods (e. g., *Daphnia peruviana* HARDING, *Pleurocus caca* HARDING), which do not occur anywhere else. In Himalayan lakes *Daphnia tibetana* SARS represents pigmented forms, in small ponds of North American and circumarctic regions *Daphnia middendorffiana* FISCHER, which also occurs in alpine lakes, very often shows strong pigmentation. There are some indications that the unpigmented species of *Daphnia* are predominant in Himalaya lakes during monsoon periods, while otherwise pigmented forms successfully compete. In East African high-mountain lakes unpigmented planktic phyllopods only occur in deeper lakes, whereas they are completely unknown in shallow waters.



Fig. 5. Palcacocha in Cordillera Blanca (Peru) in contact with the glacier. Foto: Löffler.

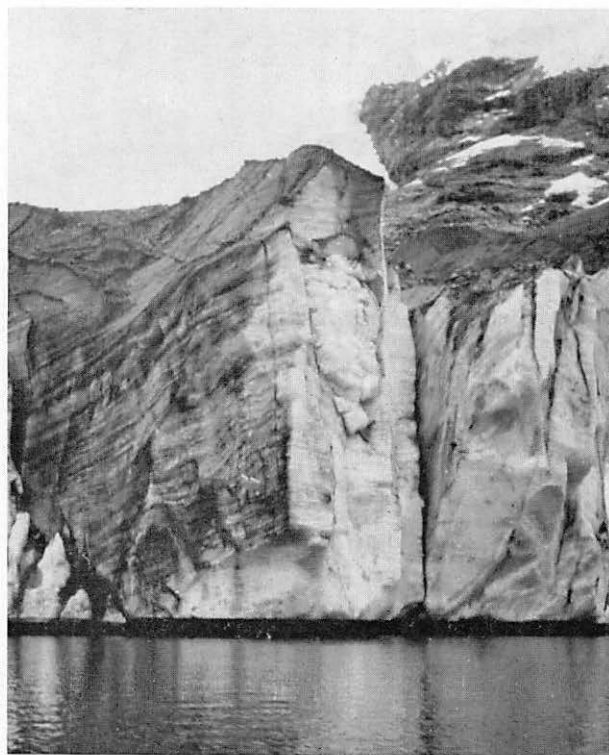


Fig. 6. Palcacocha before its outbreak 1939. In the foreground another glacier lake at about 5100 m. Foto: H. Schweizer.

Most of the glacial lakes still in contact with the glacier because of the diurnal melting of morainic material are highly turbid and may exhibit a strange thermal behaviour. Although chemically unstratified, unstable temperature profiles can be observed (close to the glaciers side) probably stabilized by inorganic suspensions. Laguna Llaca in Cordillera Blanca, beside many other lakes in Peru, is one remarkable example for this, and recently the same phenomenon was observed in the Himalayas (Tsola Tso). Here inorganic suspension definitely increased with increasing depth and moreover — as will be shown below — the petrographical quality of the suspended material varied at different levels.

In contrast to many extratropical mountain-lakes, transparency in tropical high-mountain lakes almost never exceeds 10 m. This is partly due to humic substances or peatformation within the subnival vegetation-belt in Paramos, partly to the turbidity mentioned. Even amictic lakes like Africa's highest lake Curling Pond on Mt. Kenya show low values of transparency. Maximum values have been observed in Yerush-cocha in Cordillera Huayhuash (11 m) and in Enchanted Lake on Mt. Kenya (10,0 m).

With regard to the chemical properties, an even distribution of oxygen within the whole lake should be mentioned as one of the main features of tropical high-mountain lakes, being the result of frequent circulations. Thus orthograde or feebly clinograde oxygen stratifications are typical of these lakes and could be observed in the amictic Curling Pond as well. Titicaca, which might present a transitional stage between cold- and warm polymictic behaviour because of its relatively low position at 3812 m, still exhibits bottom oxygen concentrations which never sink below 35 % of saturation, „*even at the end of a long period of stratification*“ (GILSON, 1964; according to that paper thermal observations during night were never made).

There exists a variety of chemical compositions in tropical high-mountain lakes: Paramo lakes generally tend to be poor in electrolytes, and Puna lakes, especially in landlocked basins, exhibit all stages of various salt concentrations and an astonishing variety of salt compositions such as borate, chloride, sulfate, and carbonate types and all mixtures possible. Very few data about concentrated salt lakes in tropical high-mountains are now available, although the studies of shallow "Desert-Puna" lakes with night temperatures far below zero would provide valuable ecological and physiological information. Most of Peru's Altiplano lakes with an effluent still have a significant salt content. The best known example is Lake Titicaca, which, according to few analyses carried out earlier in this century, contains about 1 g/l of different salts. It is furthermore of interest that the figures of more recent analyses are about 25 % below that value. No exhaustive explanation for this can be given at present.

In tropical high-mountain lakes above vegetation belts, which often have no noteworthy amount of organic material, the chemical properties of lake water distinctly reflect the petrography of the catchment area. Mt. Kenya lakes in this respect are of special interest, the petrographic peculiarities of the mountain being unique (mainly phonolithe and trachyte with all intermediates) (Fig. 7). They are embedded in mainly pure alkaline rocks extremely poor in Mg and rich in trace-elements, such as Zr, Nb and Ti. Owing to this, their common feature is a relatively high concentration of sodium and a very low one of magnesium (where sediments of lakes have been examined, the trace-elements just mentioned occurred





Fig. 7. Naro-Moru Tarn on Mt. Kenya. Altitude: 4190 m. Behind the lake giant groundfels (*Senecio kenyoedendron*) can be seen. In the background the moraine barrier of Tyndall-Tarn and the main pic of the mountain is shown. Foto: E. Schneider.

in considerable amounts (LÖFFLER, 1964). With few exceptions, conductivity in Mt. Kenya lakes, is almost a pure function of concentration of sodium and neither Ca· nor Mg· increases with growing conductivity in most cases. Thus the rank-order of cations, in contrast to the normal one ( $Ca > Mg > Na > K$ ), in most Mt. Kenya lakes is  $Na > K > Ca > Mg$ . On Mt. Elgon, small tarns are influenced by the presence of more augite and their waters contain more Ca·. The normal cation order seems to be typical of lakes of the archaic rock mountains of Ruwenzori and in the granodiorite range of the Cordillera Blanca (Peru). In the latter mountain range sulfuric acid lakes rich in iron and manganese sometimes do occur due to some valleys rich in pyrites. In Cordillera Huayhuash (Peru), the lakes generally have a higher concentration with the normal rank-order of cations. In some of the tropical high-mountain lakes of the Andes, a considerable variety of extraordinary trace-elements, such as Cr, Sn, may be present (DERKOSCH and LÖFFLER, 1961). Trace quantities of Au in Titicaca are most likely due to the gold-mining districts within the catchment area.

In the Himalaya lakes of Mt. Everest region (which does not belong to tropical high-mountains in the strict sense of the word) K ranks second among the cations ( $Ca > K > Na > Mg$ ) since biotite and muscovite are the most common minerals in the catchment areas of the lakes examined. An analysis of inorganic suspensions filtrated from Lake Tsola Tso reveals that quartz, biotite, chlorite, talk, and plagioclase were the main constituents. The distribution of quartz throughout the depth from a profile taken close to the glacier obviously resembles the observed changes in regard to temperature, whereas the content of biotite and chlorite in the suspension steadily decreases with increasing depth.

The contents of soluble P in tropical high-mountain lakes so far examined have been low. Lewis-Tarn on Mt. Kenya is a striking exception, being a glacier lake but at the same time rich in soluble phosphorus. BRUNDIN (1956) suggests that solubility of P is heightened by the mechanical influence of glaciers. Such a generalization based on one single observation of higher standing crop in a Norwegian lake, however, is certainly not possible. There is no doubt that special petrographical properties of the lake basins and catchment areas are responsible for every P concentration.

With increasing altitude silicious-acid concentrations decrease, as has been pointed out many times (a. o. RUTTNER, 1931). On Mt. Kenya, Ellis-Lake with the highest concentration observed there (25 lmg) is at the same time the lake scrutinized in the lowest altitude.

All that can be said on the whole about phytoplankton and algae from tropical high-mountain lakes is that their composition very often reminds one much more of extratropical lakes than of the composition of warm tropical lakes. Moreover (as has been pointed out by GESSNER (1955)), cosmopolitan forms are very often prevalent, and there are so far no species known to be undoubtedly characteristic of high altitude lakes in the tropics. With the existence of moorlands and *sphagnum*-bogs in Paramos a striking variety of desmidiaceae becomes obvious. For more systematic details I should like to refer to the papers by CHOLNOKY (1960), FETZMANN (1968), GESSNER (1955), LÖFFLER (1968), THOMASSON (1956, 1965, 1967), TUTIN (1940).

Generally speaking, lakes above 4600 m (East Africa, Himalaya: Mt. Everest-region) are lacking any higher vegetation, whereas in the Andes such a vegetation

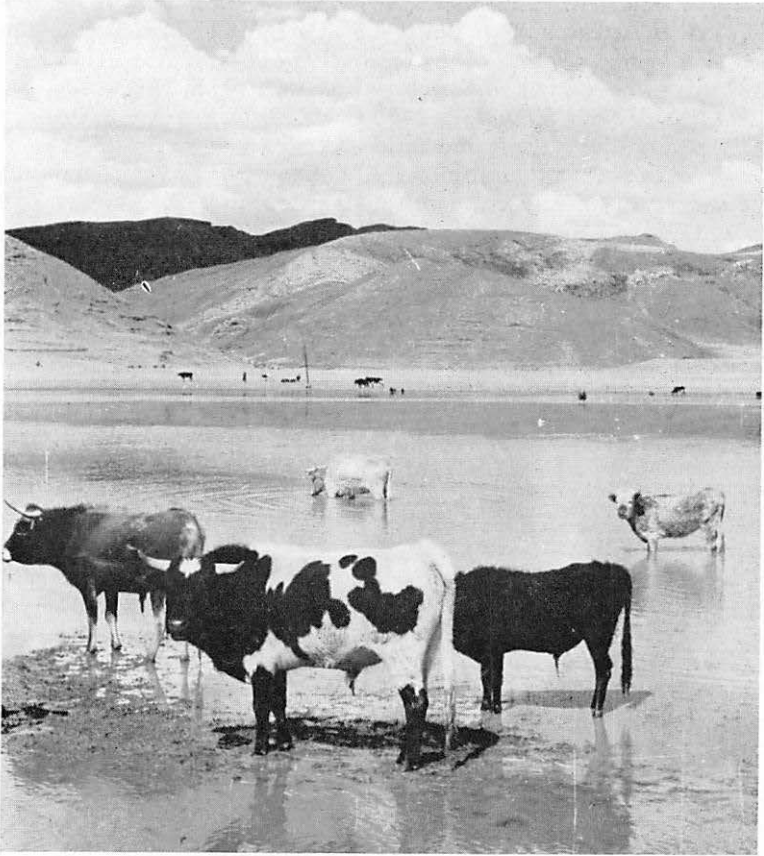


Fig. 8. Cattle feeding on water plants in shallow parts of Laguna Arapa. Foto: Löffler.

can be observed above 4800 m. Among the plants, endemic species of Lake Titicaca, *Scirpus tatora* and *Ruppia filifolia* are noteworthy. Otherwise cosmopolitan species are by far predominant. As TUTIN (1940) has pointed out in regard to the Altiplano lakes the flora is very poor compared to temperate lakes and the same is true of the East African high-mountain lakes, where *Crassula aquatica* often forms crops of meander-like patterns. No floating-leaved plant community has been observed by TUTIN, whereas in a few lakes in lower altitudes (3400—3900 m) this actually does occur (Mt. Kenya, Mt. Elgon: *Aponogeton* sp.). Luxuriant higher vegetation in lakes of the Altiplano becomes an important pasture for cattle (fig. 8) in otherwise semiarid zones. Similar types of "lake-pastures" are well known from Iran (Seistan, Fars), the Tschad-region etc.

The results on the primary production obtained with the  $C^{14}$ -method for East African and Himalayan high-mountain lakes show that they range between extremely low values (2 mg  $C/m^2/day$ ) and values which have been found to be

typical of the Lapland lakes (RODHE, 1958), (fig. 9). Much more data, however, will be needed for the general aspects in the primary production of tropical high-mountain lakes. It seems very likely that the lakes in Punas will tend to be more productive than those in Paramos because of high insolation.

The animals of tropical high-mountain lakes, in contrast to the corresponding vegetation, offer valuable biogeographical information because the distribution of the former is very often much more restricted. Although a considerable proportion of any fauna of recent lakes has an almost unlimited ability to expand by means of passive dispersal and can thus occupy any biotope of proper ecological qualities required by any species, there are, however, natural obstacles, such as the warm tropic belt for cold stenothermic animals, or the oceans even for generally ubiquitous forms. Chances for a successful transoceanic transportation will thus be considerably smaller than a transfer of a species from one lake to another at a few kilometer's distance. This may be ascribed to the fact that at least one of the most important means of passive dispersal are birds, which can carry duration stages of various aquatic animals on feet, feathers, and bills or, which is still more

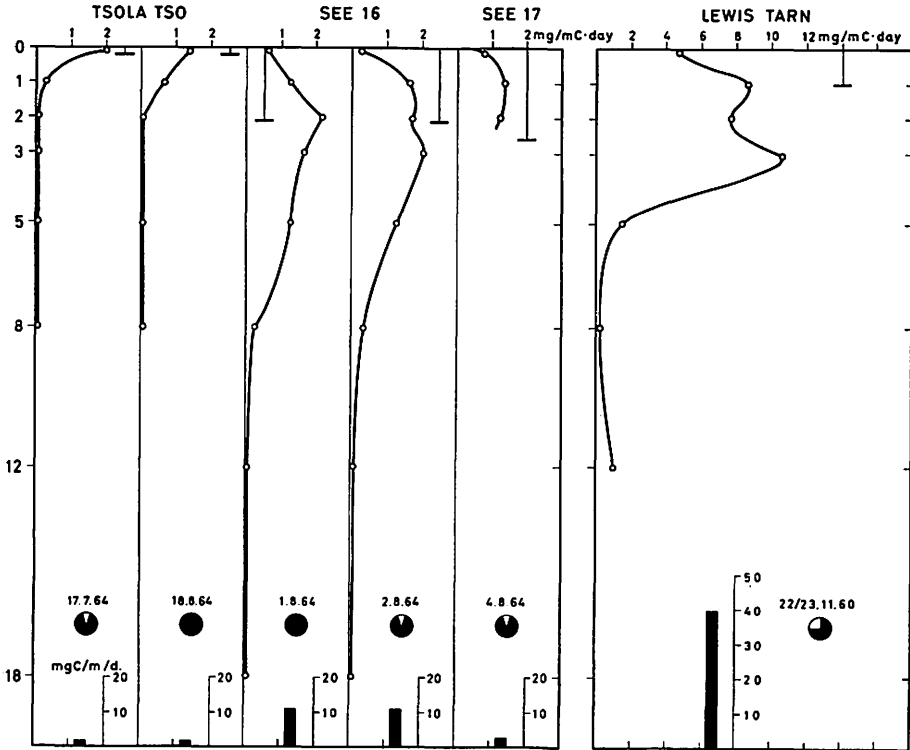


Fig. 9. Primary production in three Himalayan lakes and Lewis Tarn on Mt. Kenya. Transparency is indicated by vertical symbols, the degree of cloudiness of the sky below the date (white: 0, black: 10). (Due to an information by STEEMANN-NIELSEN values from Tsola Tso lakes 16 and 17 have to be multiplied by a factor 1.45.)

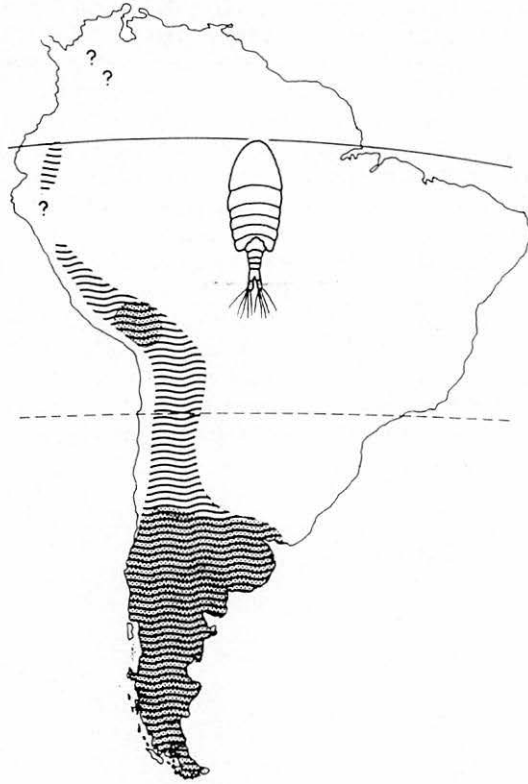


Fig. 10. Examples for tropical-montane-subantarctic distribution: genus *Boeckella* (areas marked by lines) and genus *Pseudoboeckella* (dotted areas).

important, in their alimentary canal. Recently it has been observed (LÖFFLER, 1964, 1966) that the passing of duration stages through the guts of birds may last more than a week, which in case of a migratory bird provides a transportation over more than one thousand kilometers.

Owing to their ecological tolerances different groups of animals dwelling on tropical high-mountain lakes are recognizably of very different distribution: some of them (e. g., protozoa, rotifers, tardigrada, and, perhaps, nematoda) more or less exclusively consist of cosmopolitan species, whereas endemic species seem to be predominant among others (molluscs in East African high-mountain lakes (genus *Pisidium*) and those of the Andes (Altiplano: a. o. family Hydrobiidae). Again in other groups, however, a manifold variety of forms with a cosmopolitan, endemic and extratropical distribution can be noticed, as, for example, in some classes of crustacea. In the following considerations priority will be given to these groups:

Among non-malacostracan crustaceans about 20% of all known species dwelling in tropical high-mountain lakes in the Andes also occur on the southern tip of the continent and can therefore be regarded as tropical-montane-subantarctic faunal elements (Fig. 10). Only about 2% of the species show a northern extra-

tropical distribution in addition, about 19% otherwise have a northern as well as a southern extratropical distribution, whereas the rest (59%) of the species are tropical, endemic or cosmopolitan ones. This nicely illustrates, first of all, the importance of the Andes as a climatic highway extending from the Antarctic to Venezuela, and, second, the presence of an astonishing variety of migrating waterfowl which most effectively guarantees passive dispersal (21 species and subspecies of wildfowl beside several coots, grebes can be considered typical of high-mountain lakes of the tropical Andes, whereas only three species of lake dwelling birds are known in East African high-mountains, and likewise very few in Abyssinian highlands (a. o. *Cyanochen cyanopterus* (RÜPPELL), which is a strictly local species). The presence of many crustacean species in recently formed glacier lakes of remote valleys offers unequivocal evidence for the frequent inoculation of high-mountain lakes in the Andes by different duration stages unlikely to have been transported by the wind (as, for example, most of the spores of algae).

In East Africa, tropical high-mountains at present can be taken as climatic islands, which they probably were only to a smaller degree during the pleistocene. Moreover, the lakes of East African high-mountains are very poor in waterfowl, which probably migrate only very little, if at all. Let us again compare the figures: in South America 20% of all the species of crustacea known today are to be found on the extratropical southern hemisphere, whereas on the East African high-mountains it is only 8.5%. Fig. 11 shows the different types of distribution in nonmalacostracan crustacea of African tropical high-mountain lakes. In the Himalayas, most of the crustacean species in high-mountain lakes have pale-arctic or holarctic distribution into the bargain. Nothing is known at present

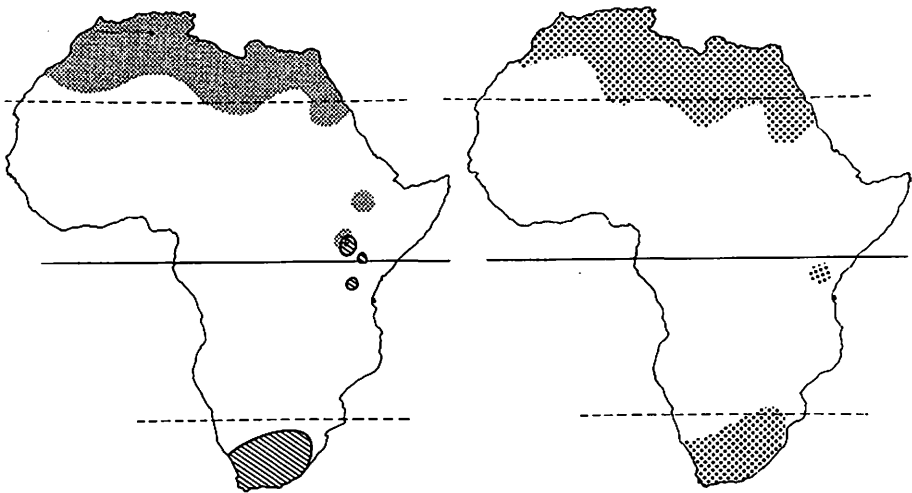


Fig. 11. Types of distribution of aquatic animals (crustacea) occurring in African tropical high-mountain lakes. Left: in addition distributed either in the southern parts of the continent (e. g., *Lovenula falcifera*, genus *Maraenobiotus*, *Daphnia dolichocephala*) or in North Africa (*Cyclops viridis*). Right: in addition distributed in extratropical parts both north and south of the continent (e. g. *Daphnia magna*).

about Central American high-mountain lakes or lakes of other tropical high-mountain areas, as has been mentioned above.

There is very little information available about the centers of origin of most of the species because of insufficient paleontological evidence. Some indications, however, do exist; in the harpacticoid subgenus *Chappuisiella* (Crustacea, Copepoda), appendages of the 4<sup>th</sup> leg in males in species of subantarctic zones are normal, whereas they become the more modified the farther to the north the individual species do appear. Similar progressions of features are offered by the genus *Boeckella* in South America (fig. 10), which belongs to the most characteristic faunal elements of tropical highmountain lakes in South America, although many of the species can be found in the temperate and subantarctic zones of the continent as well. In this case the fifth leg of the males in species with increasing northern distribution becomes more and more modified.

In some cases centers of variety make probable, to a certain degree, the origin of species. So, for example, the genus *Chloephaga* (South American geese) occurs with seven species in the southern part of the continent. One of them, however, namely *Ch. melanoptera*, has extended its area of distribution as far as into northern Peru. Similarly, the boeckellids are likely to come from subantarctic regions because of the maximum number of species in the south.

Much more information, however, could be obtained by core sampling in old lakes of tropical high-mountains. Lake Titicaca would offer us an outstanding opportunity to learn about the migrations of different aquatic animals from the north and the south towards the equatorial regions, and likewise core sampling in a series of postpleistocenic tropical high-mountain lakes would contribute to the knowledge of the successions of immigration. Until now, exclusively pollen analyses of some tropical high-mountain lakes have been carried out (LIVINGSTONE, 1961; ZINDEREN BAKKER, 1962, 1964).

Tropical high-mountains have very often been cited in connection with geographic speciation and isolation phenomena in terrestrial flora and fauna. Very little information has been given so far about lake dwelling organisms of tropical high-mountains. Basically, two ways of geographic speciation can be mentioned. First, the speciation within a lake or intralacustrine speciation, which might be observed in big and old lakes; second, the speciation in different lakes, which is most likely to occur if such lakes become separated by climatical barriers and lack any higher rate of inoculation by duration stages due to scarce means of passive dispersal. In his paper on *Orestias* (Pisces, Microcyprini), VILLWOCK (1962) thinks it very likely that different species and subspecies in Titicaca might originate from an ancestor living in Lake Ballivian, which has been split up into various littoral populations as a consequence of its poor ability to swim and hence developed into different subspecies and species. VILLWOCK thus emphasizes that sympatric speciation has taken place, but there is little doubt that of course any speciation within a lake implicates the presence of geographic obstacles. Similar to Lake Victoria, in both Lake Titicaca and its pleistocene forerunner a series of expansions and contractions and formation of peripheral lakes was most likely the geographical basis of that intralacustrine speciation (BROOKS, 1950; MAYR, 1963). Informations about the eleven species of *Hyaella* (Crustacea, Amphipoda) of Lake Titicaca are still not available.

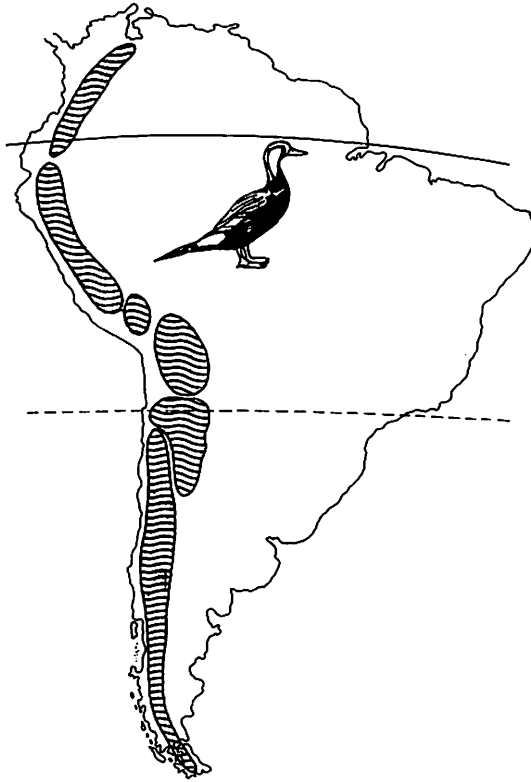


Fig. 12. Distribution of the genus *Merganetta* in South America. The six areas marked by lines are indicating the distribution of the six subspecies. Downward from above: *M. armata columbiana*, *M. a. leucogenis*, *M. a. turneri*, *M. a. garleppi*, *M. a. berlepschi*, *M. a. armata*.

The ostracod genus *Candonopsis* is represented by one species in Lake Bujuku on Ruwenzori, and another species, closely related to it, abounds in several lakes of Mt. Kenya, which, on the other hand, can only be regarded as a different subspecies in comparison to animals occurring on Kilimanjaro. This type of speciation calls to mind the well known archipelago speciation often described in regard to groups of islands.

If a species occupies a long-stretched area of distribution it is likely to be divided into a series subspecies, which sometimes may evolve on to proper species if isolating mechanisms are developed. The Andes provide many an example for this: the duck genus *Merganetta* along the South American mountain axis is distributed in six subspecies (fig. 12) and similar patterns of distribution are known of other species of wild waterfowl.

Finally, one might ask the question as to the extent to which aquatic animals are able to settle in the highest tropical high-mountain lakes. In terrestrial fauna, springtails, flies and spiders are known to occur above 6000 m (MANI, 1962; SWAN, 1961). In the highest lakes examined, this pioneer communities consist of protozoa,



nematoda, oligochaeta, tardigrada, rotatoria, chironomids and copepoda (genus *Maraenobiotus* in high-mountain lakes of South America, East Africa, Himalayas) in benthos and rotifers, calanoida and cladocera in pelagic parts of lakes. In astatic high-mountain lakes fairy shrimps (Anostraca) can frequently be found (Altiplano, Mt. Elgon, Himalayas).

Tropical high-mountain lakes have been treated here in a number of ways in a rather broad and perhaps haphazard manner, and there are a great many more things which I should have considered. I hope, however, that some of problems treated have raised a little interest for this subject, which is certainly not purely geographical.

#### BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

- BAXTER, R. M., PROSSER, M. V., TALLING, J. F. and WOOD, R. B.: Stratification in Tropical African Lakes at Moderate Altitudes. — *Limnol. Ocean.* 10. 1965, 510—520.
- BROOKS, J. L.: Speciation in Ancient Lakes. — *Quart. Rev. Biol.* 25. 1957, 131—176.
- BRUNDIN, L.: Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Südhalbkugel. — *Rep. Inst. Freshw. Res, Drottningholm* 37. 1956, 186—235.
- CHOLNOKY, B. J.: Diatomeen aus einem Teiche am Mt. Kenya in Mittelafrrika. — *Österr. Bot. Z.* 107. 1960, 351—365.
- DEEVEY, E. S.: Limnologic Studies in Middle America. *Trans. Conn. Acad.* 39. 1957, 213 bis 328.
- DERKOSCH, J. u. LÖFFLER, H.: Spektrochemische Spurenanalyse südamerikanischer Binnengewässer. — *Arkiv Geofysik* 3, 16. 1961, 337—345.
- FETZMANN-KUSEL, E.: Beiträge zur Algenflora ostafrikanischer Hochgebirgsseen. — *Hochgebirgsforsch.* 1. 1968.
- FINDENEGG, I.: Types of planktic production in the lakes of the Eastern Alps as found by radioactive carbon method. — *Verh. Int. Ver. Limnol.* 15. 1964, 352—359.
- GESSNER, F.: Die limnologischen Verhältnisse in den Seen und Flüssen von Venezuela. — *Verh. Int. Ver. Limnol.* 12. 1955, 284—295.
- GILSON, H. C.: Lake Titicaca. — *Verh. Int. Ver. Limnol.* 15. 1964, 112—127.
- HUMBOLDT, A. v.: *Essai Politique sur le Royaume de la Nouvelle Espagne*. 1. Paris 1811.
- HUMBOLDT, A. v.: *De Distributione Geographica Plantarum secundum coeli temperiem et altitudinem montium*. — *Prolegomena*. Paris 1817.
- HUTCHINSON, G. E.: *Limnological Studies in Indian Tibet*. — *Int. Rev. Hydrobiol.* 35. 1937, 134—177.
- HUTCHINSON, G. E.: *A Treatise on Limnology*. — John Wiley & Sons. New York 1957.
- HUTCHINSON, G. E. and LÖFFLER, H.: *The Thermal Classification of Lakes*. — *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* 42. 1956, 84—86.
- KINZL, H.: Gletscherkundliche Begleitworte zur Karte der Cordillera Blanca. — *Zs. Gletscherkunde* 28. 1942, 1—19.
- KINZL, H.: Die Vergletscherung in der Südhälfte der Cordillera Blanca. — *Zs. Gletscherkunde Glazialgeol.* I. 1949, 1—28.
- KINZL, H.: Neues von der Huayhuash-Cordillere. Bericht über die Andenkundfahrt 1954 des ÖAV. — *Jb. ÖAV*. 1955, 123—131.
- KOEPCKE, H. W. y KOEPCKE, M.: El Lago Parinacocha. *Rev. Pesca y Casa*, Lima 5. 1952, 23—30.
- KOEPCKE, M.: Corte ecológico transversal en los Andes del Perú central con especial consideración de las aves. — *Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado"* 3. 1954, 1—119.
- LIVINGSTONE, D. A.: Age of Deglaciation in the Ruwenzori Range, Uganda. *Nature*, 194. 1962, 859—860.
- LÖFFLER, H.: Die klimatischen Typen des holomiktischen Sees. — *Mitt. Geog. Ges. Wien* 99. 1957, 35—44.
- LÖFFLER, H.: Die Klimatypen des holomiktischen Sees und ihre Bedeutung für zoogeographische Fragen. *Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss. math.-nat. Kl. I*, 167. 1958, 1—33.

- LÖFFLER, H.: Limnologische Untersuchungen an chilenischen und peruanischen Binnengewässern. Ark. Geofysik 3. 1960, 155—254.
- LÖFFLER, H.: The Limnology of Tropical High-mountain Lakes. Verh. Int. Ver. Limnol., 15. 1964, 176—193.
- LÖFFLER, H.: Die Hochgebirgsseen Ostafrikas. — Hochgebirgsforsch. 1. 1968, 1—61.
- MANI, M. S.: Introduction to High Altitude Entomology. Methuen & Co. London 1962.
- MAYR, E.: Animal Species and Evolution. Harvard Univ. Press. Cambridge 1963.
- MONHEIM, F.: Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicacabeckens. Heidelberger Geog. Arb. 1. 1956, 1—152.
- MOON, H. P.: The Geology and Physiography of the Altiplano of Peru and Bolivia. Trans. Linn. Soc. Lond. 3, 1. 1939, 27—43.
- NIETHAMMER, G.: Vogelleben am Titicaca-See. Natur und Volk 83. 1953, 408—419.
- PASCHALSKI, J.: Circulation Types of Lakes. Posk. Arch. Hydrobiol. 12. 1964, 283—408.
- PESTA, O.: Der Hochgebirgssee der Alpen. — Binnengewässer 8. 1929, 156 pp.
- RODHE, W.: Aktuelle Problem inom Limnologien. Svensk Naturv. 1958, 55—107.
- RUTTNER, F.: Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Java, Sumatra und Bali. Arch. Hydrobiol. Suppl. 8. 1931, 197—454.
- SCHINDLER, O.: Limnologische Studien am Titicacasee. Arch. Hydrobiol. 51. 1955, 118 bis 124.
- SCOTT, P.: Das Wassergeflügel der Welt. Hamburg 1961.
- SWAN, L.: The Ecology of the High Himalayas. Sc. Amer. 205, 4. 1961, 68—78.
- TALLING, J. F. and TALLING, I.: The Chemical Composition of African Lake Waters. Int Rev. Hydrobiol. 50. 1965, 421—463.
- THOMASSON, K.: Reflections on Arctic and Alpine Lakes. Oikos 7. 1956, 117—143.
- THOMASSON, K.: Notes on Algal Vegetation of Lake Kariba. Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsal. 19. 1965, 1—34.
- THOMASSON, K.: Phytoplankton from some lakes on Mt. Wilhelm. East New Guinea. — Blumea 15, 1967, 285—296.
- TROLL, C.: Büsserschnee in den Hochgebirgen der Erde. Pet. Mitt. Erg. H. 240. 1940.
- TROLL, C.: Der jahreszeitliche Ablauf des Naturgeschehens in den verschiedenen Klimagürteln der Erde. Stud. Gen. 8. 1955, 713—733.
- TROLL, C.: Die tropischen Gebirge. Bonn. Geog. Abh. 25. 1959, 1—93.
- TROLL, C.: The Relationship between the Climates, Ecology and Plant Geography of the Southern Cold Temperate Zone and of the Tropical High Mountains. Proc. Roy. Soc. 152. 1960, 529—532.
- TROLL, C.: Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Naturw. 48. 1961, 332—348.
- TROLL, C., u. WIEN, K.: Der Lewisgletscher am Mt. Kenya. Geogr. Annaler, Stockholm. 1949, 257—274.
- TUTIN, T. G.: The Macrophytic Vegetation of the Lake. Trans. Linn. Soc. Lond. (3), 1. 1940, 161—189.
- TUTIN, T. G.: The algae. — Ibidem 1940, 191—202.
- VILLWOCK, W.: Die Gattung *Orestias* (Pisces, Microcyprini) und die Frage der intralukustrischen Speziation im Titicaca-Seengebiet. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Wien. 1962, 610—624.
- ZINDEREN BAKKER, E. M.: Botanical Evidence for Quaternary Climates in Africa. Ann. Cape Prov. Mus. 2. 1962, 16—31.
- ZINDEREN BAKKER, E. M.: A Pollen Diagram from Equatorial Africa Cherangani, Kenya. Geol. Mijnbouw 43. 1964. 123—128.

## RESUMEN

### Los lagos de las altas montañas tropicales. Su distribución, ecología e importancia zoológico-geográfica.

Generalmente los lagos de las altas montañas tropicales tienden a ser oligotérmicos con frecuentes períodos de plena circulación, careciendo de cualesquiera termoclinas. Esto es en especial el caso de los lagos de Paramos que pueden conseguir condiciones casi perfectamente termoestáticas. En la Puna las moderadas fluctuaciones térmicas producidas diariamente proceden del cambio fuerte de la temperatura diaria en estas regiones.

La mayoría de los lagos de las altas montañas tropicales se encuentra a una altura en la que se producen cambios diarios de congelación y deshelación, o, expresándolo en términos más generales, a unas alturas de más de 3,800 m. En el norte de Chile, los lagos de las altas montañas tropicales pueden hallarse a una altura de 6,000 m, mientras que unos 5,000 m parecen constituir normalmente el límite superior. Con más frecuencia están distribuidos por la zona tropical de Suramérica, (varios miles, incluso tan importantes caudales de agua como el Lago de Titicaca) mientras que existen sólo unos pocos en Centroamérica, Africa del este, Nueva Guinea, Hawaii y probablemente en Borneo. Se carece todavía de datos exactos sobre estas tres regiones últimamente mencionadas.

Los lagos de las altas montañas tropicales endorheicos con un contenido variable de sal se limitan por Suramérica. Por otra parte, la escasez de agua en los electrólitos es típica para los lagos de las altas montañas tropicales.

En lo que respecta a su composición de la fauna y flora, los lagos de las altas montañas tropicales muestran tanto unos organismos de distribución puramente trópica como otros característicos para las regiones extratropicales. Un tercer grupo de organismos cosmopolíticos desempeña un importante papel. Los lagos de las altas montañas tropicales de Suramérica tienen mucho en común con las regiones subantárticas, y por lo tanto, un alto porcentaje de elementos tropicales y de la fauna subantártica es típico para ellos debido al hecho de que los Andes funcionan como un camino climático entre las regiones tropicales y las subantárticas. Todas las demás altas montañas tropicales pueden considerarse más o menos como perfectas islas climáticas en donde los estudios realizados respecto a los efectos de isolación encuentran un rico material.

Los lagos de las altas montañas tropicales del Mundo Antiguo sólo son de gran interés teórico mientras que en Suramérica constituyen también un gran valor económico.

## LA GLACIACION ACTUAL Y PLEISTOCENICA EN LOS ANDES CENTRALES

HANS KINZL

GUSTAV STEINMANN, benemérito investigador de la geología de los Andes Centrales, dijo en 1906 que ningún otro continente es tan apropiado para la solución de importantes problemas de la geología glacial como América del Sur, porque posee una cordillera que sin interrupción se extiende de los cincuenta y seis grados de latitud sur y, pasando por el ecuador, hasta diez grados de latitud norte. Al hacer tal afirmación STEINMANN tenía razón, pero él mismo advirtió que en ese aspecto y precisamente en los Andes Centrales había aún un gran vacío relacionado con la situación de los glaciares en parajes todavía poco accesibles al tráfico, así como también por las dificultades que suponen los viajes a gran altura y el clima riguroso, sin olvidar tampoco la brevedad del día tropical. Hoy casi por todas partes hay carreteras que llegan hasta la proximidad de las zonas glaciares de las cordilleras, y desde un avión no sólo es posible conseguir una rápida vista panorámica, sino además un exacto levantamiento topográfico de estas zonas. Por eso en los años venideros podrán efectuarse adelantos decisivos en la investigación de los glaciares andinos. Esta afirmación es tanto más promisor, puesto que los glaciares, al ser el fenómeno geográfico más importante de las cordilleras, no sólo deben ser objeto preferido de la investigación geográfica, sino dada su situación en los trópicos y el hemisferio sur merecen también, en el ámbito de la geografía comparativa de las cordilleras, una atención preferencial.

Las consideraciones que siguen pretenden mostrar lo que ya ha sido conseguido por medio de una investigación particular y no organizada. Vamos a centrar nuestra atención en las cordilleras peruanas, lo cual se debe, por una parte, a la experiencia personal del autor, y, por otra, al hecho de que en el Perú se hallan las cordilleras más altas y las más cubiertas de glaciares de los trópicos.

La base más importante para toda clase de estudios de glaciares es un mapa exacto.

Existen una serie de mapas especiales de las cordilleras realizados por levantamientos estereofotogramétricos, debidos sobre todo a las expediciones de las sociedades alpinas de Alemania y Austria. El primer mapa fué el de la Cordillera Real de C. TROLL y E. HEIN, a escala 1 : 50 000, realizado en 1928.

De las cordilleras peruanas existen los siguientes mapas: Cordillera Blanca Norte (1932) y Cordillera Blanca Sur (1939/40), a escala 1 : 100 000; Cordillera Huayhuash (1936), a escala 1 : 50 000, además un mapa de toda la Cordillera Blanca a escala 1 : 200 000 (Fig. 1).

Del grupo Panta en la Cordillera Vilcabamba hizo E. SPIESS un mapa a escala 1 : 25 000 durante una expedición del Club Alpino Suizo (1959).

Una base excelente para el estudio de los glaciares es el plan aereofotográfico de la Cordillera Blanca 1 : 20 000, realizado de 1948 a 1950 por el Servicio Aereofotográfico Nacional (Proyecto número 2524), del cual existe además una copia reducida a escala 1 : 125 000; magnífico motivo de comparación ofrecen a ese plan los trabajos aereofotográficos del Instituto Geográfico Militar del Perú, 1962. También existen trabajos similares de otras cordilleras cubiertas de glaciares.



Las numerosas expediciones alpinistas, que en los últimos decenios han ido al Perú desde diversos países para escalar sus altas montañas, han publicado valiosas fotografías de los glaciares. Comprensiblemente los alpinistas se interesaron más por las cumbres, que durante mucho tiempo se muestran invariablemente cubiertas de nieve y de hielo, pero las variables lenguas de los glaciares faltan en la mayoría de esas fotografías. Sin embargo hemos conseguido así muchas referencias sobre los glaciares de las cordilleras andinas.

### *Área y formas de los glaciares*

Las cordilleras peruanas, de las cuales los andinistas cuentan más de veinte, son relativamente estrechas y muy abruptas, sin embargo están cubiertas de glaciares, porque se hallan muy por encima del límite de la nieve persistente, que se sitúa a una altitud media de cinco mil metros. Por regla general este límite es más alto en la ladera occidental, que es más seca, que en la oriental, que es más húmeda. Donde mejor se ve esto es en un corte transversal por el Valle del Río Santa: en la Cordillera Negra el límite de la nieve persistente se halla a una altitud de 5 200 metros, y aproximadamente igual en las cimas occidentales de la Cordillera Blanca. Hacia la divisoria hidrográfica desciende en la Cordillera Blanca a 4900 metros, y en el este todavía más abajo. En la dirección norte-sur la modificación es insignificante.

Por lo pronto no puede apreciarse aún cuál es la superficie total de los glaciares de los Andes peruanos, pero es mucho más grande de lo que se había creído hasta ahora. Sólo en la Cordillera Blanca es de unos mil kilómetros cuadrados, aunque en esta cifra se incluyen las pendientes roqueñas, cuyos aludes de nieve contribuyen a mantener los glaciares (Fig. 2—4).

Por lo general se trata de una glaciación de las laderas, que se une inmediatamente a las cumbres y pendientes. Estos glaciares colgantes son abruptos y muy desmembrados. Por eso no son transitables. Su espesor es pequeño y en muchos lugares dejan ver las rocas del fondo.

Pero en algunos lugares se encuentran también glaciares con lenguas cerradas que alcanzan una longitud de cuatro a seis kilómetros. Por ello se parecen a los glaciares de valle alpinos, pero les falta un campo de nieve extenso y liso. Las lenguas de los glaciares son alimentadas principalmente por aludes de nieve que se desprenden de las altas pendientes rocosas.

Lo que atañe a la forma externa, que en lo esencial viene determinada por las formas del terreno del fondo, no existe un tipo especial de glaciares andinos ni tropicales. Sólo puede hablarse de un tipo de glaciación andina, caracterizado por la preponderancia de la glaciación de las laderas.

A consecuencia del influjo particular del clima hay algunos fenómenos que caracterizan especialmente a los glaciares de los Andes Centrales: por ejemplo una estratificación muy pronunciada de la nieve en capas que no pasan de un decímetro de espesor aproximadamente. Y es que después de cada nevada la nueva capa de nieve vuelve a derretirse inmediatamente en parte, con lo cual se forma un estrato de hielo que constituye así un límite para la nueva capa de nieve. A causa de los fuertes cambios de derretimiento y congelación se forman en las grietas de los glaciares y en otros bordes de hielo numerosas estalactitas de hielo que a veces alcanzan un tamaño considerable.



Fig. 2. Nevado Alpamayo (6000 m), Cordillera Blanca (Cornisas de nieve y nieve plumada).  
Foto: E. Schneider, 1936.

Una consecuencia de los vientos dominantes del nordeste son las imponentes cornisas que se inclinan hacia el oeste y hacia el sur, así como la nieve plumada que se adhiere a las pendientes más altas y más abruptas.

La naturaleza de los glaciares andinos no podrá ser apreciada justamente hasta que no hayan sido investigados los fenómenos de su movimiento y su régimen. Pero en ese aspecto la investigación apenas ha comenzado. Lo único que se conoce mejor son las variaciones que han tenido lugar en ellos.

#### *El retroceso de los glaciares*

Como en todas las altas montañas del mundo, también en los Andes Centrales han disminuído considerablemente los glaciares en los últimos cien años. Esto aparece a primera vista en los glaciares de las laderas de los valles, donde por todas partes han sido descubiertas fajas de roca fresca. Mayor aún es el retroceso de las lenguas de glaciares no cubiertas de escombros, que han experimentado una disminución de hasta un kilómetro de longitud. El retroceso de los glaciares ya lo notó A. RAIMONDI (1873), y hasta Th. HAENKE habla de él a fines del siglo XVIII. Naturalmente aún no existen mediciones inmediatas para el tiempo anterior, pero desde el comienzo de nuestro siglo hay ya al menos reproducciones fotográficas que hacen posible una comparación del estado de los glaciares. Por ellas se advierte que una gran parte de la disminución aparece ya antes de 1900.



Fig. 3. Glaciares y lagunas sobre Colcas, Cordillera Blanca.  
Foto: H. Kinzl, 1932.



Fig. 4. Glaciar Tullparaju sobre Huarás, Cordillera Blanca.  
Foto: E. Schneider, 1964.



Los cambios que se han operado en los glaciares andinos desde principios del siglo hasta 1930 aproximadamente son de menos importancia, lo cual se debe probablemente a un avance de los glaciares hacia 1920, cuyas huellas evidentes aparecen no sólo en los Alpes, sino también en los Andes. Las morrenas de ese avance son también aquí una de las principales características del terreno inmediatamente anterior al glaciar. Y justamente esas morrenas muestran que las oscilaciones glaciares de los Alpes y las de los Andes son simultáneas. Desde 1930 hasta aproximadamente la mitad del siglo el retroceso de los glaciares fué muy considerable. Por el contrario los glaciares — al menos los de la Cordillera Blanca — se han manifestado bastante estacionarios en el tiempo posterior a 1948.

Si algunos glaciares han avanzado incluso nuevamente en el último decenio es cosa que no ha podido observarse. Este fenómeno podría sospecharse a lo sumo en el afluente norte del Tullparaju, al este de Huarás, donde en breves períodos de tiempo se desprenden grandes aludes de hielo sobre la vertiente del valle y en dirección al glaciar principal. Lo que de ningún modo puede admitirse es que el retroceso de los glaciares de los Andes acarree una completa “desglaciación”, aunque efectivamente varios glaciares menores ya han desaparecido.

El retroceso de los glaciares aparece no sólo en la disminución de sus lenguas, sino también en otras transformaciones. Las lenguas que cuelgan de escalones de roca se adelgazan en el borde superior o se desprenden por completo. En la parte superior se agrandan las ventanas de roca y aparecen nuevas. La capa de hielo de las laderas del valle se desprende también en la parte superior del glaciar principal.

En diversas cordilleras existen ya cifras más exactas sobre el retroceso de los glaciares en los últimos decenios: por término medio las lenguas han disminuido diez metros al año.

Pero hasta ahora no se han transformado las grandes lenguas de glaciares que están completamente cubiertas de escombros de morrenas, lo cual aparece sobre todo en los glaciares más grandes y más largos al pie de las cumbres más altas, donde con los aludes de nieve que alimentan esas corrientes de hielo baja también mucho escombros. La lengua del glaciar, protegida así de la ablación, no transforma su figura por lo pronto, ni aún en el caso de que ya no reciba hielo de arriba. Finalmente se deshace en el mismo sitio y donde antes había estado el glaciar, surge, dentro de la gran morrena terminal, una laguna. En varios lugares este proceso se realizó casi delante de nuestros ojos. Sólo en pocos glaciares cubiertos de escombros no ha sucedido esto aún, sobre todo en el gran glaciar del Valle Yanganuco, al norte del Huascarán.

### *Las grandes catástrofes glaciales en la Cordillera Blanca*

A estas lagunas represadas por morrenas se debe que los glaciares de los Andes Centrales hayan ocupado el centro de la atención precisamente en una época de general retroceso glacial. Y es que las morrenas son muy inseguras, por lo que al vaciarse repentinamente esas lagunas han causado grandes aluviones. Sobre la causa inmediata se han ofrecido diversas opiniones. Se ha dicho, por ejemplo, que grandes aludes de hielo habían caído sobre las lagunas y que a ello se debían las catástrofes, aunque nadie había observado directamente algo por el estilo.

Es verdad que con frecuencia se desprenden pequeños bloques de hielo del frente del glaciar que da a la laguna, pero las olas que ese fenómeno produce son insignificantes.



Fig. 5. Ciudad de Huarás, en primer plano el cono de deyección de 1941.  
Foto: E. Schneider, 1964.

Tampoco puede decirse que la causa sea hielo muerto en la morrena. En los casos en que hay datos sobre el particular, se ve que ofrecen escombros firmes de morrena. No hay ningún indicio para afirmar que en la constitución de la morrena terminal haya partes de hielo muerto. En tal caso la laguna se vaciaría sin duda más bien hacia un lado y más cerca del glaciar que no precisamente por la parte frontal. Más probable es afirmar que la causa de dichas catástrofes consiste en grandes derrumbes en la parte interior de las morrenas altas y abruptas de las orillas, porque tales derrumbes hacen que la laguna se desborde. En todo caso la causa inmediata de la salida del agua es la erosión de la morrena por medio del río que se desborda en tiempos de un extraordinario caudal de agua, lo cual sucede principalmente en la estación de las lluvias, en la que efectivamente esos aluviones tuvieron lugar.

La catástrofe más grave fue la de la laguna en el Valle de Cohup, el 13 de diciembre de 1941, que asoló la tercera parte de Huarás, capital del Departamento de Ancash: en unos minutos más de cinco mil personas perdieron la vida (Fig. 5). Esta catástrofe hizo perder más vidas humanas que todas las rupturas de lagunas glaciales acaecidas, según testimonios históricos, en los Alpes. Unos años más tarde, el 17 de enero 1945, el famoso Castillo de Chavín, en la parte oriental de la Cordillera Blanca, fue sepultado por un aluvión similar, siendo destruída también una gran parte del pueblo; nuevamente perecieron quinientas personas.

Actualmente se intenta en el Perú, con éxito, vaciar artificialmente las lagunas más peligrosas, lo que en varios casos ya se ha conseguido, aunque naturalmente aún no puede decirse que tal peligro ya haya desaparecido, pues constantemente aparecen nuevas lagunas glaciales.

El peligro parece ser menor cuando un glaciar proveniente de un lado cierra el valle principal y retiene el agua de su río. El mejor ejemplo de ese tipo es la laguna Parrón en el norte de la Cordillera Blanca.

Una desgracia de carácter completamente distinto, aunque causada también por un glaciar, tuvo lugar en el norte del Valle Santa. El 10 de enero de 1962 se desprendió de la cima norte del Huascarán (6555 m) un enorme alud de hielo que cayó de una pendiente de roca de casi mil metros de altura y se transformó más abajo en una corriente como de lava, formada por agua, fango, bloques de hielo y peñascos, llegando finalmente hasta el Río Santa (Fig. 6 y 7). Con ello no sólo fueron asoladas totalmente varias aldeas pequeñas, sino también Ranrahirca, una población importante. En esa catástrofe perecieron 3500 personas. Casi nadie pudo salvarse. Todo aquel que era alcanzado por el aluvión estaba perdido. Hubieron solamente tres heridos, y los médicos y enfermeros, que en gran número habían sido enviados a Yungay, no pudieron hacer nada.

En la superficie del cono de deyección del aluvión hay bloques enormes, el mayor de los cuales mide 36 metros de largo, 25 de ancho y 21 de alto. El aluvión los arrastró un trecho, pero no provienen de la pared de roca del Huascarán. La descomposición de su superficie es una prueba de que antes tuvieron que estar en algún lugar del valle del Río Shacsha.

En la cumbre norte del Huascarán las caídas de hielo son un fenómeno normal. Desde Yungay se las oye y se las ve, y ya A. RAIMONDI habló de ellas en 1873, pero nunca alcanzaron dimensiones peligrosas. Lo que sucedió el 10 de enero de 1962 es cosa que no puede explicarse con toda claridad. Quizá grandes precipitaciones atmosféricas o un aumento fuerte de la temperatura ocasionaron la caída. El caudal especialmente grande del torrente Shacsha en los días anteriores parece indicar algo por el estilo. Pero lo que no puede afirmarse, como se ha hecho en repetidas ocasiones, es que la caída de hielo es únicamente consecuencia del retroceso del glaciar. Más bien habría que pensar en un pequeño avance, pero después de comparar nuestros levantamientos fotogramétricos del macizo del Huascarán, hemos visto que en los últimos decenios apenas se ha modificado la estructura de la cima norte. Lo que sí ha disminuido desde 1932 es la lengua del glaciar al pie del Huascarán.

Es por esto que un pronóstico para el futuro no es posible. Los grandes bloques que había en la región del ahora destruido Shacsha hacen suponer que ya antes hubo parecidas caídas glaciales. Por lo tanto hay que contar con que también en los próximos decenios o siglos podría volver a sobrevenir una catástrofe similar. Por eso será mejor evitar terreno peligroso y renunciar a volver a construir las poblaciones en el lugar anterior.

El aluvión de Ranrahirca arroja nueva luz sobre una catástrofe similar, a consecuencia de la cual el 6 de enero de 1625 el pueblo de Ancash fué totalmente asolado con todos sus 1500 habitantes, según relatan las crónicas. Y efectivamente aquí el suelo del valle está cubierto con los mismos gigantesco bloques de granodiorita como en la región de Ranrahirca. Aquí no aparecen por ninguna parte restos de antiguas construcciones precolombianas, que por lo demás en esta región son muy frecuentes.

Easándose en estas experiencias no podrá afirmarse sin más que todo gran bloque hallado en cualquier lugar al pie de una montaña haya sido arrastrado por el



Fig. 6. Nevado Huascarán, Cordillera Blanca.  
A la derecha el pico sur (6768 m), a la izquierda el pico norte (6655 m).  
Foto: H. Kinzl, 1964.



Fig. 7. Cono de deyección del alud-aluvión del Huascarán, pico norte (el 10 de enero 1962).  
Foto: H. Kinzl, 1964.

hielo. Muchas veces se tratará de restos de aluviones similares, sobre todo si los bloques, como en el caso de Ranrahirca, se encuentran todos en la superficie.

### *Glaciación pleistocénica de los Andes Centrales*

Sobre la glaciación pleistocénica de los Andes Centrales, situados en la zona tropical, había hace cien años teorías muy opuestas. L. AGASSIZ tuvo la impresión, en su viaje por Brasil, que en el período glacial toda la cuenca del Amazonas estuvo cubierta por un gigantesco glaciar, procedente — según esa opinión — de la nieve acumulada en la Cordillera de los Andes (1868). Contra esa opinión se mostró O. PESCHEL (1880), afirmando que en el Nuevo Mundo el período glacial sólo abarcó la parte septentrional de Norteamérica. A. HEIM creía (1885) „que en la zona tropical no se advierte absolutamente nada del período glacial“.

Frente a esas opiniones fué A. RAIMONDI el primero en ver con claridad que el hielo en la época glacial se extendió hasta el pie de la Cordillera Blanca (1873). A. RAIMONDI habla de una antigua morrena terminal en las cercanías de Yungay y de otra más alta, admirándose de que a la salida del valle de Ancash, situado al norte de Yungay, aparezca material errático hasta en el margen oeste del río principal.

Desde entonces existen ya observaciones provenientes de numerosos lugares sobre la glaciación pleistocénica en los Andes Centrales. La mayoría de los autores supone que hubo dos glaciaciones, que se distinguen entre sí, más por criterios morfológicos que estratigráficos. El último período glacial se caracteriza claramente por frescas morrenas y su área puede determinarse inequívocamente. Pero fuera de ellas se encuentran otras masas de morrenas, cuya forma externa es muy borrada. Sus bloques están muy descompuestos. Ambos fenómenos son indicios de su antigüedad.

C. TROLL (1929, 1935) es quien mejor ha descrito esta duplicidad en el terreno que se extiende al pie de la Cordillera Real. TROLL distingue sobre todo morrenas de altiplano, murallas de morrenas recientes al borde de los valles profundos, y además morrenas tardío-glaciales, que en el interior de los valles represan con frecuencia un lago. Una estructura parecida de los sedimentos pleistocénicos y de sus formas puede observarse no sólo en la Cordillera Apolobamba en el sur del Perú, sino también mucho más al norte. Un sistema similar encontró O. DOLLFUS (1965) en las regiones centrales del Perú al este de Lima.

Donde mejor se han formado las morrenas de la última glaciación pleistocénica es en la Cordillera Blanca y en la Cordillera Huayhuash, las cordilleras más altas de los Andes Centrales; a la salida de los profundos valles de U forman crestas agudas, que sin embargo no llegan hasta el fondo del valle principal.

Aparte de esos lugares hay amplias terrazas con material de morrenas proveniente de glaciares que habían avanzado hasta el río Santa, y que en varios parajes habían cerrado el valle, como en Carhuás, Yungay y Colcas.

Las morrenas terminales más importantes de la época tardío-glacial también aquí se hallan al fondo de los valles laterales. En parte represan aún hoy un lago. En otros lugares el lago ya se ha vaciado, pero sus huellas se ven aún en la parte interior de las morrenas, como lo demuestran los sedimentos estratificados de arena fina y arcilla: por ejemplo, en el valle de Yanganuco al pie del Huascarán (Fig. 9). También en las morrenas recientes se encuentran todavía en algunos



Fig. 8. Morrena pleistocénica por debajo de la Hacienda Santa Rosa, Departamento de Ancash.  
Foto: H. Kinzl, 1964.



Fig. 9. Yanganuco. Valle en U pleistocénico.  
Foto: B. Lukas, 1932.

lugares sedimentos finos estratificados, lo cual aconseja prudencia al intentar una división estratigráfica de los distintos períodos pleistocénicos.

En el límite septentrional de la Cordillera Blanca, donde las diferencias relativas de altitud son en corta distancia casi de 5000 metros la glaciación pleistocénica ha alcanzado su punto más bajo entre los trópicos. Ya en la entrada del grandioso Cañón del Pato hay morrenas evidentes a una altitud de 1800 metros sobre el nivel del mar. Es muy probable que también las masas de escombros en bloque por debajo de las vertientes occidentales del Champará sean auténticas morrenas. Con lo cual el límite inferior de un glaciar pleistocénico descendería a unos 1300 metros sobre el nivel del mar (Fig. 8).

El descenso del límite de la nieve en los Andes Centrales durante el último período glacial se calcula casi unánimemente en 600 a 800 metros, lo cual significa que también las cordilleras bajas estuvieron cubiertas en gran parte de glaciares. Pero con ello no es necesario admitir que toda la Puna haya estado cubierta por una glaciación total, pues en realidad no es completamente llana, sino que en ella sobresalen numerosas crestas, de las que partieron las grandes corrientes de hielo.

La mejor prueba de una glaciación pleistocénica son las lagunas, que especialmente en lugares son muy numerosas, donde las cordilleras hoy ya no muestran glaciares.

Aquí hemos de referirnos especialmente a la Cordillera Pelagatos y a la Cordillera Negra en el Norte, así como a la región de Cochabamba y Castrovirreyña en la parte central del Perú.

Sin duda alguna pronto será posible trazar un mapa de la última glaciación pleistocénica para toda la sierra peruana. Pero ya ahora, basándonos en una comparación de las diversas regiones, podemos suponer, que el límite de la nieve durante la última glaciación pleistocénica siguió una línea paralela a la actual.

También las terrazas de rodados muy bien formadas que hay en el Valle del Santa ofrecen una posibilidad aún no agotada, por lo pronto, para la división del último pleistoceno. Aunque también hay que decir que no todos los rodados que ahí se encuentran son tan recientes. Sobre todo en la región situada al sur y por encima de Huarás se halla una imponente formación de rodados que no puede provenir de los valles, hoy profundos, de las cordilleras; pues en tal formación faltan sobre todo bloques rodados grandes de granodiorita. Por lo tanto la cordillera apenas pudo haber existido en la forma y altitud actual cuando esos rodados fueron depositados.

Con esto rozamos la cuestión, ya varias veces planteada, de una elevación de las cordilleras en el último pleistoceno, aunque en las mismas montañas no aparecen pruebas reales de ella. A lo sumo podría pensarse aquí en la falla ampliamente visible que corre al pie de la Cordillera Blanca y que atraviesa, por ejemplo, toda la Quebrada Conde por encima de Ticapampa.

Una ayuda inesperada para la cronología del fin del pleistoceno y de la época postglacial vino de parte de la arqueología. Basándose en sus exploraciones y excavaciones en varias cuevas cerca del Lago de Lauricocha, al este de la Cordillera Raura, A. CARDICH intenta una caracterización muy minuciosa de esa época y de su clima. Los dos esqueletos humanos hallados por él al fondo de las cuevas tienen, según la datación radiocarbónica, una edad de  $9529 \pm 250$  y  $8140 \pm 140$  años. Con ello CARDICH ha determinado también la edad de la morrena Antarragá, la cual es considerada por él paralela a Mankato y a las morrenas fenoscándicas.

No es intención del autor discutir detalladamente los resultados de A. CARDICH y de otras investigaciones paleobiológicas. Lo que en este lugar pretendía era, sobre todo, explicar por medio de la palabra y de diapositivos, en una síntesis rápida, los fenómenos de los glaciares actuales y de la glaciación pleistocénica. En una publicación más amplia estas consideraciones serán fundamentadas más en detalle por medio de observaciones y datos propios, de una parte, y, de otra, por medio de la correspondiente documentación bibliográfica.

## BIBLIOGRAFÍA

La lista de las publicaciones sobre el tema de esta conferencia debería ser bastante extensa. Aquí citamos solamente algunos autores mencionados en el texto.

STEINMANN, G.: Geología del Perú. Heidelberg, 1929.

RAIMONDI, A.: El Departamento de Ancachs. Lima, 1873.

TROLL, C.: Die Cordillera Real. Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin, 1929. pp. 279—312.

TROLL, C. und FINSTERWALDER, R.: Die Karten der Cordillera Real und des Talkessels von La Paz (Bolivien) und die Diluvialgeschichte der zentralen Anden. Petermanns geographische Mitteilungen, 1935, pp. 393—399, 445—455.

DOLLFUS, O.: Les Andes Centrales du Pérou et leurs piémonts. Lima, 1965.

CARDICH, A.: Lauricocha. Fundamentos para una Prehistoria de los Andes Centrales. Buenos Aires, 1964.

## SUMMARY

### Present and Pleistocene Glaciation in the Central Andes

The importance of the present and pleistocene glaciation in the central Andes is underlined, as, owing to their position within the tropics and in the southern hemisphere, they are of special interest to comparative high mountain research. The height of the snow line, the extent and the features of glaciation in the Andes, covering mainly the flanks of peaks and ridges, are described. These glaciers are characterized by a small thickness, a great number of rock windows, a strongly crevassed surface, thin firn layers, many large icicles at the edges of the crevasses, giant cornices on the peaks and ridges, and fluted névé on the slopes.

Little attention has been paid to the physical problems of the glaciers in the Andes, their movement, accumulation, ablation, and mass budgets. We know more about their changes during the past centuries. The present fluctuations coincide with those of the Alpine glaciers.

During a period of general recession of the glaciers, the Andean glaciers caused huge catastrophes which had never before been recorded in the history of glaciers in any other mountain range. On December 13, 1941 one third of the town of Huarás, the capital of the Departamento Ancash, was destroyed by a sudden discharge of a glacier lake in the Cohup valley (Cordillera Blanca) whereby 5000 inhabitants lost their lives. More than 3500 human lives were lost on January 10, 1962, when an ice avalanche occurred from the peak of Huascarán. The reasons for these events and their effects are dealt with in greater detail. Deposits of two recent pleistocene glaciations are found in the surroundings of the Andean Cordilleras. The moraines of the more recent ones are clearly developed and still unweathered, those from the older Ice Age, however, are less distinct and already weathered. In the bottom of the valleys several lakes were dammed up by recessional moraines from the Late Pleistocene.

To the north of the Cordillera Blanca pleistocene glaciers advanced to a height of 1300 m above sea level thus reaching the lowest level in the entire tropical zone.

The archeological excavations in the caves on the shores of lake Lauricocha (Cordillera Raura) made by A. CARDICH are of special interest for the history of the Late Glacial



and the Postglacial. According to  $C^{14}$  dating, an age of  $9529 \pm 250$  and  $8140 \pm 140$  years was attributed to two human skeletons found on the bottom of these caves.

The recent development of Andinism together with the possibilities of air photogrammetric surveying will largely contribute to research in the Andean glaciers during the International Hydrological Decade.

## DISCUSIÓN

**LOEFFLER:** Did you observe any seasonal change in the water level of Laguna Parrón? It resembles very much Tsola Tso in the Himalayas in size and in its origin.

**KINZL:** Hemos visto ya en el año 1932 un nivel un poco más bajo de la laguna, pero no sé si se trata de un fenómeno periódico todos los veranos en la sierra. Según las observaciones de la Corporación del Santa la descarga del río es más grande durante el tiempo de lluvias (diciembre — abril). Pero hay que considerar que gran parte del agua de la laguna sale más abajo en forma de manantiales.

**CUATRECASAS:** ¿El nivel inferior de la glaciación pleistocénica de 1300 m en el Perú se encuentra también en Ecuador y Colombia?

**KINZL:** No es probable que los glaciares pleistocénicos en el Ecuador y en Colombia pudieron bajar a 1300 m como cerca Santa Rosa en el norte de la Cordillera Blanca. Este sitio es único por una altura relativa de casi 5000 m en corta distancia. Parece que la morrena de Santa Rosa es la más baja en toda la zona tropical.

**VAN DER HAMMEN:** a) Hay algunos datos exactos sobre la edad de las morrenas pleistocénicas? b) Se ha dicho que el levantamiento de los Andes se realizó quizás durante el pleistoceno superior, pero hay importantes datos en contra, como la presencia de una flora de tierra fría en sedimentos del pleistoceno inferior en la Sábana de Bogotá (alt. 2550 m). Los sedimentos que contienen una flora tropical son de edad pliocénica.

**KINZL:** a) Con excepción de los datos radiocarbónicos de A. Cardich sobre su morrena Antarragá a las orillas de Laurikocha no conozco tales datos. Faltan también observaciones palinológicas para datar las morrenas en los Andes peruanos. b) Con excepción de la falla al pie oeste de la Cordillera Blanca no conozco indicios directos de un levantamiento durante el pleistoceno superior. La formación de grava sobre Huarás debe ser pliocénica. De propósito no he hablado de los Tablazos en el norte de la costa peruana, porque están lejos de la Cordillera Blanca. Pero hemos observado un pequeño levantamiento reciente de 1—2 m en la costa del Dep. Ancash, como también lo hizo el geólogo de Boit.

**HASTENRATH:** Tengo una pregunta referente a la depresión pleistocénica del límite de los nieves. Ha encontrado Ud. indicaciones para una disminución en el sentido O — E, o sea desde la Cordillera Negra, por la Cordillera Blanca hacia el Acrotambo? En el sur del Perú tal fenómeno aparece bien pronunciado. En la región Pacífica tenemos el límite reciente de nieves a más de 5800 m, el pleistocénico a unos 4500 m. Al oriente del Lago de Titicaca, por otra parte, el límite actual de los nieves baja a unos 5000 m, mientras que el límite pleistocénico queda a unos 4200 m.

**KINZL:** Parece, que en el perfil por el Valle Santa en dirección Oeste-Este la depresión del límite de la nieve persistente durante la última glaciación pleistocénica es paralela al límite de la nieve actual. Hay que juntar más observaciones para las cuales la falta de mapas exactos es una dificultad.

## ECOLOGIA VEGETAL DE LA PUNA

ANGEL L. CABRERA

En la parte occidental de America del Sur, aproximadamente entre los 15 y los 27 grados de latitud, la Cordillera de los Andes se abre en dos gigantescos brazos que encierran una region muy elevada de enorme interés científico, el "altiplano" o "puna". Por sus características geográficas peculiares, la "puna" ha llamado la atención de numerosos viajeros y geografos y existe una copiosa bibliografía sobre su geología, su fisiografía y su biología. Trabajos recientes de TROLL, SCHMIEDER, CABRERA y otros autores, contienen datos sobre aquellos tópicos para diferentes zonas de tan extenso territorio. Sus límites estan formados por la Cordillera Oriental, la Cordillera Real, las Sierra de Santa Victoria, Aguilar, Chañi y Cachi al este; por la Cordillera de los Andes y la Cordillera de Domeyko al oeste y por la Cordillera de San Buenaventura al sur. Comprende asi gran parte del sur de Perú, el oeste de Bolivia y el extremo noroeste de la Argentina, penetrando tambien en el norte de Chile. El término "puna" es de origen quichua y significa terreno 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 concretar su significado, en este trabajo se considera "puna" el altiplano y las montañas que hay en su interior o que los bordean.

El altiplano, como es bien sabido, está formado por extensos bolsones aparentemente llanos, interrumpidos por cadenas de montañas que, si bien suelen alcanzar los 5000 metros de altura, parecen bajas al contemplarse desde las llanuras. En general se trata de cuencas cerradas o centrípetas y los escasos cauces de agua mueren en lagos o salares. Solo unos pocos rios consiguen transponer la cordillera oriental y correr hácia el rio Grande o hácia el Pilcomayo. La altura media de los bolsones suele hallarse entre los 3500 y los 4000 metros. Por encima se elevan las montañas de la "puna" y las cordilleras Oriental y Occidental que vistas desde el altiplano pierden su caracter imponente.

Geologicamente esta región es muy heterogenea, pues a más de los sedimentos paleozoicos, mesozoicos y terciarios plegados y erosionados, y llevados a gran altura durante el transcurso del cenozoico, hay tambien abundantes manifestaciones de vulcanismo pasado y reciente.

Los suelos son en general inmaduros, esqueléticos, muy pobres en materia orgánica, frecuentemente arenosos o pedregosos. Cerca de los salares suelen hallarse suelos con elevado contenido en sales solubles y terrenos arcillosos con capas de yeso practicamente estériles. La descomposición orgánica es mínima a causa del frio y del ambiente seco. No hay putrefacción e incluso en los lugares pantanosos el humus es sumamente escaso, formandose en cambio turba.

### *Clima*

El clima de la "puna" es en términos generales seco y frío, con grandes contrastes de temperatura durante todo el año y lluvias exclusivamente estivales (Fig. 1). Como es normal la temperatura varia con la altitud y con la latitud. En Vincocaya (15.7° S — 71.3° W) a 4380 m de altura sobre el mar, la media anual es de solo 3.0° C; en La Paz (16.5° S — 68.2° W), a 3658 m de

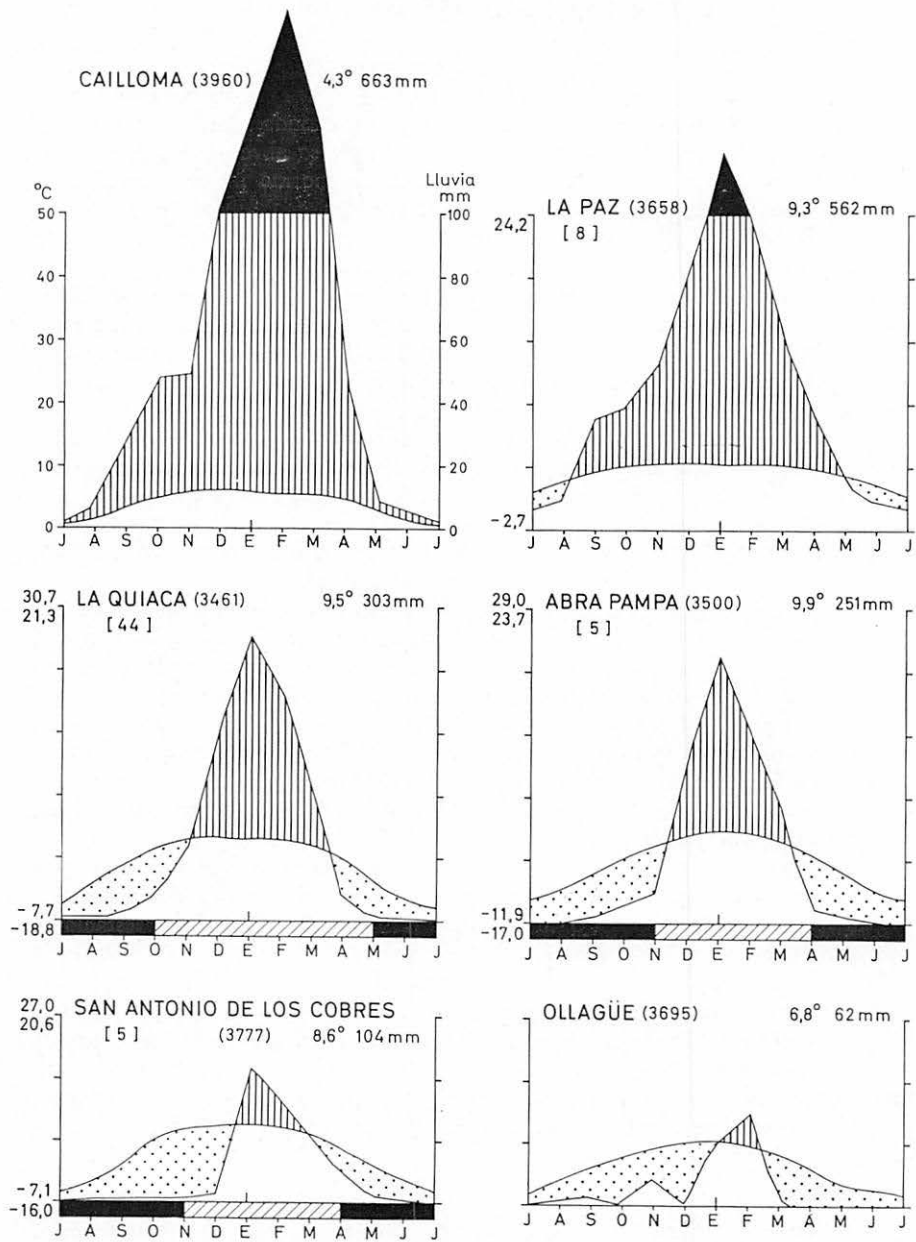


Fig. 1. Climatogramas de seis localidades de la Puna. El orden de los meses es de julio a junio. La línea más larga en el centro indica el mes de enero.

altura, es de 9.4° C; en La Quiaca (22.2° S — 65.6° W) a 3461 m, es de 9.5° C; en San Antonio de los Cobres (24.16° S — 66.15° W), a 3777 m de altura, es de 8.6° C. Noviembre a marzo son los meses mas cálidos y junio, julio y agosto los mas frios. Dado el elevado grado de continentalidad de esta región y su elevada altura, es lógico que existan grandes variaciones de temperatura durante las 24 horas del día. Así, a medio día, la temperatura puede ser bastante agradable, aun en invierno, debido a la intensa radiación solar, pero durante la noche desciende a varios grados bajo cero, produciendose heladas frecuentes aun en pleno estío. CRESPO (1941) ha registrado cerca de La Quiaca, durante el mes de setiembre, temperaturas de 12 a 16° hacia las dos de la tarde, y temperaturas de —7° a —13° en las primeras horas de la mañana, con variaciones diurnas de 21 a 27° C. En la misma forma existen notables diferencias entre las temperaturas al sol y a la sombra, o entre la temperatura del aire, del suelo y de las rocas. WEBERBAUER (1930) determino las temperaturas medias de observaciones tomadas en Pasto Bueno, Provincia de Pallasca, Perú, a 3950 m de altura, desde fines de febrero a fines de marzo. Las temperaturas se obtuvieron a diferentes horas del día en el aire, en el suelo y sobre las rocas.

*Pasto Bueno, Prov. Pallasca, Perú, 3950 m s. m.*  
Temperaturas medias en °C

1920 22—II a 20—III	6 h a. m.	7 h a. m.	8 h a. m.	10 h a. m.	12 h m.	2 h p. m.	4 h p. m.	6 h p. m.	9 h p. m.
Aire	4.59	5.48	6.90	8.95	11.04	10.30	7.34	6.00	4.51
Suelo	6.00	6.69	7.17	11.89	16.53	16.96	14.36	12.61	9.05
Rocas	5.30	5.30	8.28	15.40	21.03	23.60	16.42	14.15	—

En las altas montañas las temperaturas son todavia mas bajas. En el cerro Misti (sur del Perú) a 5850 m s. m., la temperatura media anual es de —7.9° C. En El Aguilar (Jujuy, Argentina), a 4600 m de altura, la media solo alcanza a 3.1° C, siendo inferior a la de la Tierra del Fuego. En pleno invierno la temperatura media es inferior a —1° C, mientras en el mes más cálido, diciembre, solo asciende a 5.3° C. En el estío hay máximas absolutas de poco mas de 16° C y en el invierno mínimas absolutas inferiores a —14° C.

La precipitación pluvial es muy variable, tanto en las diferentes zonas del territorio puneño, como en las diferentes estaciones del año y de un año a otro. En términos generales las lluvias disminuyen de norte a sur y de este a oeste. En la figura 1 pueden observarse seis climatogramas en los que puede verse la relación entre la lluvia y la temperatura. Han sido preparados de acuerdo al sistema de GAUSSEN desarrollado por WALTER (1964). Puede notarse que de mas de 500 mm en La Paz, la precipitación se reduce a 300 mm en La Quiaca, a 250 en Abra Pampa, a 103 en San Antonio de los Cobres y a solo 62 mm en Ollagüe. Mas al sur y al oeste la lluvia es practicamente nula y solo ciertos años caen algunos milímetros o se producen nevadas.

Casi toda la lluvia cae durante el verano, culminando en el mes de enero. De abril a setiembre no llueve practicamente nada, pero algunos años hay nevadas. Tambien suele nevar o granizar en verano en los cerros de mas de 4300 metros de altura.

La precipitación también varía mucho de un año a otro. En 1944, por ejemplo, se produjeron lluvias copiosísimas en toda la puna, cortándose caminos y terraplenes del ferrocarril, y produciéndose fenómenos de erosión que parecerían inconcebibles bajo promedios de lluvia tan bajos. Otro tanto ocurrió el año 1965. En el gráfico de la figura 2 puede verse la variación en lluvia anual en La Quiaca durante 48 años.

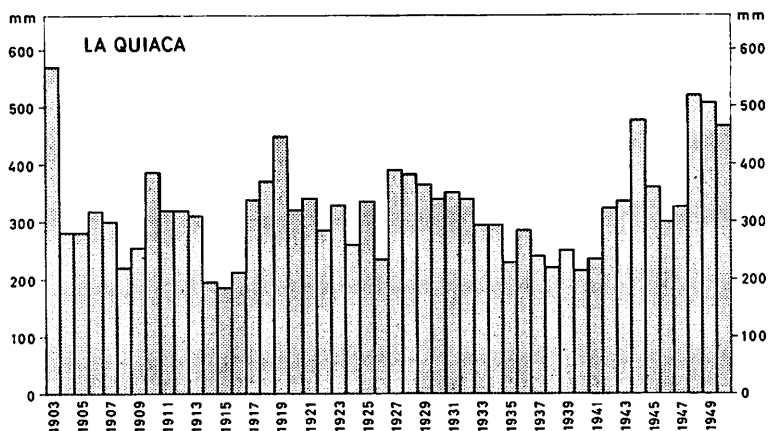


Fig. 2. Precipitación anual en la Quiaca, Argentina, en los años 1903 a 1950.

Según FRENGUELLI (1928) el examen diatomológico de los tripolis de la Puna de Atacama indica que, en una época relativamente reciente, los actuales salares han sido cuencas lacustres similares a las que todavía existen en la parte húmeda del Altiplano, y que es evidente una progresiva desertización del clima desde el sudoeste hacia el nordeste.

En relación con la precipitación pueden distinguirse en la Puna tres zonas bien marcadas: una septentrional y oriental más húmeda, con ríos y lagos y una precipitación anual superior a los 400 mm, donde existe una población autoctona dedicada a la ganadería y a la agricultura. Esta zona corresponde a la "puna húmeda" de TROLL (1959). La segunda zona es más seca y se encuentra al sur y al oeste de la anterior. Todavía hay ríos y lagunas, pero ya aparecen salares, variando la precipitación entre 100 y 400 mm anuales. Aquí todavía hay población autoctona ganadera, siendo la agricultura muy limitada. Corresponde aproximadamente a la "puna seca" y "puna espinosa" de TROLL (1959). La tercera zona, o zona occidental y austral, es muy seca, con precipitación inferior a los 100 mm anuales. No hay ríos ni lagunas, apareciendo excepcionalmente algunas vegas. En cambio hay enormes salares. No hay agricultura ni ganadería y la población humana está limitada a los campamentos mineros y estaciones del ferrocarril. Esta es la "puna desértica" o Puna de Atacama (Fig. 3).

En la Puna seca todavía se encuentran restos de terrazas de cultivo (por ejemplo en Casabindo), lo que parecería confirmar que en época no muy lejana el clima era lo bastante húmedo para permitir la agricultura.

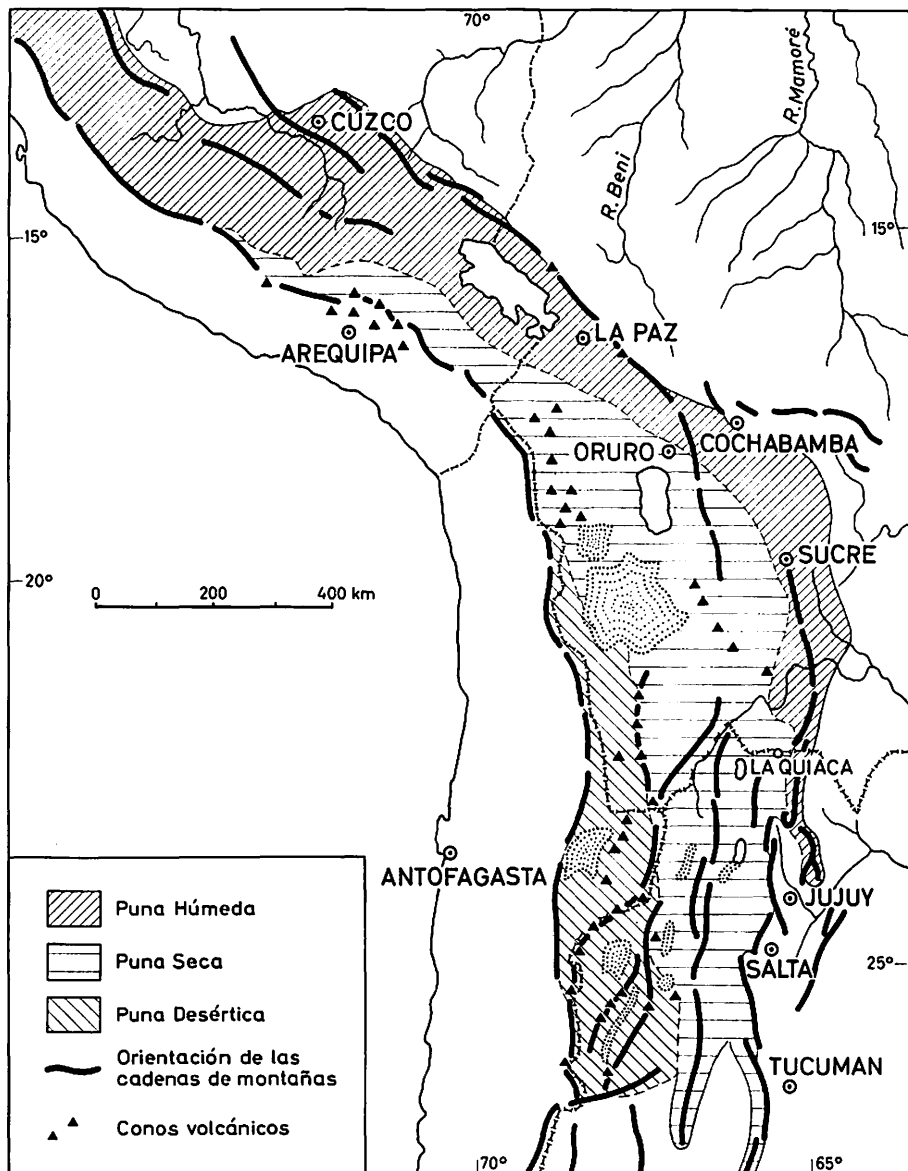


Fig. 3. Esquema de la región de la Puna indicando las distintas zonas climáticas (en parte según TROLL, 1959).

El viento es variable y no excesivamente violento, salvo en las grandes alturas, soplando de diversos rumbos. Con frecuencia arrastra arena a grandes alturas, formando médanos en las laderas de las montañas.

La nubosidad es escasa y la humedad muy baja: 45 % de humedad relativa media en La Quiaca. Durante la mayor parte del año el aire es diáfano y la radiación solar muy elevada.

#### *Ambiente biológico: Fauna*

La fauna de la Puna es muy característica y bien conocida. Se destaca ante todo un camélido típico de esta región, la vicuña (*Vicugna vicugna vicugna*) que vive en rebaños en los campos pastosos. Según PEARSON (1951) las vicuñas pastan con preferencia las matas de *Festuca rigens* y *Deyeuxia nitidula* próximas a los arroyos, y solo cuando no hay otra cosa comen *Festuca orthophylla* o ramonean hojas y flores de dicotiledóneas. Una especie próxima a la vicuña, pero de área mucho más amplia es el guanaco (*Lama guanicoe cacsilensis*) más escasa en la región.

Entre los roedores se destacan los abrocomos (*Abrocoma cinerea*), el chinchillón (*Lagidium peruanum*) que viven entre las rocas, los cuises (*Cavia tschudii* y *Cavia musteloides*) y varias especies de ocultos o tuco-tucos (*Ctenomys* sps.) que cavan largas e intrincadas galerías en los suelos arenosos. También hace cuevas el quirquincho (*ChaetophRACTUS vellerosus vellerosus*). Los carnívoros más importantes son el puma (*Felis concolor incarum*) y el zorro (*Dasycon culpaeus andinus*).

Entre las aves se destacan el condor (*Vultur gryphus*) que anida en los roquedales elevados, el flamenco o parina (*Phoenicoparrus jamesi*) que construye nidos en forma de palangana en las lagunas. También en las lagunas suelen verse grandes bandadas de gallaretas (*Fulica cornuta*), macacitos (*Colymbus occipitalis juninensis*) y patos (*Querquedula cyanoptera*). Todas estas aves poseen denso plumaje y tejidos adiposos subepidérmicos que sirven como protección contra el frío.

En las vegas son frecuentes las perdices de la Cordillera (*Attagis gayi*) y los teros de la sierra (*Ptiloscelys resplandens*).

Los reptiles y anfibios son escasos, lo mismo que los peces que habitan los lagos de la Puna. La fauna de invertebrados es relativamente rica y las llamativas flores de muchas plantas indican que abundan los insectos polinizantes.

En lo que se refiere a animales domésticos, el de mayor importancia es la llama que se utiliza como animal de carga, para explotar su lana y como productora de carne. Una especie parecida, la alpaca, es de áreas más restringidas y solo se usa como productora de lana. También se crían ovejas y burros.

En lo que se refiere a la influencia del hombre sobre la vegetación, es indudable que el pastoreo de rebaños de llamas y de ovejas ha de haber introducido grandes modificaciones en la estructura de las comunidades vegetales de la Puna. Pero la acción más destructiva la ejerce directamente el hombre que, careciendo de bosques, utiliza como combustible los arbustos e incluso las especies leñosas en cojín. Alrededor de las poblaciones y de las estaciones del ferrocarril, a veces hasta varios kilómetros de distancia, la vegetación arbustiva ha sido destruida totalmente, hasta quedar el suelo casi completamente desnudo. Otro tanto ocurre cerca de las explotaciones mineras, talándose los arbustos y sacándose a pico las gruesas



Fig. 4. Aspecto de la Puna seca en la región de Cerrillos al sur de las Salinas Grandes, provincia de Salta, Argentina.

raíces leñosas de las yaretas (*Azorella compacta*) y de los cuernos de cabra (*Adesmia* div. sps.).

### Vegetación

Desde el punto de vista fitogeográfico la vegetación de la Puna está incluida en el Dominio Andino, que se extiende a lo largo de la Cordillera desde Venezuela hasta el sur de la Argentina y Chile, incluyendo también gran parte de la Patagonia. En la región estudiada se diferencian dos provincias fitogeográficas: la Provincia Puneña, entre los 3400 y los 4300 metros de altura, y la Provincia Altoandina, entre los 4300 y más de 5000 m de altitud (Fig. 4—17).

#### I. Provincia Puneña

Se extiende por las llanuras y laderas bajas de las montañas, entre los 3400 y los 4300 metros de altura sobre el mar, variando lógicamente estos límites de acuerdo con la latitud y la exposición. La vegetación está formada principalmente por arbustos aislados de alrededor de un metro de altura, entre los cuales quedan grandes espacios de suelo desnudo salpicado de diminutas plantas herbáceas que se desarrollan únicamente durante la estación de las lluvias. En los años muy lluviosos estas hierbas pueden llegar a cubrir gran parte del suelo que aparece excepcionalmente verde.

En suelos más húmedos, en el centro de los bolsones, por ejemplo, aparecen pastizales de color amarillento, y junto a los ríos hay con frecuencia un césped corto y denso de gramíneas enanas. En algunos lugares existen bosques abiertos de queñoa (*Polylepis tomentella*) que pueden ascender hasta 4200 metros de altitud.



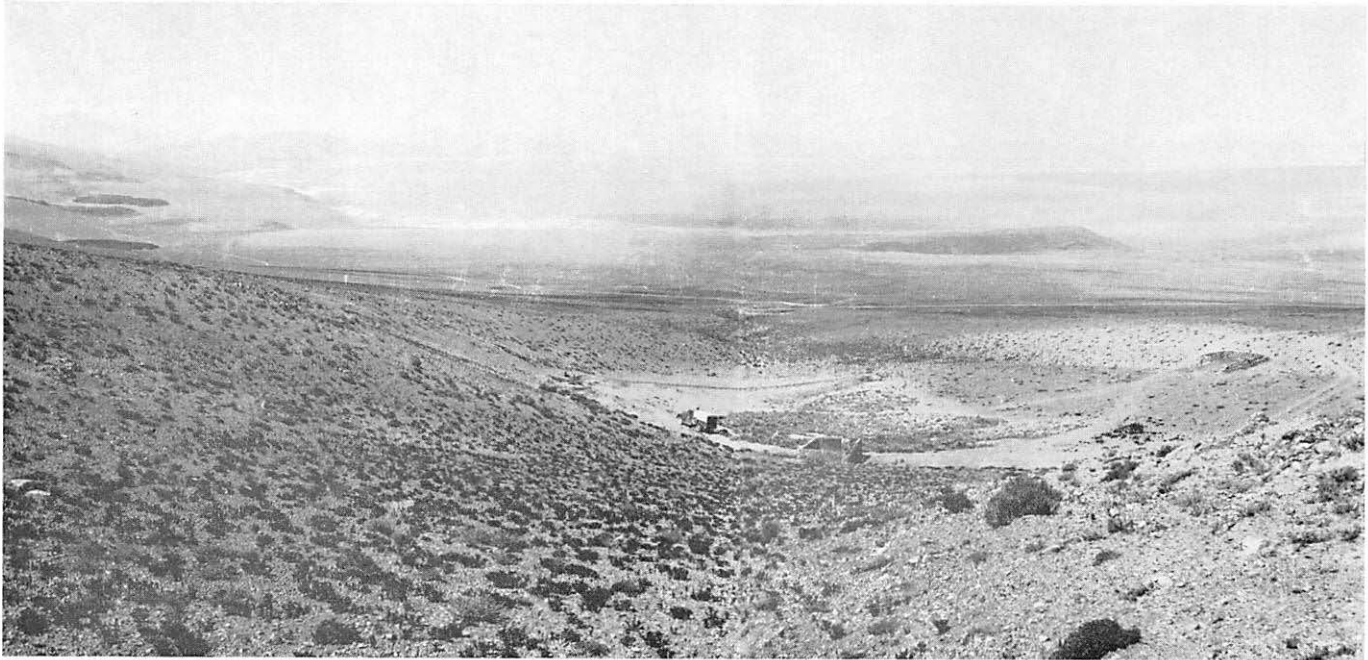


Fig. 5. La Puna desértica: el Salar de Arizaro desde Alta Samenta, provincia de Salta, Argentina.



Fig. 6. Estepa altoandina al pie del cerro Tuzgle, provincia de Jujuy, Argentina.



Fig. 7. Estepa de *Festuca orthophylla* en Alto Chorillos a 4750 m sobre el mar, provincia de Salta, Argentina.

Las familias mas ricas en especies y en individuos son las Compuestas, las Gramíneas, las Leguminosas y las Solanáceas. Las Verbenáceas son tambien abundantes en individuos. Varios géneros son endémicos de esta Provincia: *Parastrephia*, *Lampaya*, *Chersodoma*, *Hemimunroa*, *Eustephiopsis*, *Anthobryum*, *Oreocereus*, *Chiliotrichiopsis*, *Lophopappus*, *Urmenetea*, etc.

Comunidades vegetales mas importantes:

A juzgar por las observaciones personales del autor y por la bibliografía, las comunidades vegetales de la Puna son bastante homogéneas y se repiten a lo largo de todo este enorme territorio. Incluso en su extremo austral notablemente seco, se mantienen las mismas comunidades de las zonas mas húmedas, pero, eso sí, muy empobrecidas y reducidas a manchones en medio del desierto. Según CABRERA (1958) las comunidades vegetales mas importantes serian las siguientes:

1. Asociación de *Fabiana densa*, *Psila boliviensis* y *Adesmia horridiuscula*. — Muy frecuente en la "puna seca", al menos en la República Argentina. Las especies dominantes son arbustos de medio a un metro de altura que crecen muy esparcidos. A mas de las dominantes son frecuentes: *Junellia seriphioides*, *Baccharis incarum*, *Senecio viridis*, *Acantholippia hastulata*, *Tetraglochin cristatum*, *Nardophyllum armatum*, *Ephedra breana* y *Adesmia spinosissima*. Esta comunidad presenta diversas faciaciones:

- a) Faciación de *Tetraglochin cristatum*.
- b) Faciación de *Acantholippia hastulata*.
- c) Faciación de *Adesmia horridiuscula*.
- d) Faciación de *Fabiana denudata*.
- e) Faciación de *Chuquiraga atacamensis*.
- f) Faciación de *Baccharis incarum*.
- g) Sociedades de *Trichocereus pasacana*.
- h) Sociedades de *Prosopis ferox*.
- i) Sociedades de *Polylepis tomentella*.

2. Consociación de *Psila boliviensis*. — Esta consociación es muy frecuente en la zona oriental de la "puna seca" y en su fisionomía no difiere de la anterior. Especies frecuentes son: *Krameria iluca*, *Menodora pulchella*, *Adesmia nordenskjöldii*, *Adesmia leucopogon*, *Adesmia spinosissima*, *Fabiana friesii*, *Cassia hookeriana*, etc. En esta consociación aparecen con frecuencia sociedades de *Oreocereus celsianus*.

3. Asociés de *Parastrephia lepidophylla* y *Parastrephia phyllicaeformis*. Forma los "tolares" característicos de las depresiones arenosas con napa freática poco profunda y de las orillas de los ríos. Suelen integrar la comunidad *Baccharis grisebachii*, *Satureja parvifolia* y *Cortaderia speciosa*. Esta comunidad que en el noroeste de la Argentina tiene un carácter netamente edáfico (FRIES, 1905, CABRERA, 1958) parece adquirir mayor extensión en Bolivia y en el sur del Perú, donde las lluvias son mas abundantes.

4. Consociés de *Festuca scirpifolia*. Formando pajonales en suelos húmedos y salobres.

5. Consociés de *Pennisetum chilense*. En suelos arenosos húmedos, formando pastizales.



Fig. 8. Vega de *Oxybloe andina*, provincia de Jujuy, Argentina.

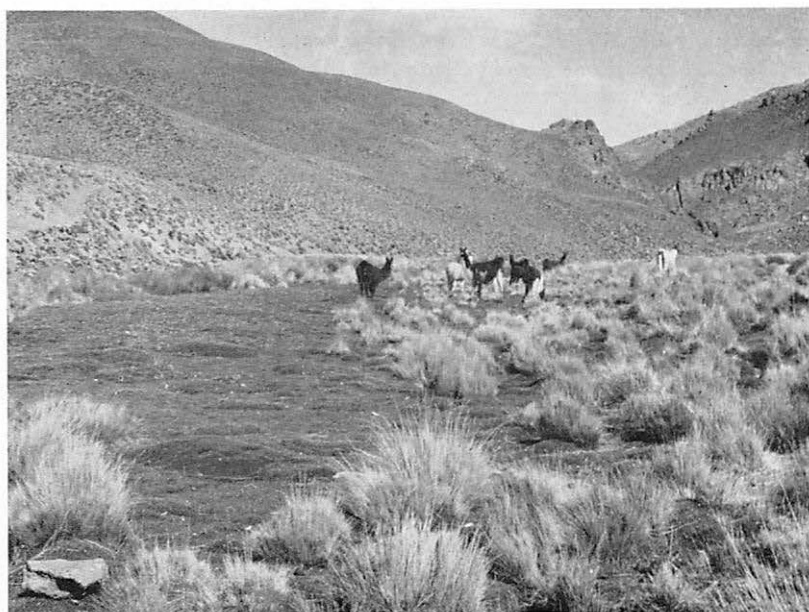


Fig. 9. Vega de *Oxybloe* y pajonales de *Festuca scirpifolia* a 4600 m de altura, en la misma provincia.

Además hay numerosas comunidades edáficas en suelos arenosos, en suelos rocosos, en las lagunas y en las orillas de los ríos (CABRERA 1958).

## II. Provincia Altoandina

La Provincia fitogeográfica altoandina es característica de las altas montañas de la Cordillera de los Andes. En la región estudiada suele ocupar las montañas por encima de los 4300 metros de altura, formando zonas continuas a lo largo de las cordilleras oriental y occidental, e islotes aislados en las cadenas y cerros aislados dentro del altiplano. Como ya se indicó en páginas anteriores, el clima es frío, con temperatura media generalmente inferior a 0° C y la precipitación se produce en forma de granizo o de nieve en cualquier época del año. Grandes cambios de temperatura, vientos intensos y suelos completamente inmaduros son las características ambientales de esta provincia fitogeográfica.

La vegetación está formada por una estepa muy abierta de gramíneas xerófilas, acompañadas por dicotiledóneas pulvinadas y plantas tiernas que se abrigan bajo las rocas o entre las matas de gramíneas.

Las relaciones florísticas de esta provincia, con las otras provincias del Dominio Andino, es decir con el Páramo, la Puna y la Patagonia, son muy estrechas. Géneros endémicos son *Oxychloe*, *Patosia*, *Distichia*, *Barneoudia*, *Parodiodoxa*, *Aschersoniodoxa*, *Pycnophyllum*, *Nototriche*, *Werneria*, *Urbania*, y varios más.

Las comunidades más características son las siguientes:

1. Asociación de *Festuca ortophylla*, *Festuca chrysophylla* y *Poa gymnantha*. Muy frecuente en las montañas elevadas del noroeste de la Argentina y sur de Bolivia. Son frecuentes los cojines de *Azorella compacta*, de diversas especies de *Pycnophyllum* y de *Adesmia*. También forman cojines o placas *Opuntia atacamensis*, diversas especies de *Junellia* y de *Anthobryum*. Esta comunidad presenta diversas facitaciones:

- a) Faciación de *Poa gymnantha*.
- b) Faciación de *Deyeuxia cabreræ* etc.

2. Consociación de *Stipa frigida*. En zonas muy secas, incluyendo *Artemisia copa*, *Fabiana bryoides* y otras especies.

3. Asociés de *Oxychloe andina* y *Carex incurva*. Característica de las vegas altoandinas con suelo empapado en agua.

Hay además diversas comunidades edáficas sobre las rocas y sobre suelos húmedos. Poco se sabe sobre las comunidades altoandinas del Perú y Bolivia pues faltan trabajos fitosociológicos adecuados y determinaciones exactas de las especies.

## Ecología

### Formas Biológicas.

En la región de la Puna faltan casi por completo los árboles, predominando los arbustos bajos, con frecuencia rastreros o pulvinados, y las matas perennes. De acuerdo al sistema de RAUNKIAER (1907) las formas biológicas se ordenan en la siguiente forma:

I. Microfanerófitos. Arbolitos de poca altura. Solo existen dos especies: *Poly-lepis tomentella* (la queñoa) y *Prosopis ferox* (el churqui).

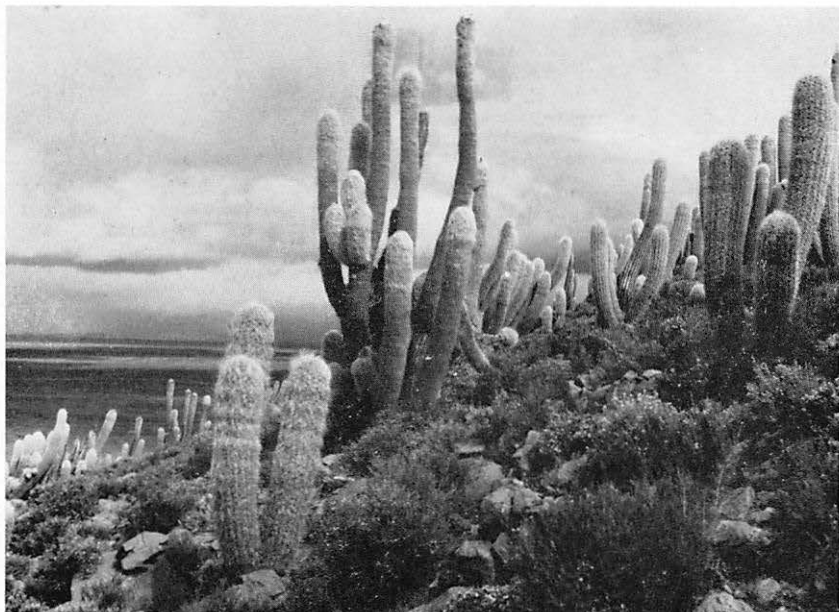


Fig. 10. Sociedades de *Oreocereus celsianus* en la Puna de Jujuy.



Fig. 11. Sociedad de *Polylepis tomentella* cerca de Casabindo, Jujuy.



Fig. 12. *Hypochoeris meyeniana*, planta acaule de la Puna.



Fig. 13. *Notboscordum sessile*, acaule.

II. Nanofanerófitos. Arbustos con yemas de renuevo a mas de 25 cm de altura. Muy frecuentes en la Provincia Puneña. Pueden diferenciarse los siguientes tipos:

1. Arbustos con ramas flojas y hojas pequeñas, como *Fabiana densa*, *Psila boli-viensis*, *Satureja parviflora*, etc.

2. Arbustos con hojas escamiformes muy apretadas, como *Parastrephia lepidophylla*.

3. Arbustos con hojas espiniformes, como *Chuquiraga atacamensis* y *Ch. acanthophylla*.

4. Arbustos con ramas espiniformes, como *Nardophyllum armatum*, *Proustia pungens* y varias especies de *Adesmia*.

5. Arbustos con ramas dimorfas: ramas normales con hojas espiniformes y ramas cortas de crecimiento limitado con hojas pequeñas: *Junellia seriphioides*, *Fabiana bryoides*, *Nassawia axillaris*, etc.

6. Arbustos áfílos, como *Ephedra breana*, *Fabiana denudata*, *Neosparton ephedroides*, etc.

III. Caméfítos. Plantas leñosas o sufruticosas con yemas de renuevo pocos centímetros por encima del suelo. Hay varios tipos:

1. Sufrutices, como *Philibertia gilliesii*, *Lupinus paniculatus*, etc.

2. Caméfítos pulvinados, con ramas muy apretadas formando cojines hemisféricos, como *Azorella compacta*, *Adesmia erinacea*, *Pycnophyllum sps.*, *Anthobryum tetragonum*, etc.

3. Caméfítos en placas, con ramas subterráneas y brotes formando placas compactas al ras del suelo: *Adesmia occulta*, *Adesmia patancana*, *Urbania pappigera*, *Junellia minima* y otras especies.

4. Arbustos rastreros, con yemas casi al nivel del suelo, como *Parastrephia quadrangularis*, *Menodora pulchella*, *Lycium humile* y otros.

IV. Hemicriptófitos. Plantas herbáceas perennes con yemas de renuevo al nivel del suelo y órganos aéreos efímeros. Pueden distinguirse los siguientes tipos:

1. Hemicriptófitos graminiformes, como la mayor parte de las gramíneas ciperáceas y juncáceas.

2. Hemicriptófitos arrossetados. Con hojas en roseta: *Chaptalia similis*, *Trechonaetes lanigera*, *Plantago monticola*, *Calycera pulvinata*, etc.

3. Hemicriptófitos rastreros, con tallos rastreros: *Astragalus micranthellus*, *Glandularia microphylla*, *Evolvulus sericeus*, *Brayulinea densa*, y muchos más.

4. Hemicriptófitos erectos, como *Astragalus garbancillo*, *Cajophora macrocarpa*, etc.

V. Helófitos. Con yemas de renuevo bajo un suelo inundado. Especies palustres como *Scirpus tatora*, *Scirpus californicus* y alguna otra.

VI. Hidrófitos. Con yemas de renuevo en el agua: *Potamogeton strictus*, *Azolla filiculoides*, *Lemma minima* y pocos más.

VII. Suculentos. Plantas crasas, generalmente sin hojas: Cactáceas.

VIII. Geófitos. Con yemas de renuevo sobre órganos subterráneos. Pueden diferenciarse:

1. Geófitos tuberigenos, con tubérculos, como *Ipomoea minuta*, *Peperomia peruviana* y varios *Solanum*.





Fig. 14. *Azorella compacta*.



Fig. 15. *Opuntia atacamensis*.



Fig. 16. *Adesmia patancana*.



Fig. 17. *Pycnophyllum molle*.

2. Geófitos bulbíferos, con bulbos, como varias especies de *Amaryllidaceas* y *Iridaceas*.

3. Geófitos rizomatosos, con rizomas, como *Distichlis spicata*, *Psila caespitosa*, *Baccharis juncea* y otros.

IX. Terófitos. Plantas anuales generalmente de ciclo vegetativo corto. Numerosas especies de diferentes familias.

La Provincia Puneña se caracteriza por la predominancia de Hemicriptófitos y Nanofanerófitos, mientras en la Provincia Altoandina predominan los Hemicriptófitos y los caméfitos.

### Adapciones Ecológicas

La vegetación de la Puna presenta una serie de características morfológicas y anatómicas que evidentemente están relacionadas con el ambiente. Una serie de condiciones del medio son desfavorables para el crecimiento de las plantas y las especies que componen la flora de la región deben estar adaptadas a subsistir bajo tales condiciones.

Es muy difícil establecer cuales de estas adaptaciones se deben a una larga selección natural de formas más aptas y cuales han sido inducidas directamente por el ambiente, faltando por completo trabajos experimentales en lo que se refiere a la ecología de las plantas de alta montaña de América del Sur.

Los factores ambientales negativos más importantes son los siguientes:

Deficit de agua durante la mayor parte del año.

Irregularidad en las precipitaciones.

Humedad atmosférica muy baja.

Gran radiación solar.

Temperaturas nocturnas inferiores a cero durante todo el año.

Variación amplia de temperatura en el mismo día.

Suelos muy sueltos.

Abundancia de sales solubles.

Presencia de herbívoros en una región pobre en vegetación.

Las características adaptativas deben sin duda estar relacionadas con la obtención de agua, la conservación de la misma acumulándola o reduciendo la transpiración, y la protección contra el frío.

Numerosos autores han estudiado la morfología y anatomía ecológicas de las plantas de los altos Andes y de la Puna (ESPINOSA, 1932; FRIES, 1905; HAUMAN, 1918; WEBERBAUER, 1905), pero es sin embargo difícil establecer con que factor adverso está relacionada una determinada estructura, y hasta tanto que se realicen estudios de tipo experimental, toda conclusión ha de ser deductiva e hipotética.

Doy a continuación un resumen de los caracteres presumiblemente adaptivos de la vegetación de la Puna (Fig. 18—21).

#### 1. Raíz

Raíces muy desarrolladas que superan considerablemente la parte aérea de la planta. FRIES (1905) menciona plantas de *Fabiana* con tallos de solo 20 cm de altura y raíces de más de 2 m de longitud, y plantas de *Trifolium amabile* de solo 1.5 cm de altura, con raíces de 40 cm de largo. La misma desproporción presen-

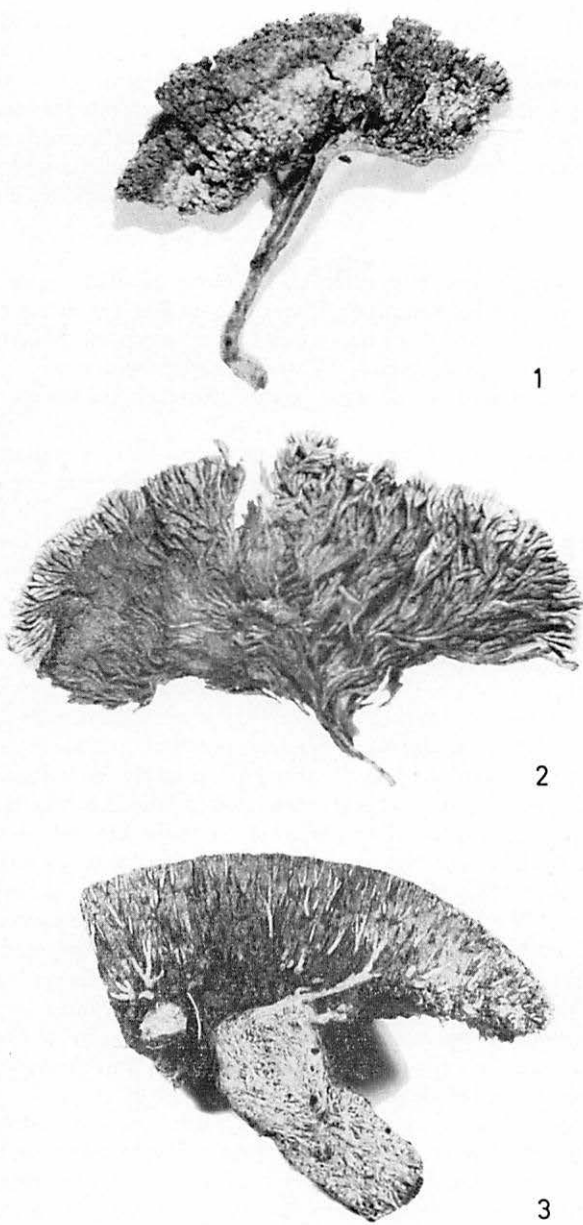


Fig. 18. Plantas en cojin de la Puna: 1: *Anthobryum tetragonum*. — 2: *Pycnophyllum molle*. — 3: *Azorella compacta*.

tan la mayor parte de las especies perennes, como *Trichocline auriculata*, con hojas en roseta y raíces gruesas y profundas, *Calycera crenata*, *Heliotropium microstachyum*, *Dichondra argenta*, *Portulaca perennis* y otras muchas. Todas estas especies son capaces de obtener agua de las capas inferiores del suelo.

Raíces carnosas, como *Hypsocharis tridentata*, *Ipomoea minuta*, etc.

Raíces superficiales capaces de aprovechar en seguida el agua de los chaparrones estivales, frecuentes en las Cactáceas y en muchas plantas anuales efímeras.

## 2. Tallo

Presencia de parenquima clorofílico en las ramas jóvenes, complementando la función asimiladora de las hojas reducidas, como en *Fabiana densa* y muchas otras especies, o bien supliendo a las hojas que faltan, como en *Ephedra multiflora*, *Ephedra breana*, *Fabiana denudata*, *Neosparton ephedroides*, etc.

Tallos crasos acumuladores de agua, como ocurre en las Cactáceas y en *Sali-cornia*.

Tallos espiniformes: unas veces ramas normales duras y aguzadas, como en *Nardophyllum armatum*, *Proustia pungens* y diversas especies de *Lycium*. Otras veces son ramas cortas espinosas, como en *Bougainvillea spinosa* y varias especies de *Adesmia*. En *Adesmia clareni* y *Adesmia nordenskjoldii* el raquis de la inflorescencia deviene espinoso. La espinescencia es una defensa contra los herbívoros.

Acortamiento de los entrenudos, dando lugar a plantas acaules con hojas en roseta, como en *Trichocline auriculata*, *Hypochoeris meyeniana*, *Senecio werneroides*, *Perezia abbiattii*, *Cajophora rosulata*, *Calceolaria glacialis*, etc. Esta reducción del tallo al mínimo, se ha atribuido a la influencia de las radiaciones luminosas ricas en rayos azules y ultravioleta, pero hay que hacer notar que plantas del mismo tipo crecen al nivel del mar en casi todas las latitudes.

Formación de cojines o de placas por crecimiento muy denso de las ramas, como ocurre en *Azorella compacta*, *Pycnophyllum*, *Anthobryum*, diferentes especies de *Adesmia* y de *Junellia*, etc. Se ha considerado una adaptación a la sequía y al viento (HAUMAN, 1918) existiendo una extensa bibliografía al respecto (HAURI und SCHROETER, 1914). Recientemente RAUH (1939) y HEDBERG (1964) han actualizado el problema. La presencia de cojines en los géneros de juncáceas *Oxychloe* y *Distichia* en las vegas permanentemente inundadas, parecería negar una relación entre este tipo biológico y la sequía. Por otra parte no existen cojines en las regiones más áridas, como la Provincia del Monte, en la Argentina. Tampoco la relación con el viento es muy convincente. En cambio podrían tener mucha importancia las heladas nocturnas (TROLL, 1948) que dificultarían la función de absorción durante largos periodos diarios. Como indica HEDBERG (1964) es obvio que ninguna de estas explicaciones es valedera para todos los casos de nanismo en las altas montañas y cada uno de ellos necesita su propia explicación.

Acortamiento de los entrenudos únicamente en las ramas secundarias, diferenciándose macroblastos estériles y braquiblastos floríferos. Este tipo biológico, que es frecuente en las regiones áridas de América del Sur, está representado en la Puna por *Junellia seriphoides*, *Nassawia axillaris* y algunas otras especies.

Los caracteres anatómicos más conspicuos en el tallo son:

Reducción de los parénquimas.

Aumento del esclerénquima.  
 Presencia de tejidos acuíferos.  
 Presencia de clorénquima bajo la epidermis.

### 3. Hoja

Hojas reducidas y fácilmente caducas, sin estructuras especiales, como en *Fabiana denudata*.

Hojas pequeñas y coriáceas (esclerofilia) frecuentes en los arbustos de la Puna: *Psila boliviensis*, *Baccharis incarum*, *Fabiana densa*, *Junellia seriphioides*, etc.

Hojas carnosas (quilofilia) con tejidos acuíferos, como *Senecio viridis*, *Werneria papposa*, *Portulaca perennis*, *Portulaca rotundifolia*, *Calycera crenata*, *Echeveria peruiana*, etc.

Hojas con los bordes enroscados para proteger de la excesiva transpiración la cara superior (Gramíneas) o la inferior: *Chiliotrichiopsis kaidelii*, *Baccharis polifolia*, *Baccharis grisebachii*, etc. La hoja enroscada forma a cada lado de la

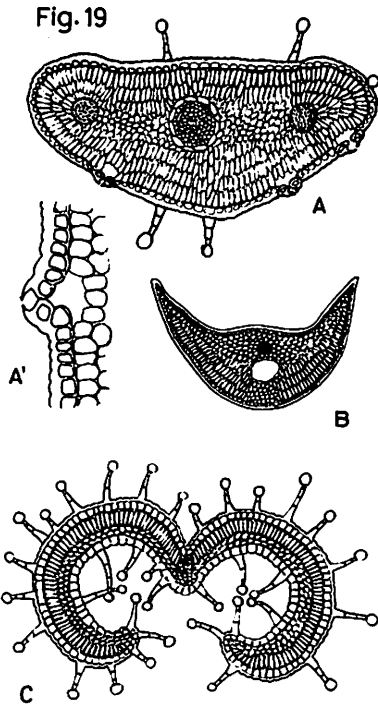


Fig. 19. Estructura anatómica de plantas de la puna: A, hoja de *Fabiana densa* (X 50); A', estoma del tallo de la misma especie (X 140); B, hoja de *Werneria incisa* (X 30); C, hoja de *Calceolaria santolinoides* (X 30).

Fig. 20

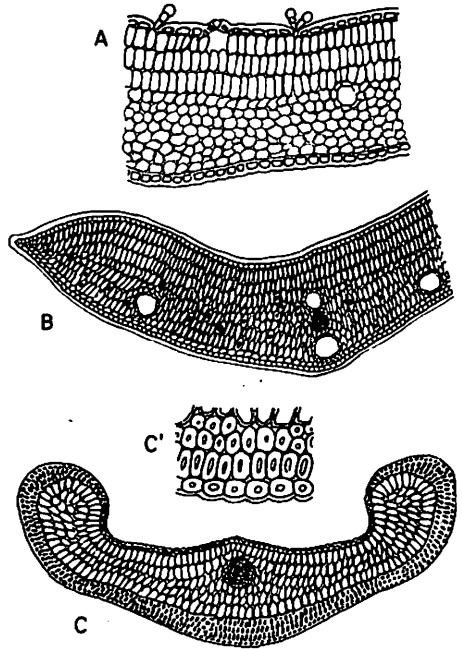


Fig. 20. Estructura anatómica de plantas de la Puna: A: hoja de *Baccharis incarum* (X 50); B: hoja de *Azorella compacta* (X 30); C: hoja de *Chuquiraga atacemensis* (X 28); C', detalle del esclerénquima (X 135).

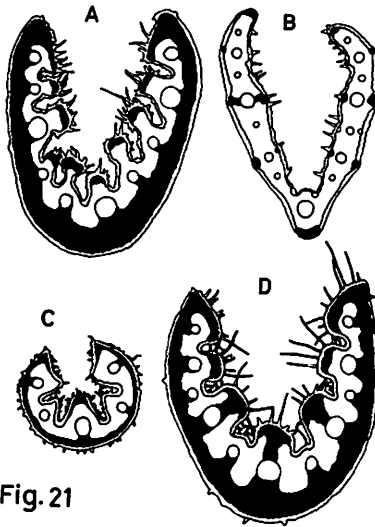


Fig. 21

Fig. 21. Transecciones de hojas de gramíneas de la Puna. El esclerénquima está indicado en negro (dibujo de la Prof. María Amelia Torres). A: *Deyeuxia cabrerai*, B: *Poa gymnantha*, C: *Stipa henrardiana*, D: *Festuca orthophylla* (X 35).

nervadura una gran cripta donde la humedad es mayor. Frecuentemente existen además pelos lanosos en la cripta.

Hojas espiniformes, rígidas, que reducen la transpiración y sirven de defensa contra los herbívoros: *Chuquiraga atacamensis*, *Chuquiraga acanthophylla*, *Nassauvia axillaris*, *Mulinum* sps., etc. En *Tetraglochin cristatum* el raquis de las hojas compuestas se hace espiniforme. Hojas transformadas en espinas en las Cactáceas.

Hojas escamiformes, densas y apretadas contra el tallo. Este se halla frecuentemente cubierto de pelos lanosos, de modo 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 encuentra en *Parastrephia lepidophylla*, *Parastrephia quadrangularis*, *Parastrephia teretiuscula*, *Anthobryum triandrum*, *Pycnophyllum* sps., *Azorella compacta* y otras especies. Casi todas las plantas que forman cojines tienen hojas muy reducidas, pero no siempre aplicadas al tallo.

Los caracteres anatómicos más conspicuos de la hoja son los siguientes:

Cutícula muy gruesa.

Depósito de resinas o ceras sobre la epidermis.

Paredes externas de la epidermis muy gruesas.

Pelos lanosos en la cara inferior, como en *Trichocline auriculata*, *Mutisia ledifolia*, *Baccharis polifolia*, etc., o en ambas caras, como en *Gonphrena meyeniana*, *Senecio spagazzinii*, etc. Se considera que el indumento lanoso constituye una protección contra la intensa radiación solar y a la vez reduce la transpiración. DAUBENMIRE (1947, 186) y HEDBERG (1964) consideran que la cobertura de un órgano con abundantes pelos lanosos proporciona protección contra los cambios bruscos de temperatura.

Pelos sedosos apretados sobre la epidermis inferior o sobre ambas, como en *Lupinus paniculatus*, varias especies de *Astragalus*, *Dichondra sericea*, etc. Protegen a las hojas de la intensa radiación solar y atenúan la transpiración.

Pelos glandulares que segregan resina, en numerosas especies de la Puna, como *Fabiana densa*, *Baccharis incarum*, *Calceolaria santolinoides*, y otras, protejiendo a la epidermis contra la transpiración excesiva.

Estomas con un atrio externo, como en *Fabiana densa* y *Baccharis incarum*.

Estomas en criptas formadas por el margen revoluto de la hoja: *Chiliotrichiopsis kaidelii*, *Baccharis polifolia*, etc.

Parénquima en empalizada en dos o tres capas, frecuente en numerosas especies.

Parénquima en empalizada bajo ambas epidermis.

Parénquima en empalizada solo en la cara abaxial, como en *Parastrephia lepidophylla* y *Werneria papposa*, debido a la posición de la hoja apretada contra el tallo.

Parénquima lagunoso compacto.

Gran desarrollo del esclerénquima, como en numerosas especies de gramíneas: *Festuca orthophylla*, *Deyeuxia cabreræ*, etc., en *Chuquiraga atacamensis*, y otras.

Hojas crasas, con parénquima acuífero: *Calycera crenata*, *Senecio amphibolus*, etc.

## BIBLIOGRAFÍA

- CABRERA, A. L.: Latin America. En: Plant Ecology, Reviews of Research: UNESCO, Paris 1955, 77—113.
- CABRERA, A. L.: La vegetación de la Puna Argentina. Rev. Invest. Agric. Bs. Aires. 11, 4, 1957, 317—412.
- CAIN, S. A.: Life-forms and Phytoclimate. Bot. Rev. 16, 1950, 1—32.
- CARDENAS, M.: Un viaje botánico por el sur de Bolivia. Rev. Agric. Cochabamba, 12, 9, 1953, 3—19.
- CRESPO, J. A.: Datos referidos a la fauna del altiplano jujeño. Rev. Argent. Zoogeogr. 1, 1, 1941, 17—25.
- CZAJKA, W. u. F. VERVOORST: Die naturräumliche Gliederung Nordwestargentiniens. Peterm. Geogr. Mitt. 1956, 2, 89—102 u. 3, 196—208.
- DAUBENMIRE, R. F.: Plants and environment. A textbook of plant autoecology. New York 1947.
- DAUBENMIRE, R.: Alpine timberlines in the Americas and their interpretation. Buttler Univ. Bot. Stud. 11, 1954, 119—136.
- ESPINOSA, R.: Oekologische Studien über Kordillerenpflanzen (morphologisch und anatomisch dargestellt). Bot. Jahrb. 65, 1932, 120—211.
- IEBRIG, K.: Ein Beitrag zur Pflanzengeographie Boliviens. Pflanzengeographische Skizze auf Grund einer Forschungsreise im andinen Süden Boliviens. Bot. Jahrb. 45, 1910, 1—68.
- FRENGUELLI, J.: Acerca del origen de los salares de la región de los desiertos de la Puna de Atacama. Anal. Soc. Est. Geogr. GAEA, 3 (1), 1928, 167—186.
- FRIES, R. E.: Zur Kenntnis der alpinen Flora im nördlichen Argentinien. Nova Acta Reg. Societatis Scientiarum Upsaliensis, Ser. 4, 1, 1, 1905, 1—205.
- GOODSPEED, TH. and H. E. STORK: The University of California Botanical Garden Expeditions to the Andes (1935—1952). With observations on the Phytogeography of Peru. Univ. Calif. Publ. Bot. 28, 3, 1955, 79—142.
- HANN, J.: Zum Klima der Hochländer von Peru und Bolivien. Peterm. Geogr. Mitteil. 12, 1903, 280—282.
- HANN, J.: Zum Klima von Peru. Meteor. Zeitschr. 6, 1907, 270—279.
- HAUMAN, L.: La végétation des Hautes Cordilleres de Mendoza. Anal. Soc. Cient. Argentina, 86, 1918, 121—188 y 225—348.



- HAURI, H. und C. SCHROETER: Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. Bot. Jahrb. 50 (Suppl.), 1914, 618—656.
- HEDBERG, O.: Features of Afroalpine plant ecology. Acta Phytogeogr. Suecica, 49, 1964, 1—144.
- HERZOG, TH.: Die Pflanzenwelt der bolivischen Anden und ihres östlichen Vorlandes. En: Engler und Drude, Die Vegetation der Erde, 15, 1923, 1—259.
- HIRSCH, G.: Zur Klimatologie und Transpiration an Vegetationsgrenzen. Beitr. Biol. d. Pflanzen, 33, 1957, 371—422.
- HODGE, W. H.: Cushion plants of the Peruvian puna. Journ. N. Y. Bot. Gard. 47, 1946, 133—141.
- HUNZIKER, J. H.: Las comunidades vegetales de la cordillera de La Rioja. Rev. Invest. Agric. Buenos Aires, 6, 2, 1952, 167—196.
- KOFORD, C. B.: The Vicuña and the Puna. Ecological Monographs, 27, 1957, 153—219.
- KNOCH, K.: Klimakunde von Südamerika. Berlin 1930.
- PEARSON, O. P.: Mammals in the highlands of southern Peru. Bull. Mus. Compar. Zoology, Harvard College, 106, 3, 1951, 117—174.
- RAUH, W.: Der polsterförmige Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. Nova Acta Leopoldina, 7, 49, 1939, 267—508.
- RAUNKIAER, C.: Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien. Kobenhavn 1907.
- RUIZ LEAL, A. y ROIG, F. A.: Observaciones del efecto de la nieve sobre las plantas en el arroyo Nield y valle del Atuel (Mendoza). Rev. Fac. Cienc. Agrarias, Mendoza, 5, 1, 1955, 1—23.
- SCHIMPER, A. F. W.: Plant Geography on a physiological basis. Translated by W. R. Fisher. Oxford 1903.
- SECKT, H.: Contribución al conocimiento de la vegetación del Noroeste de la República Argentina (Valles de Calchaquí y Puna de Atacama). Anal. Soc. Cient. Argentina, 74, 1912, 185—225.
- SECKT, H.: Vegetationsverhältnisse des nordwestlichen Teiles der Argentinischen Republik (Calchaquitaler und Puna de Atacama). Peterm. Mitteil. 60, 1914, 84—85, 265—271 u. 218—322.
- SCHMIEDER, O.: The east Bolivian Andes, south of the Rio Grande or Guapay. Univ. Calif. Publ. in Geogr. 2, 5, 1926, 85—210.
- TROLL, C.: Die zentralen Anden. Ztschr. Ges. Erdkunde. Berlin Sd.-bd. 1928, 92—118.
- TROLL, C.: Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rüb. Zürich 1948, 46—83.
- TROLL, C.: Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. Bonner Geogr. Abhandl. 25, 1959, 1—93.
- TROLL, C.: The relationship between the climates, ecology and plant geography of the southern cold temperate zone and the tropical high mountains. Proc. Roy. Soc. Ser. B. 152, 949, 1960, 529—532.
- VARGAS, C.: Formaciones vegetales del Departamento de Arequipa (Ensayo fitogeográfico). Rev. Universitaria 79. Cuzco 1940, 10—25.
- VERVOORST, F.: Resultados de un viaje a la cuenca de la Laguna Verde (Tinogasta, Catamarca). III. Observaciones sobre la vegetación entre Tinogasta y la cuenca. Actas de la XV Semana de Geografía. 1951, 61—67.
- WALTER, H.: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Band I. Die tropischen und subtropischen Zonen. 2. Auflage. Jena 1964.
- WEBERBAUER, A.: Anatomische und biologische Studien über die Vegetation der Hochanden Perus. Bot. Jhb. 37, 1905, 60—94.
- WEBERBAUER, A.: Weitere Mitteilungen über Klima und Vegetation der Hochandenregion Perus. Bot. Jhb. 39, 1906, 449—461.
- WEBERBAUER, A.: Grundzüge von Klima und Pflanzenverteilung in den peruanischen Anden. Peterm. Geogr. Mitteil. 52, 5, 1906, 109—114.
- WEBERBAUER, A.: Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden in ihren Grundzügen dargestellt. En Engler und Drude, Vegetation der Erde, 12, 1911, 1—355.
- WEBERBAUER, A.: Pflanzengeographische Studien im südlichen Peru. Bot. Jahrb. 48 (Beibl. 107), 1912, 27—46.

- WEBERBAUER, A.: Die Vegetationskarte der peruanischen Anden zwischen 5° und 17° S. Peterm. Geogr. Mitteil. 68, 1922, 89—91 u. 120—122.
- WEBERBAUER, A.: Mapa fitogeográfico de los Andes peruanos. Lima 1923.
- WEBERBAUER, A.: Untersuchungen über die Temperaturverhältnisse des Bodens im hochandinen Gebiet Perus und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben. Bot. Jhb. 63, 1930, 330—349.
- WEBERBAUER, A.: Über die Polsterpflanze *Pycnophyllum aristatum* und die Polsterpflanzen im allgemeinen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 49, 1931, 29—34.
- WEBERBAUER, A.: El mundo vegetal de los Andes peruanos. Lima 1945.
- WEDDELL, H. A.: Voyage dans le Sud de la Bolivie. Paris 1851.
- World Weather Records 1941—1950. Washington 1959.

## SUMMARY

### Plant ecology of the "Puna"

The "Puna" region ranges through West South America, between the Andes Cordillera and the East Cordillera, from the 15° to the 27° S approximately. It is a region of very complex geology, slowly risen during all the Tertiary due to pressure done by the Andine folding. The erosion and the deposition have originated very large peneplains separate by mountain ranges ("bolsones"). The altitude of these peneplains ranges between 3400 and 4000 meters, while the tops of the mountains are frequently over the 5000 meters. The hydrography of this region is usually centripetal, forming frequently lakes or salt deserts. Only few rivers reach the Pilcomayo basin.

The climate of the "Puna" is dry and cold, with rains exclusively in summer. The precipitation decreases from the north to the south and from the east to the west, from about 500 annual millimeters in La Paz, to 300 mm in La Quiaca, 100 mm in San Antonio de los Cobres, and nearly zero millimeters at the SW end of the region. In general terms it is possible to differentiate two big zones: the highlands of Perú and Bolivia, and the Puna of Jujuy, which are more humid, with summer rains, lakes and a human population working in agriculture and cattle raising; and the austral portion, or "Puna de Atacama", almost without rain, with large salt deserts, without agriculture nor cattle raising, being the population reduced to small groups near the railway stations and mine camps.

The fauna of this region is characterized for a native chamelid, the "vicuña" which forms big flocks. There are also the "guanaco", the "puma", the fox and a lot of rodents. Between the birds are common the "condor" and the "flamenco". The most characteristic domestic animals are the "llama" and the "alpaca".

From the phytogeographic point of view, the Puna vegetation belongs to the Andine Dominion, and it is possible to distinguish two Provinces:

I) **Puna Province**, which ranges through the plains and low slopes of the mountains, between 3400 and 4300 meters of altitude. It is characterized by the dominance of nanophanerophytes near 1 m tall, being the most important families the Compositae, Solanaceae and Verbenaceae. The most frequent communities are:

1) *Fabiana densa* + *Psila boliviensis* + *Adesmia horridiuscula* Association, with faciations of *Tetraglochin cristatus*, of *Acantholippia hastulata*, etc. In some places there are woods of *Polylepis tomentella*, a tree Rosaceae, locally known as "queñoa". These woodlands climb up until 4000 meters over the sea level, largely above the regional timberline. There can appear also societies of *Prosopis ferox* ("churqui") or *Trichocereus pasacana* ("cardón"), which climb up from the "Prepuna" canyons.

2) *Psila boliviensis* Consociation, with societies of *Oreocereus celsianus*. Moreover there are a lot of edaphic communities, as the grasslands of *Pennisetum chilense* on sandy moist soils, and the "tolares" of *Parastrephia lepidophylla* and *Parastrephia phyllicaeformis*, on soils with water layer near the surface.

II) **High-Andine Province**. It is over the 4300 meters of altitude, reaching to more than 5000 meters. It is characterized by the dominance of xerophyllous caespitose grasses of the genera *Festuca*, *Deyeuxia*, *Stipa* and *Poa*, forming a very open steppe. More-

over there are numerous chamephytes pulvinate or forming plates over the soil surface.

Characteristic communities are:

- 1) *Festuca orthophylla* + *Festuca chrysophylla* + *Poa gymnantha* Association;
- 2) *Deyeuxia cabreræ* Consociation;
- 3) *Stipa hieronymusii* Consociation, etc.

Among the edaphic communities are very conspicuous the following:

*Oxychloe andina* + *Carex incurva* + *Scirpus atacamensis* + *Deyeuxia* sps. Asocies;

*Distichia muscoides* + *Scirpus atacamensis* Asocies and others.

The life-forms of plants in the Puna include only two Micropanerophytes, numerous Nanophanerophytes, numerous Chamephytes (mainly Pulvinate and plate Chamephytes), a lot of Hemicryptophytes, mainly graminiforms; few Helophytes and Hydrophytes; some Epiphytes and Succulents; numerous Geophytes and few Therophytes.

From the ecological point of view, most of the Puna plants show adaptations to the protection against the dryness and the herbivorous. There are also competence to attract the pollinizers. The main adaptations are the following:

Morphological adaptations: unproportioned development of the underground organs; stem reduction; acauly; pulvinate or plate forms; leaves reduction; spinescence; aphyllous plants. Copious and continuous flowering during the favorable season; large and showy flowers. Essences.

Anatomical adaptations: very thick cuticle; stomatic crypts; hair coats. Reduction of the parenchyma and great development of the sclerenchyma. Water parenchyma. Chlorophyll in the stem.

## DISCUSSION

LÖFFLER: If I did understand you properly, you said that the fauna of the Puna is very well known. I should say that this may be true to a certain extent perhaps for vertebrates, however, very little is known so far about invertebrates.

CABRERA: Mi referencia a que la fauna de la Puna es bien conocida se refiere a los animales grandes solamente. Es indudable que la fauna de invertebrados es todavía poco estudiada.

VAN DER HAMMEN: Hay alguna indicación sobre la edad de las terrazas de agricultura en la Puna desértica? Hasta que punto llega la influencia humana y de los mamíferos grandes sobre la vegetación y los suelos?

CABRERA: No se han hecho estudios personales sobre estas terrazas de cultivo sino sólo observaciones al paso; pero su presencia en una región donde la agricultura actual se limita exclusivamente al fondo de las quebradas es muy sugestiva.

## LOS PERFILES VEGETALES DE LAS CORDILLERAS ENTRE ALASKA Y TIERRA DEL FUEGO

WILLI CZAJKA

Los dos perfiles vegetales longitudinales, que se presentan, abarcan una longitud total de 17 000 kilómetros. Se extienden desde Alaska hasta Tierra del Fuego. El curso total de esta extensión viene indicado por la línea media entre los dos perfiles (fig. 1, Supl. II). Esta línea muestra, como puede verse, diversos acodamientos. El perfil occidental a lo largo del océano Pacífico abarca las zonas marginales de las cordilleras en una amplitud de 30 a 40 kilómetros; el perfil oriental por el lado interior del cuerpo montañoso abarca, por su parte, hasta los 100 kilómetros. El espacio interior de las cordilleras no ha sido, por tanto, reproducido. Sin embargo han sido bosquejados 23 perfiles transversales, por medio de los cuales es posible reconocer la distribución de la vegetación en este espacio interior; estos perfiles transversales no serán tratados aquí por carecer de tiempo. Además, hay que mencionar que VERVOORST y el autor ya en el año 1956 publicaron 14 perfiles vegetales transversales, trazados por el Noroeste de la Argentina<sup>1)</sup>.

Tema de esta comunicación no va ser la combinación de la vegetación en los escalones o sean pisos altitudinales, es decir no van a enumerarse detalladamente las comunidades vegetales, ni a describirlas; tampoco va a fundamentarse el modo de su agrupación científica. Aquí han sido únicamente compilados los resultados de diversas y valiosas investigaciones realizadas sobre el terreno por diversos autores<sup>2)</sup>, para poder abarcar de una ojeada la distribución de las distintas zonas, y comparar, al mismo tiempo, el lado oriental y el occidental de las cordilleras y los hemisferios norte y sur. En total ha sido constreñido a 60 el número de comunidades vegetales o sean formaciones tenido en cuenta para el diseño de ambos perfiles longitudinales (véase la lista agregada de las comunidades vegetales).

Los perfiles deben servir ante todo como medio de conocimiento científico. La forma intuitiva de los perfiles contribuye a facilitar la comprensión de la ordenación espacial de los escalones vegetales. De acuerdo con las investigaciones realizadas sobre el terreno, cuyos resultados han sido divulgados en la literatura de esta especialidad, y por medio del diseño de los perfiles ha sido confeccionado un modelo de estudio (véase la lámina con el trazado de los perfiles). Sin este modelo no pueden ser captadas simultáneamente las múltiples relaciones espaciales en todas direcciones. Sólo después de haber agotado todas las posibilidades de comparación espacial en cada una de las direcciones es posible elevarse a un conocimiento general de las relaciones geo-ecológicas.

TROLL realizó por primera vez en 1948 un boceto general de los pisos altitudinales de vegetación en forma total entre ambas zonas polares<sup>3)</sup>. SCHMITHÜSEN suministró en 1957 un perfil de los pisos altitudinales de vegetación en Chile<sup>4)</sup> que ha sido adoptado en la parte sur del perfil longitudinal occidental.

En el sur de Chile se elevan los escalones altitudinales de vegetación con bosques húmedos de la Patagonia occidental desde el mismo océano hasta las alturas (las unidades vegetales N<sup>os</sup> 57, 58, 59, 60, y 35 de los perfiles). También en dirección norte se elevan estos bosques húmedos a más altura, pero disminuyen

un poco ya al llegar sobre la zona de vegetación subtropical de fronda dura de Chile central (Nº 56). Por la parte del este, en la región argentina, se extiende la estepa hasta el mismo pie de la cordillera (Nº 37).

La zona seca oriental premontañosa se extiende sobre las montañas hacia el oeste, ocupa en el norte parte del altiplano de la Puna, y llega finalmente hasta el desierto costero del norte de Chile, y de El Perú, extendiéndose por el norte hasta unos 4 grados de latitud sur (Nºs 37, 26, 27, 53, 54). Esta zona seca continua longitudinal es en sus diversos sectores explicable, como vamos a ver, por distintas causas. En la Patagonia oriental es una zona de sotavento, sin lluvias; en la región pre-andina de Mendoza se extinguen los aguaceros a una altura de varios miles de metros; en el altiplano de la Puna se explica la sequía como consecuencia de una circulación atmosférica regional propia en sentido anticiclónico; por último, la zona del litoral del océano Pacífico cae ya dentro de la zona original de los vientos alisios que soplan del continente al mar.

Muy diferenciada es la distribución y ordenación de los escalones altitudinales de vegetación en el declive oriental de los Andes en la región noroeste de Argentina. En primer lugar prolonga la vegetación de espinal y de monte (Nºs 27, 32), desarrollada en parte como vegetación de sierra (Nº 26), la zona seca de los terrenos que se extienden al pie de las montañas de Mendoza en el declive oriental de los Andes todavía hacia el norte; luego comienzan en quebradas las últimas estribaciones meridionales del bosque subtropical periódicamente húmedo (Nºs 28, 29, 30), y finalmente sube este bosque húmedo hasta unos 2 300 metros, ascendiendo sobre tres clases de escalones, formados de bosques de laurel, mirtáceas y alisos, y ocupando la parte inferior del declive oriental. Estos bosques pasan a ser en la dirección al ecuador bosques tropicales siempre húmedos (Nºs 17, 18). El límite del arbolado se halla en las regiones subtropicales con los *Polylepis* esencialmente más alto que la línea límite cerrada de los bosques.

En el lado occidental comienzan los bosques tropicales siempre vivos y húmedos solamente a poca distancia del ecuador a causa de la zona costera peruana de sequedad. En lo esencial se corresponden en estas latitudes los escalones altitudinales de vegetación de ambos lados de las cordilleras, mientras que la región montañosa central se diferencia de estas zonas marginales de los Andes. La zona montañosa central posee una zonificación propia de la vegetación, especialmente en la parte sur. Aquí, en la zona montañosa alta, son lado este y lado oeste de nuevo distintos. El desierto, en sentido más estricto, avanza en la región montañosa hacia el oeste, mientras que la parte este es más húmeda. Estos hechos no pueden verse en los perfiles longitudinales los cuales muestran solamente las partes marginales de los Andes y los perfiles transversales no se consideran en este trabajo en conjunto con los trazados correspondientes. Digno de mención es el hecho de que las formaciones ecuatoriales del lado occidental sobre los desiertos de la costa avancen en dirección del polo, en parte en forma de estrechas bandas o en forma de pisos discontinuos (Nº 51). Estas formaciones siguen en su elevación la curva de las zonas áridas.

La zona orográficamente muy baja de Centroamérica no posee la serie completa de escalones vegetales. Pero luego en las montañas mejicanas sobre las formaciones de vegetación tropical comienzan los escalones de coníferas, cuya zona de extensión, sin tener en cuenta ahora sus especies en detalle, se prolonga hasta las Montañas Rocosas de Norteamérica en dirección hacia el polo (Nºs 3, 12, 14). Allí

alcanza la línea límite de los bosques, en contraste con el hemisferio sur, los 4 800 metros de altura.

Hacia el este se transforman los bosques de coníferas subalpinos (Nº 3) a través del bosque seco de coníferas montano (Nº 4) en la estepa seca de gramíneas en the Great Plains (Nº 7). Por el lado del océano Pacífico en contraste con estas zonas observamos en semejante latitud los bosques húmedos del litoral pacífico (Nºs 40, 41). De otro modo a como ocurre en el hemisferio sur, es decir en la zona media de Chile, no parecen alcanzar aquí ni la vegetación de fronda dura (Nº 43), ni los Redwoods (Nº 45) la región próxima al océano. Por debajo de esta zona de fronda dura encontramos aquí más bien una estepa semi-arbustosa subtropical de *Artemisia* (Nº 46).

En latitudes más elevadas del hemisferio norte llega la tundra pobre en árboles hasta los 1 000 metros de altura (Nº 38), mientras que por el lado oriental encontramos el bosque boreal de coníferas (Nº 5) y, por último, más al norte la tundra boscosa (Nº 2).

Esta descripción hace patente algunos hechos relativos a la difusión, respectivamente, a la ordenación según escalones altitudinales. Aquí han sido comparadas la parte este y la oeste, y, también, el hemisferio norte y el hemisferio sur. Los detalles en la distribución no han podido ser considerados en esta breve descripción. Ya al comienzo se recalcó que no iba a ser objeto de esta comunicación ni la distribución de la flora, ni la composición de las formaciones. Tampoco la discusión geo-ecológica del problema ha sido apenas mencionada. Se ha concedido más valor a la caracterización de la distribución de los escalones altitudinales de vegetación por medio de algunos ejemplos. Se trata de hacer patente la idea central de que, los perfiles longitudinales han de permitir reconocer simultáneamente la distribución real, para que en su índole de modelos fijen aquello que, a su vez, ha de servir a la investigación como medio de conocimiento. Por lo demás permiten los perfiles reconocer donde han de reanudarse las investigaciones para lograr una especificación todavía mejor y más detallada de los escalones altitudinales.

La investigación de las correlaciones geo-ecológicas constituye todavía un vasto campo de trabajo. El trazado de los perfiles representa un estadio intermedio entre los estudios realizados sobre el terreno y el análisis de las relaciones de interferencia de los factores geo-ecológicas. A continuación y en relación con lo anteriormente dicho van a ser indicados algunos problemas generales:

1) Los escalones altitudinales de vegetación no son equiparable con los paisajes naturales. Son más bien zonas de transición de índole especial dentro de grandes regiones determinadas físico-geográficamente.

2) En relación con la discusión de las conexiones de tipo ecológico surge la cuestión de, en qué latitud geográfica se hallaría un espacio favorable desde el punto de vista del conocimiento, para comenzar con la exposición de los resultados ecológicos. En la breve descripción aquí realizada se ha procedido de sur a norte. Parece más indicado, sin embargo, comenzar la investigación con las zonas secas. En ellas forman las curvas delimitadas de los escalones altitudinales, en el curso total de los perfiles naturales de vegetación, dos puntos culminantes. Las zonas secas se extienden hasta las cumbres más elevadas. Pero no sólo se elevan estas zonas en ambos hemisferios a una latitud de 30 grados norte

y sur, sino que también las zonas próximas del cinturón de vegetación se elevan de los trópicos hacia los polos, especialmente en el hemisferio sur.

3) Especial interés merecen los altiplanos, la altiplanicie de la Puna y los Bassins norteamericanos, ya que pueden por medio de efectos de masa dar lugar a climas especiales regionales dentro de su sector. En la altura surge una segunda región de arranque de climas especiales con todas las repercusiones para la ecología paisajística.

4) Un problema especial lo constituyen los efectos de vecindad de los distintos escalones. Estos escalones están, en parte, no sólo en la simple relación de sucesión, sino que parecen competir unos con otros, eliminandose a veces los unos a los otros.

5) Los perfiles ofrecen las mejores posibilidades para el estudio de las distribuciones asimétricas de la vegetación, comparando el hemisferio norte con el sur, y además el lado este y el oeste del cuerpo montañoso. Lado este y lado oeste dependen de hecho en sus características geo-ecológicas de la asimetría climática y orográfica de los hemisferios.

6) Por último queda por discutir la cuestión general de la cartografía, en su sentido más amplio, de cómo puede ser fomentada desde el punto de vista conceptual y gráfico el bosquejo de modelos geo-ecológicos de tal extensión, para poder utilizar la ordenación de las unidades en cualquier modelo como fundamento objetivo de la investigación.

#### ANOTACIONES

- 1) CZAJKA, W. - VERVOORST, F., Die naturräumliche Gliederung Nordwest-Argentinens. En: Petermanns Geographische Mitteilungen 100, 1956, pp. 89—102 y 196—208; (Título del trabajo en español: La desmembración espacial natural del Noroeste de la Argentina).
- 2) Entre la bibliografía numerosa se citan los siguientes autores: H. ASCHMANN, W. R. BARBOUR, O. BERNINGER, British Columbia Atlas of Resources, J. BROGGI, A. L. CABRERA, J. D. CHAPMAN, J. CUATRECASAS, L. DIELS, H. ELLENBERG, HALLIDAY, J. W. HARSHBERGER, K. HELBIG, TH. HERZOG, C. J. HEUSSER, H. C. HOUSEN, K. HUECK, E. HUBACH, J. A. JOSÉ jr., R. KNAPP, H. W. KOEPKE, A. W. KÜCHLER, W. LAUER, F. LEIBERG, A. ST. LEOPOLD, M. MARTINEZ, F. MIRANDA, H. RAUP, P. A. RYDBERG, E. M. SANDERA, G. SANDNER, A. W. SCHIMPER - F. v. FABER, J. SCHMITHÜSEN, H. J. SHANTZ, F. SHREVE, M. A. SOLLIS, C. TROLL, F. VERDOORN, F. VERVOORST, F. B. WATTS, J. E. WEAVER, A. WEBERBAUER, J. WECK, Weltforstatlas (Atlas mundial forestal), H. WILHELMY.
- 3) TROLL, C., Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel. — En: Ber. Geobotan. Forschungsinst. Rübel, Zürich f. 1947., 1948, 46—83; también en: Göttinger Geographische Abhandlungen 1, 1948, pp. 11—127 (véase fig. 3). — (Título del trabajo en español: La asimetría de las zonas y escalones vegetales sobre los hemisferios Norte y Sur.)
- 4) SCHMITHÜSEN, J., Probleme der Vegetationsgeographie. — En: Deutscher Geographentag Würzburg 1957, Tagungsbericht und Wissenschaftliche Abhandlungen. Wiesbaden 1958, pp. 72—84, fig. 2. — (Título del trabajo en español: Problemas de la geografía vegetal.)
- 5) Agradesco la colaboración en compilación y trazo de los perfiles de la lámina agregada a los señores KLIMEK y KLUGE.

## SUMMARY

### The Profiles of Vegetation of the Mountains between Alaska and Tierra del Fuego

The two longitudinal profiles of the altitudinal belts of vegetation, here presented, extend between Alaska and Tierra del Fuego over a distance of 17 000 km, and they are the attempt to unite the results of the field-work of many authors in a single general representation.

This synoptical representation shows the formations of vegetation of a very spacious region directly to the spectator in one single diagram. In nature itself the scientist cannot analyse this total grouping from a single position.

Not only is a presentation of classification completely discernible, but most of all the spacial distribution of units as given on the globe by nature. In this way there results a study-model for the entire three-dimensional system of altitudinal belts of vegetation, which exist in different geographical latitudes under the influences of climatic zones and their modifications through altitude.

The twofold representation of the profiles as well of the Pacific as of the inner-continental side of the mountain-ranges of both continents enables the direct comparison of the southern and northern hemisphere on the one hand and of the eastern and western slope of the Cordillera on the other.

The distributional pattern of the altitudinal belts of vegetation, as presented in the model, that originates through the effects of climate, relief and deducted locational conditions and also the floristic facts, permits through "secondary observation" to comprehend synoptically the geo-ecological problems of a vast area of the globe, which otherwise is not perceptual.

The drawn profiles take the place of the natural distribution of the zones of vegetation and their altitudinal belts, which otherwise are not directly discernible for thousands of kilometers. The three-dimensional representation becomes a means of perception for the geo-ecological conception of space in mapscale of the middle and smaller order.

Much work will still be required for the finding and intensification of such knowledge.

The present short publication only offers some aspects for the continuation of these studies. It presents the profiles in a very reduced scale. The original demonstrated at the symposium, has a length of 6,24 meters. The list gives a survey of the sixty different altitudinal belts of vegetation. The Spanish text discusses some details of the spatial distribution over the globe of those listed.



# CERTAIN ASPECTS OF THE THREE-DIMENSIONAL DISTRIBUTION OF CLIMATE AND VEGETATION BELTS IN THE MOUNTAINS OF CENTRAL AMERICA AND SOUTHERN MEXICO

STEFAN HASTENRATH

One of the most impressive phenomena in the mountain areas of the tropics is the belt-like altitudinal distribution of climate and plant life. Throughout the tropical Americas, the terms *tierra caliente*, *tierra templada*, and *tierra fría* have been in common use since colonial times. There are of course regional differences in the vegetation, and altitudinal transitions are gradual; however, by and large equivalent altitudinal belts are designated by these terms, in the various parts of the tropical Americas. The altitudinal belts display large-scale variations, which are largely determined by the temperature conditions. Mean annual temperature at sea level varies comparatively little throughout the tropics. Within the tropical belt, the temperature decrease from the equator polewards may at most be of the order of  $0.2^{\circ}\text{C}$  per degree of latitude. With a vertical lapse rate of  $0.5^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ , this would correspond to a drop of isothermal surfaces poleward by 100 m per 2.5 degrees of latitude. The mere latitudinal variation of the height of isothermal surfaces within the tropical belt is in fact relatively small. We will see in the following that elevated heating surfaces, such as high mountains or extended high plateaus, exert a considerably larger effect on the temperature field of the free atmosphere.

## *The effect of extended mountain masses on the temperature field*

An extensive body of radiosonde data from Mexico and the Caribbean area has accumulated during the past decade (U. S. Weather Bureau, 1952—62). Fig. 1. represents a mean aerological cross-section across the Mexican Meseta, along approximately  $20^{\circ}\text{N}$ . This schematic transect is based on ten years of aerological soundings. The elevated heating and evaporating surfaces of the Mexican Meseta display a pronounced effect: temperatures over the Mexican Meseta are higher than in the free atmosphere over the Pacific and the Gulf coasts, up to almost the 6,000 m level, and dew points are excessively high still at about 7,000 m. Even as compared to island stations as far south as San Andrés/Colombia ( $12^{\circ} 30' \text{N}$ ) in the Caribbean Sea, temperatures and dew points over the Mexican Meseta are found to be excessively high up to above 5,000 m.

The mean annual temperature at 3,150 m (700 mb level) over Tacubaya on the Mexican Meseta exceeds by about  $3^{\circ}\text{C}$  that over Veracruz on the Gulf coast, only 320 km apart. As compared to the island of San Andrés, more than 7 degrees of latitude farther south, we still find an excess of more than  $2^{\circ}\text{C}$ .

This temperature excess of  $3^{\circ}\text{C}$  as caused by the heating effect of elevated mountain masses, is equivalent to a rise of isothermal surfaces by about 600 m. This is then a considerable amount, as compared to the poleward drop of isothermal surfaces resulting from the mere latitudinal effect. As yet, there are no radiosonde stations on the Central American mainland. As to the effect of elevated

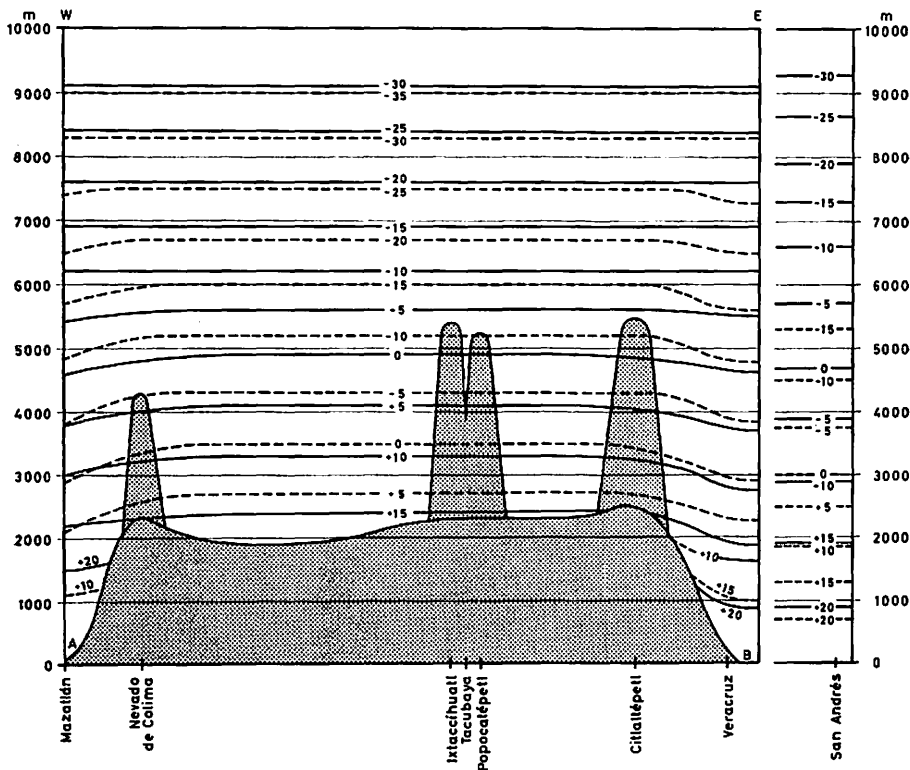


Fig. 1. Distribution of the annual means of temperature (—) and dew point (---) in °C, in a schematic transect across the Mexican Meseta, along 20° N. For comparison SA = San Andrés/Colombia (12°30' N, 81°40' W).

mountain masses on the temperature field of the free atmosphere, however, the results obtained from the aerological soundings in Mexico certainly indicate the right order of magnitude. A rise of isothermal surfaces due to the effect of elevated mountain masses must not necessarily be expected for all climates. Reference is made to a study by TOLLNER (1949) on the rise of altitudinal limits of vegetation towards the interior of the Eastern Alps, and its possible causes. TOLLNER found the mountain stations to have on the average lower temperatures than the free atmosphere outside the Alpine area. Apart from the radiation balance, dynamic effects of the air flow over the mountain are suggested as possible causes. This clearly should be of minor importance for extended high plateaus. In tropical latitudes, the radiation balance of the earth's surface is strongly positive throughout the year. The sensible and latent heat transfer accounts for a heating of the free atmosphere over elevated mountain masses or extended high plateaus. This mechanism has recently been discussed by GUTMAN and SCHWERDTFEGER (1965) for the Bolivian Altiplano. A pronounced effect is borne out by the available aerological data for the Mexican Meseta (see fig. 1).

On the basis of the available topographic maps (HASTENRATH, 1963) an attempt was made to estimate the mean elevation for squares of 10' by 10', with the aim of a more generalized representation (see fig. 2). The most important mountain area in southern Central America is the Cordillera de Talamanca of Costa Rica, with its extensions into Panama. Several peaks in this mountain range reach up to more than 3,500 m. However, important enough for our later discussion, there are only small surfaces with a great mean elevation. The mean elevation decreases in the coastal strips and also northward into the Nicaragua depression. Proceeding further northward on the Central American Isthmus, the mean elevation gradually increases through El Salvador and Honduras, and then much more abruptly in the Guatemalan Highlands. The Isthmus of Tehuantepec in southern Mexico is another area with relatively low terrain. By far the largest mean elevations are finally reached in the Mexican Meseta.

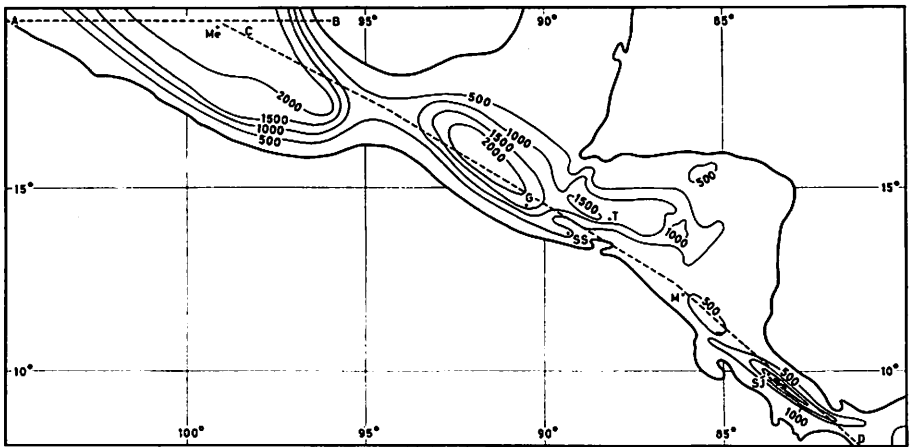


Fig. 2. Schematic representation of mean elevations in Central America and southern Mexico. SJ = San José/Costa Rica, M = Managua/Nicaragua, T = Tegucigalpa/Honduras, SS = San Salvador/El Salvador, G = Guatemala/City, Me = Mexico City. A — B, C — D: approximate position of cross-sections in fig. 1 and 4.

It can be inferred that the temperatures of the free atmosphere over southern Central America are largely unaffected by the heating effect of mountain masses. Extensive coastal plains and the Nicaragua depression make up large part of the area. It must also be kept in mind that the Cordillera de Talamanca offers only small surfaces with a great mean elevation. Proceeding northward, a sizeable heating effect must be taken into account for the free atmosphere over the Guatemalan Highlands. The most pronounced heating certainly takes place over the Mexican Meseta. This review for the Central American and Mexican area indicates that the heating effect of the extended mountain masses acts in a sense opposite to the equator-poleward drop of isothermal surfaces, as resulting from the mere latitudinal effect. Certain characteristics in the behaviour of vegetational and climato-geomorphic belts appear to be related to this pattern.

### *Characteristic features of altitudinal vegetation belts*

Plant distribution in Central America cannot be understood merely on the basis of the climatic and edaphic environment; rather, the floristic history appears to have played a decisive role. The distribution limit of many plants in southern Nicaragua is a striking example (see WEBER, 1958). This happens to be also a limit in the distribution of pines. They are not found south of the Nicaragua depression, although mountains in Costa Rica and northern Panama rise to conspicuous elevations. An explanation is suggested from the geologic history. The Nicaragua depression was marine until the miocene, and it underwent an extensive transgression from the Pacific Ocean as late as the upper pliocene (WEYL, 1961). For the same genus there are occasional indications for a regional differentiation in the species. Differences in the ecological conditions may appear to play a role in this. In the following an attempt will be made to point out the relation between certain plant-geographic evidence, namely the behaviour of vegetation belts, and the climatic facts.

The vegetation of the tierra caliente displays marked contrasts between the areas with abundant precipitation on one hand, as for instance the Petén, the north coast of Honduras, or northeastern Nicaragua, and the more arid regions on the other, as parts of southeastern Guatemala and northwestern El Salvador, the interior basins of Honduras, or a zone stretching from eastern El Salvador through southern Honduras into northwestern Nicaragua. Differences in the orientation of slopes as well as edaphic effects play a certain role. These regional features have been fairly extensively treated in the literature (see for example HARSHBERGER, 1911; KOVAR, 1945; HOLDRIDGE, 1953; LÖTSCHERT, 1953, 1955; LAUER, 1954, 1956). However, within the tierra caliente there is a lack of a conspicuous vertical variation of the vegetation, which might be traced more or less coherently over larger areas.

Towards higher elevations, the vegetation of the tierra caliente gradually passes into the tierra templada with characteristic regional differences. An oak-pine forest is indicated as the natural vegetation of the tierra templada in large parts of Central America (LÖTSCHERT, 1955; LAUER, 1954, 1956; HARSHBERGER, 1911; KOVAR, 1945) and Mexico (TROLL, 1961). Interestingly enough, the oaks tend to remain at lower elevations, while towards higher elevations there is a gradual transition into a more or less pure pine forest. This belt-like arrangement is found from Nicaragua through El Salvador and Honduras into Guatemala, and also in Mexico. The oak belt appears to be strongly affected by human activity in some regions. In the dry interior basins of Honduras, the oaks form only a narrow fringe at the lower limit of the extended pine forest. This oak-pine transition takes place at varying elevations, and it can be traced fairly coherently over the greatest part of the Central American Isthmus and further into Mexico. The large-scale behavior of this oak-pine transition will then be of particular interest with regard to a possible climatic effect of extended mountain masses.

In the lowlands of the Mosquitia in northeastern Honduras and northeastern Nicaragua, pines are found at elevation below 500 m (HELBIG, 1957). In northwestern Nicaragua, the lower limit of pines appears to stay below 800 m. In El Salvador and in western and central Honduras, the oak-pine transition takes place above the 800 m level. A rise from the volcanoes of southern El Salvador

to the Central Cordillera and the interior of Honduras cannot be safely assessed. Proceeding from western El Salvador into the adjacent parts of Guatemala, the oak-pine transition gradually rises to 1,000 m, and then to 1,200 m. In those areas where the oak-pine transition has risen up to about 1,200 m, an interesting pattern develops: a belt of cypress begins to be intercalated below the extended pine forest. The lower limit of cypress lies roughly at about 1,200—1,300 m, its upper limit rises to about 1,800 m in central and western Guatemala. Towards higher elevations, the pine forest is found in a purer development. The altitudinal belt of cypress and the lower limit of pine remain at about the same elevations throughout the Pacific coastal range from Chiapas, through Guatemala, into western El Salvador, that is in an area with extended mountain masses. HOLDRIDGE (1953) suggested that the greater fire resistance plays an essential role in the distribution of cypress. Although this may in fact be the case, it should not principally change the altitudinal distribution of cypress. Differences between the Pacific slopes and the interior of the Guatemalan Highlands cannot be safely assessed. Proceeding from the Highlands towards the lower regions on the Atlantic side of Guatemala, the cypress belt gradually thins out, its upper limit dropping to lower elevations. The pine gradually goes down to elevations of less than 800 m. Cypress is found sporadically in the bordering cordillera between El Salvador and Honduras, although it does not form a continuous altitudinal belt. HELBIG (1956, 1957) reports cypress also from central Honduras. As to the conditions in the southern part of the Mexican Meseta, the transition from oaks to pines is found around the 2,000 m level. As becomes apparent from the above review, the lower limit of the coniferous forest can be traced coherently all over the Central American Isthmus into Mexico, and a remarkable agreement with the regional distribution of the mean elevation of mountain masses can be stated.

In our discussion of the altitudinal distribution of pines we have not yet considered any differences in the species. The distribution of the different species displays significant regional differentiations, and these will be briefly reviewed in the following.

The pine growing in the lowlands of northeastern Honduras and Nicaragua is *Pinus caribea* Morelet. It is also found in the lower parts on the Atlantic side of Guatemala and in Belize, and it is furthermore known from the islands of the Caribbean Sea (HOLDRIDGE et al., 1950; AGUILAR, 1953; BUDOWSKI, 1955; HELBIG, 1957). The pine belt extending from northwestern Nicaragua through El Salvador and the highlands of Honduras into Guatemala is essentially formed by *Pinus oocarpa* Schiede. In somewhat higher elevations (approximately 1,600—3,200 m) *Pinus pseudostrobus* Lindl. occurs. In El Salvador it has been found only in the bordering cordillera to the north, but it has a large distribution on the high plains of Honduras and in the Guatemalan Highlands (HOLDRIDGE et al., 1950; AGUILAR, 1953; BUDOWSKI, 1955; Helbig, 1956). *Pinus rudis* Endl. is limited to a few high regions in Guatemala. It occurs between 2,200 m and almost 4,000 m and forms the upper tree line (AGUILAR, 1953; BUDOWSKI, 1955). *Pinus montezumae* Lambert extends from Mexico into Guatemala, in elevations between 1,500 and 2,500 m. In the mountains of Mexico extended forests are made up of *Pinus pseudostrobus* Lindl., *P. montezumae* Lambert and *P. hartwegii* Lindl. (ENGLER and PRANTL, 1889).

The cypress in Central America is identified as *Cupressus benthami* Endl. by most authors (AGUILAR, 1953; LÖTSCHERT, 1955; HELBIG, 1956; BUDOWSKI, 1955). HOLDRIDGE (1953) however claims that this is an erroneous denomination for *Cupressus lusitanica* Miller.

The upper tree line in the Cordillera de Talamanca of Costa Rica is at about 3,100 m, formed by *Quercus costaricensis*. The climatic tree line is not reached in either Nicaragua, Honduras, or El Salvador, and tree limits on some recent volcanoes have edaphic origins. Volcanoes near Guatemala City have pine forests up to their peaks, with exception of some recently active volcanoes, such as Mt. Fuego and Mt. Acatenango. The upper tree line on Mt. Tajumulco (4,210 m) in western Guatemala, was determined at about 3,800—3,900 m, on the Mexican Meseta it lies at about 4,000 m. Thus the upper tree line displays a behavior analogous to the distribution of the coniferous forest; it is directed inverse to an equator-poleward drop of isothermal surfaces.

The rise of the upper tree line, as well as that of the pleistocene snow line which we will reconstruct later, are of the same order as that of the isothermal surfaces as estimated above from the effect of elevated mountain masses. However, floristic differences presumably play a decisive role for the elevation of the tree line. Precipitation on the Isthmus decreases roughly south-northward, and precipitation should also influence the elevation of the snow line, apart from the thermal conditions. Precipitation appears to be also an essential factor in the regional distribution of cypress.

There are of course regional differences in cultivated crops, but a variation in its altitudinal limits can hardly be assessed, since adaptation yielded by different strains is an important factor. There appears to be, though, a difference in the upper limit of coffee cultivation between Central America (1,500—1,800 m) and Mexico (2,000 m) which might have climatological significance.

#### *Recent and fossil geomorphic phenomena and their climatic implications*

In the Guatemalan Highlands and in the Mexican mountains, turf exfoliations can generally be observed during the cold season, from about the 3,000 m level upward. This in fact happens to be the elevation in which the night-time minimum temperatures are expected to drop below freezing fairly frequently during the winter season. No recent solifluidal phenomena were found, neither in the Cordillera de Talamanca of Costa Rica (elevations reached were about 3,500 m), nor on the volcanoes of Guatemala. On ascending Mt. Tajumulco (4,210 m) in western Guatemala, no definite turf garlands or earth sortings were observed. From about the 4,000 m level upward, a circle-shaped growth of plants was found (see fig. 3). While the causes for this form of the plant growth are not quite clear, it is pointed out that the author has observed the same phenomenon in other high mountains of the tropics and subtropics, namely in the High Atlas of Morocco at about 3,000 m, and on the Peruvian Altiplano at about 4,000 m. Bound solifluction, such as turf garlands, were found on Mt. Popocatepetl on the Mexican Meseta down to an elevation of about 4,100 m. The recent snow line on the volcanoes of the Mexican Meseta lies at about 4,900 m, mountains on the Central American Isthmus do not reach the recent snow line.



Fig. 3. Circle-shaped plant growth on Mt. Tajumulco, western Guatemala, 4,000 m (photo S. Hastenrath, 12—27—60).

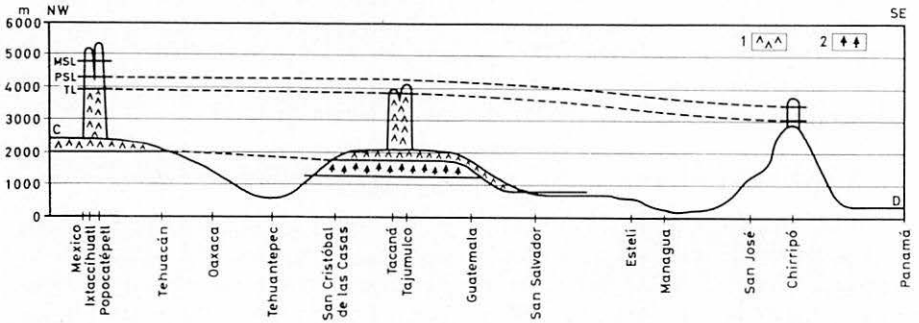


Fig. 4. Schematic SE—NW profile along the Central American Isthmus and southern Mexico. ——— altitudinal limits; 1 : pine; 2 : cypress; TL tree line; MSL modern snow line; PSL pleistocene snow line.

The altitudinal limits of vegetation, together with the present snow line and the snow line as reconstructed for the time of the last glaciation, are summarized in a schematic SE — NW transect extending from southern Central America into southern Mexico (fig. 4).

Fossil geomorphic phenomena provide evidence towards a reconstruction of altitudinal zonation during the last glacial period. Fossil periglacial phenomena were observed on Cerro de la Muerte (3,493 m) in the Cordillera de Talamanca in Costa Rica, among them a cryoturbational mantle down to 3,300 m (HASTENRATH, 1963). This agrees with the results of WEYL (1955, 1956) who found

traces of glaciation on Cerro Chirripó (3,820 m), in the highest part of the Cordillera. The climatic snow line for the last glacial can be estimated at 3,500 m. Elevations over 3,000 m are absent until much farther north in the Guatemalan Highlands. No fossil glacial or periglacial forms were however found on the volcanoes of Guatemala, not even on ascending Mt. Tajumulco (4,210 m) in western Guatemala. It is of course possible that the volcanoes only reached their present elevation during post-pleistocene time.

During the last glacial the snow line on the Mexican Meseta was located at about 4,000 m or higher (see WEYL, 1956), that is considerably above that of the Cordillera de Talamanca of Costa Rica. This indicates already for the time of the last glaciation a behavior of altitudinal zonations in Central America and Mexico analogous to those of the present.

#### BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

- AGUILAR, I. J.: Pinos de Guatemala. Escuela Nacional de Agricultura, Suplemento No. 1, Mensajero de Ceres. 1953.
- BUDOWSKI, G.: Algunos pinos y otras coníferas de la América Central y sus posibilidades para Venezuela. Boletín, Universidad de los Andes, Facultad de Ingeniería Forestal, Año 2, No. 8, Mérida, Venezuela 1955.
- ENGLER, A. and K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien, II. Teil, Abt. 1, Leipzig 1889.
- GUTMAN, G. J. and W. SCHWERDTFEGER, The role of latent and sensible heat for the development of a high pressure system over the subtropical Andes, in the summer. Meteorologische Rundschau, 18, 1965, 69—75.
- HARSHBERGER, J. W.: Phytographic survey of North America. In: Die Vegetation der Erde, Bd. 13, Leipzig 1911.
- HASTENRATH, S.: Über den Einfluß der Massenerhebung auf den Verlauf der Klima- und Vegetationsstufen in Mittelamerika und im südlichen Mexico. Geografiska Annaler, 45, no. 1. 1963, 76—83.
- HELBIG, K.: Das Hochbecken von El Zamorano. Die Erde, 1956, 282—289.
- HELBIG, K.: La Sierra de Esperanza, una típica montaña costera de Honduras, C. A. Comunicaciones del Inst. Trop. de Investigaciones Científicas de la Univ. de San Salvador, 6, 1957.
- HOLDRIDGE, L. R.: El ciprés mexicano en Costa Rica. Ministerio de Agricultura e Industrias, Boletín Técnico no. 12, San José, Costa Rica 1953.
- HOLDRIDGE, L. R., F. LAMB, B. and M. BERTELL: Los bosques de Guatemala. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas e Instituto de Fomento de la Producción de Guatemala, Turrialba, Costa Rica 1950.
- KOVAR, A.: Idea general de la vegetación de El Salvador. In: Plants and Plant Science in Latin America, Waltham, Mass., 1945.
- LAUER, W.: Las formas de la vegetación de El Salvador. Comun. ITIC, San Salvador, 3, 1954.
- LAUER, W.: Vegetation, Landnutzung und Agrarpotential in El Salvador. Schrift. Geogr. Inst. Univ. Kiel, Bd. 16, 1, Kiel 1956.
- LÖTSCHERT, W.: La sabana de morros de El Salvador. Comun. ITIC, San Salvador, 2, 1953.
- LÖTSCHERT, W.: La vegetación de El Salvador. Comun. ITIC, San Salvador, 6, 1955.
- TOLLNER, H.: Der Einfluß großer Massenerhebungen auf die Lufttemperatur und die Ursachen der Hebung der Vegetationsgrenzen. Archiv f. Meteor. Geophys., Bioklimatol., series B, 1, no. 3—4. 1949.
- TROLL, C.: Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Die Naturwissenschaften 48. 1961, 332—348.
- U. S. Weather Bureau: Monthly climatic data for the world, 1952—61, Asheville, N. C. 1952—62.



- WEBER, H.: Die Paramos von Costa Rica und ihre pflanzengeographische Verkettung mit den Hochanden Südamerikas. Mainzer Akad. Wissensch., Abhandl. Math. Nat. Kl. 1958, No. 3.
- WEYL, R.: Vestigios de una glaciación del pleistoceno en la Cordillera de Talamanca, Costa Rica, C. A. Instituto Geográfico de Costa Rica, Informe Trimestral, Julio a Septiembre, San José, Costa Rica 1955.
- WEYL, R.: Geologische Wanderungen durch Costa Rica. Natur und Volk. Ber. d. Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, Frankfurt/M., 86, 1956.
- WEYL, R.: Die Geologie Mittelamerikas. Beiträge zur regionalen Geologie der Erde, Gebrüder Bornträger, Berlin 1961.

## RESUMEN

### Aspectos de la distribución tridimensional de las fajas de clima y vegetación en las montañas de América Central y del Sud de México

La evaluación de los datos de radiosonda disponibles para el área de Centro América y del Caribe demuestra el efecto de calentamiento de las extensas masas montañosas („Massenerhebungseffekt“); las superficies isotérmicas ascienden por unos 600 m desde el Sur de Centro América hacia la Meseta Mexicana en el Norte. Según observaciones obtenidos durante los años 1960—1963, los límites altitudinales en la distribución de pinos y robles también tienden a subir hacia el Norte. Observaciones en el terreno permiten una reconstrucción del límite de nieves durante la época pleistocénica; resulta un comportamiento análogo a las fajas altitudinales de clima del presente.

## DISCUSSION

BUDOWSKI: Los pinos centroamericanos, a parte de condiciones climáticas, deben su distribución a las influencias del hombre, notablemente desmontes, fuegos, ganadería. Si desapareciera la influencia del hombre, posiblemente la mayor parte de áreas de pino desaparecería debido a la sucesión natural. Lo remanente en área de pinos estaría localizado en zonas edáficamente secas, en las filas de montañas o en suelos muy desfavorables para el crecimiento de otras especies.

El problema se complica además por la gran cantidad de especies, variedades y formas de pinos, las hibridaciones que ya se conocen para algunas especies (*P. oocarpa* y *P. caribaea* por ejemplo) y la distribución a veces anormal de algunas especies. Así *Pinus oocarpa* ocurre desde menos de 200 m cerca de Arriaga al Sur de México hasta más de 3000 m en otras zonas de México aunque posiblemente haya diferentes variedades y formas pero este problema taxonómico no a sido resuelto aún.

# RECENT CLIMATIC FLUCTUATIONS IN THE CENTRAL AMERICAN AREA AND SOME GEO-ECOLOGICAL EFFECTS

STEFAN HASTENRATH

## *Analysis of climatic fluctuations*

In tropical latitudes, seasonality is essentially reflected in the change of rainy and dry seasons. Rainfall largely determines the climatic characteristics, and influences decisively natural vegetation and human activities. Time variations of other meteorological elements, such as radiation or temperature, appear to be of a subordinate importance.

As in large parts of the tropics, rainfall in the Central American and Caribbean area varies considerably from one year to the other. Rainfall variations extending over longer periods of time are then not readily detected. 5-year running means of annual precipitation were computed for a series of stations with long records. The conspicuous inter-annual variations are thus largely smoothed out, leaving only the longer-term fluctuations. Fig. 1. represents the five-year overlapping means of annual precipitation for the following three long-term stations in the Central American and Caribbean area: San Salvador/El Salvador, San José/Costa Rica, and San Juan/Puerto Rico. The rainfall values are always ascribed to the central year of each 5-year span considered. Values are expressed in percent of the mean of the total period of observation, that is 1912—1961 for San Salvador, 1889—1954 for San José, and 1868—1954 for San Juan.

The smoothed curve for San Salvador shows an increase of precipitation from the early to the mid-thirties, followed by a decrease until about the mid-fourties, after which again an increase of the rainfall totals is indicated. PORTIG (1958) has drawn attention to these fluctuations of the annual precipitation, using 11-year overlapping means. The curves of San José/Costa Rica und even San Juan/Puerto Rico, partly show a similar march. A comparison of the ten year averages

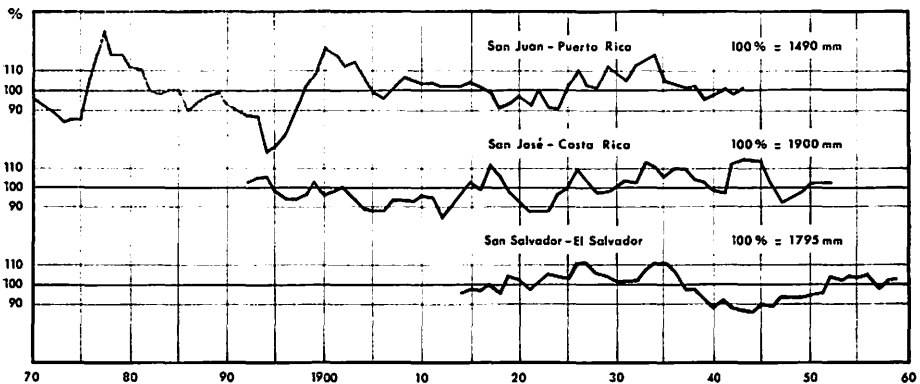


Fig. 1. Five-year overlapping means of annual precipitation, in percent of the average from the entire observation period.

1930—1939 and 1940—1949 from stations in various parts of Guatemala furthermore indicates that these fluctuations represent a large-scale phenomenon.

In recent years numerous attempts have been made to detect periodicities in the behavior of the tropical atmosphere. Undoubtedly, this would be of immense practical importance. DE BOER and EUWE (1949) advocate for an approximately 10- and a 35-year periodicity in the mean annual temperatures; PORTIG (1958) considers a 35-year periodicity in the annual precipitations in San Salvador; TROJER (1960) defends the possibility of long-term forecasts on the basis of the approximately 11-year sunspot cycle, 3-, 5-, 7-year periodicities and ultimately the 35-year periodicity of BRÜCKNER.

Annual precipitations in Central America vary considerably from one year to the other, and possible longer-term fluctuations could not be readily detected. With this in mind the 50 year original series (1912—1961) of annual rainfall in San Salvador-Observatorio was subject to a periodogram analysis (HASTENRATH, 1963 a). No evidence for a periodicity was found. The same procedure was then applied to the available long rainfall records of San José/Costa Rica and San Juan/Puerto Rico, as well as the 40-year record 1912—1951 of annual mean temperatures of San Salvador-Observatorio. No periodicities could be assessed for any of these time series either. For details reference is made to the original paper.

The smoothed curves of annual precipitation in fig. 1 do show runs of above-normal years alternating with runs of below-normal years. However, not even an approximately constant period can be assessed. As to long-term changes in temperature, the annual mean temperatures of San Salvador-Observatorio show a cooling towards the early twenties, followed by a monotonic increase of temperatures. This agrees with the findings of DE BOER and EUWE (1949) for an extended network.

#### *Water level changes and the hydrological budget of lakes in El Salvador*

There are pronounced seasonal variations of the water level in the Central American lakes. This can in fact be expected, since during the dry season there is virtually no precipitation, while at the same time the atmospheric conditions are particularly favorable for evaporation. The merely seasonal variations of the lake level may amount to about 1 meter.

The hydrological budget of lakes in El Salvador appears not to be balanced, neither for single years nor for a sequence of several years. Instead, rises and drops of the lake levels occur, superimposed on the conspicuous seasonal variations. There are no systematic lake level gaugings in El Salvador. However, it was possible to reconstruct the lake level changes in El Salvador during the past decades, on the basis of certain other evidence, such as plants, paths, and piers which are now flooded. Extensive inquiries were also made from people living in the region for many decades. It would be interesting to extend this study to the lakes of Guatemala, and also to Nicaragua. In El Salvador, the following lakes were studied in more detail, proceeding from West to East (HASTENRATH, 1963 a):

Lake	Departamento	elevation above sea level (m)	lake surface in km <sup>2</sup>	drainage area
Laguna del Llano	Ahuachapán	715	1.5	10
Lago de Coatepeque	Santa Ana	755	26.0	1
Laguna de Chanmico	La Libertad	465	.9	25
Laguna de Apastepeque	San Vicente	520	.13	3

The approximate drainage area is given in units of the lake surface, the area was estimated from the available topographic maps, and the apparent orographic divides, which of course are not necessarily the hydrologically active ones. None of these lakes has any surface inflow or outflow.

The Laguna del Llano had a very low level in the early thirties, rising from about 1932 onward. Peasants generally remember the passage of a hurricane in June 1934, which caused torrential precipitations and flooding in the entire country. The rise of the lake level is however not due to this event alone, but rather to the increased rainfall activity of consecutive years. From the second half of the thirties onward, the lake level began to drop again, until around 1947—1950. Since that time the lake level has risen again by at least 2 meters. A drop of the water level since 1960 could not be safely assessed. It is obvious that only the same season of year can reasonably be compared.

The Lago de Coatepeque is said to have had a very low water level around the beginning of the century, and again around 1930. Absolute amounts could not always be assessed from the evidence gathered in field observations. At any rate, the water level rose considerably until the mid thirties. In the subsequent period until about 1948, the lake level dropped again by more than 4 meters. A monotonous rise by about 3 meters is indicated since 1948. A possible drop of the lake level since 1960 cannot have been very important.

For the Laguna de Chanmico, no satisfactory information was obtained concerning the early thirties. A drop of the water level from the mid thirties until about 1947 can, however, be assessed safely also for this lake. At about that time, a path was built all around the lake. This path as well as trunks of trees are now flooded. The rise of the lake level since 1947 may amount to about 3 meters. A drop of the water level since 1960 cannot be safely assessed.

The level of the Laguna de Apastepeque rose from the early thirties until about 1934. During the above-mentioned hurricane passage, there was an overflow towards the SW. From that date until around 1949, the water level dropped by about 4 meters. Later the lake level rose again by more than 2 meters, but only until around 1958. From the end of the rainy season 1958 to the end of the rainy season 1962, a drop of about 2 meters occurred. This is found to be a consequence of the strong out-take of lake water for domestic and irrigation purposes precisely since those years.

Water level changes over longer periods of time for the various lakes are found to agree largely, in both the magnitude and the sense of the variations. The common cause is seen in the large-scale climatic fluctuations, as discussed in section 1. In the following an attempt will be made to assess tentatively hydro-

logical budgets for the various lakes. This will be done separately for the period with decreasing water level, that is approximately 1935—1949, and the period with a rise of the lake level, that is approximately 1950—1959.

The hydrological budget equation for a lake without superficial inflow or outflow can be written

$$P + (G - L) = E + D$$

The notation used is as follows: P is the mean annual precipitation, G the annual gain of water from the drainage area, L the corresponding loss by seepage of outflow through the lake bottom, E the evaporation from the lake surface and D the (non-seasonal) change of the lake level per year.

Annual precipitation P and change of the lake level D was determined for the two periods I (1935—49) and II (1950—1959) as follows (values in mm). For details reference is made to the original paper (HASTENRATH, 1963 a).

	I		II	
	P	D	P	D
Laguna del Llano	1,770	—	1,995	+200
Lago de Coatepeque	1,685	—270	1,915	+300
Laguna de Chanmico	1,460	—	1,675	+300
Laguna de Apastepeque	1,945	—270	2,155	+240

Evaporation is measured in Chorrera del Guayabo (El Salvador) in 190 m above sea level, with the U. S. Weather Bureau Class A Pan (see U. S. Weather Bureau, 1955). Lake evaporation is computed by the procedure of KOHLER et al. (1959). A value of 2,000 mm per year, at any rate, appears to be the right magnitude for open water surfaces. Standard deviation of annual evaporation from the lake surface can be estimated from the published maps for the United States (U. S. Weather Bureau, 1959). In the absence of direct measurements, the annual evaporation from the lake surface for all of the four lakes studied is assumed to be about 1,900 mm for period I (1935—1949), and about 2,100 mm for period II (1950—1959). From the general atmospheric conditions, below-normal evaporation can be assumed for years with above-normal precipitation, and vice-versa. This is in good agreement with the short period of observations in Chorrera del Guayabo.

On the basis of these estimates, the value (G — L) for the Lago de Coatepeque turns out to be about 150 mm and more than 250 mm for periods I and II, respectively. For the Laguna del Llano a value of about 100 mm is found, and for the Laguna de Apastepeque a value of up to 150 mm. A value of about 500 mm is calculated only for the Laguna de Chanmico. The particular local topography plays an essential role for the value of G. The drainage area of the Laguna de Chanmico is comparatively large and it extends down from San Salvador volcano with a considerable slope of the terrain. From the situation of the lake it is also inferred that the seepage through the lake bottom L is much smaller than for instance for the Lago de Coatepeque.

The consumptive use of land surfaces in El Salvador may be about 1,300 mm per year. The value of (G — L) then amounts to only a small fraction of the

water surplus in the drainage area. The magnitude of the observed lake level changes can essentially be understood from the anomalies in annual precipitation and the accompanying variations of evaporation from the lake surface. Lake levels were found to vary by about 4 m in 10 years; the long-term climatic fluctuations discussed in section 1 then influenced in a decisive way the hydrological budget. It can be expected that these climatic fluctuations are not without consequence for the plant life. Some preliminary dendroclimatic studies will be reported in the following section.

### *The effect of rainfall variations on the vegetation*

Evaluation of tree rings was begun in El Salvador on a tentative basis, with the particular interest in a possible reconstruction of the climatic history. It will be remembered that climatic records in Central America rarely date back to more than 50 years. Tree rings of *Pinus oocarpa* were evaluated in the Department of Chalatenango in the northern Cordillera, in about 1,000—1,500 m (HASTENRATH, 1963, b).

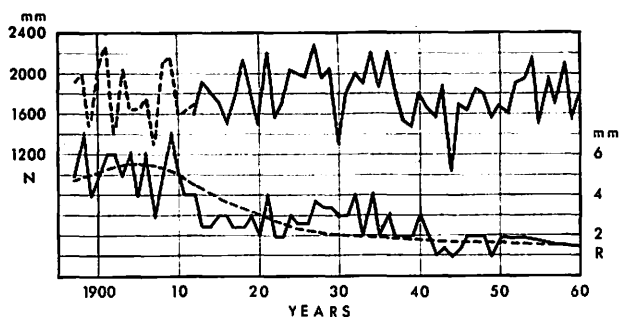


Fig. 2. Below: tree ring widths (R) for a specimen of *Pinus oocarpa* in El Salvador. Broken line gives the conditions associated with the mere ageing process. Above: Annual rainfall (N) in mm in San Salvador-Observatorio. Broken line gives annual precipitations for San José/Costa Rica for the period 1896—1912.

The width of tree rings generally increases during the first years, and then gradually decreases in the later age. The large cells of the early wood are formed during the rainy season, and they gradually pass to the darker parts of the late wood. The limit against the early wood of the next following year is again sharp. The width of the tree rings decreases with age on the average in an exponential form. Superimposed on this trend due to the aging of the tree, there are considerable variations of the growth, both from year to year and also extending over longer periods of time. It was found that these year-to-year and longer-term variations reflect the considerable fluctuations in rainfall. It is of some interest in this connection that TROJER (WMO, 1962) recently found a relationship between the variations of annual rainfall and the yield of corn in El Salvador. Fig. 2 represents the tree ring widths of one specimen of *Pinus oocarpa*, the broken line giving the conditions associated with the mere ageing process. Annual precipitation of San Salvador is also included. The rainfall for San José/Costa Rica for the period 1896—1912

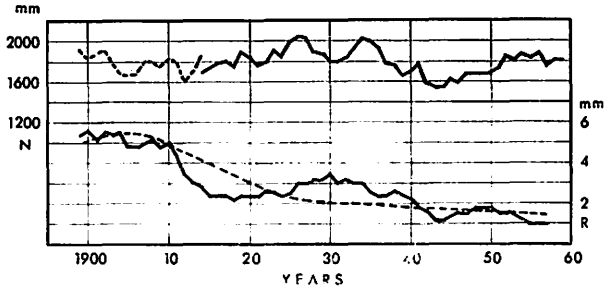


Fig. 3. Five-year overlapping means of tree ring widths (R) in mm; same tree as in fig. 2. Above: Five year overlapping means of annual rainfall (N) in San Salvador-Observatorio. Broken line refers to San José/Costa Rica.

is given by a broken line. The other 30 specimen studied show similarly a relation between rainfall anomalies and tree ring widths.

The dry years 1949, 1944, 1942, 1939, 1938, 1923, 1922, and also 1935 as compared to the adjacent years, all show notably diminished tree rings. For the wet years 1940, 1936, 1934, 1932, 1927, 1921, on the other hand, comparatively wide tree rings are observed. It should be noted, however that the tree ring width of one year is not independent of the weather conditions in the preceding year. Thus for example the years 1945 and 1931 also show narrow rings. A comparatively wide ring is observed, on the other hand, for the extremely dry year 1930, which however was preceded by a series of very rainy years. Growth in 1917 and 1918 still appears to be affected by the scarcity of rainfall in 1916.

We have no direct rainfall measurements in El Salvador for the time prior to 1912. A possible reconstruction of the climatic conditions on the basis of dendrochronology appears then particularly important. Both dendrochronological evidence and the reconstruction of the water level of the Lago de Coatepeque suggest a period with relatively scarce rainfall prior to 1910.

It appears desirable to express the relation between tree ring width and annual rainfall numerically, in form of a correlation coefficient. For this we have to calculate first the deviations of the individual tree ring widths from the smooth curve as resulting from the mere aging process. In other words, we eliminate the decrease of tree ring width with age, which is so to speak proper to the tree, and not due to other influences, such as climatic variations. For the specimen of *Pinus oocarpa* represented in fig. 2, the correlation coefficient between ring width and annual precipitation was calculated to be  $r = +.39$ . With 50 pairs of values used, this is a significant correlation. Between the ring width of one year and that of the preceding year a correlation coefficient of  $r = +.45$  is found; again, the decrease of ring width associated with the mere aging process was eliminated. This correlation may indicate the effect of rainfall anomaly of one year on the growth in the subsequent years. The correlation coefficient between rainfall in one year and that in the preceding year is only  $r = -.01$ . The correlation coefficient between ring width and rainfall of the preceding year is less than  $+1$ . In fact, only extreme years appear to cause a more conspicuous effect. Computations for various other specimen of *Pinus oocarpa* lead to essentially the same results.

Fig. 3 represents 5-year overlapping means of ring widths for the same tree as in fig. 2. The strong year-to-year variations are essentially eliminated, and the curve rather reflects the longer-term climatic fluctuations. A fair agreement is in fact found with the longer-term rainfall fluctuations as discussed in the preceding sections.

It was found that the growth in one year may occasionally be strongly influenced by the rainfall conditions of the preceding year, so that inference on the annual precipitation may be possible only to a limited extent. Overlapping means might be more useful for the reconstruction of longer-term climatic fluctuations.

Tree rings may occasionally give more detailed information on the march and characteristics of the rainy season. A decrease of precipitation during July and August, that is in the mid of the rainy season, is a characteristic feature particularly for the Pacific side of Central America. This "little dry season" may be very pronounced in some years, and less in others. For years when this secondary minimum of rainfall activity was particularly pronounced, an interesting phenomenon appeared in the tree rings: a narrow dark ring was often found intercalated amidst the entire annual ring with its lighter cells. For details reference is made to the original paper (HASTENRATH, 1963 b).

An important contribution towards the reconstruction of climatic variations in the Central American area can be expected from a dendrochronological investigation on a larger scale.

#### *Nature of the climatic fluctuations in the Central American und Caribbean area*

It has become apparent in the preceding sections, that climatic fluctuations in the Central American area bear serious consequences on hydrology, plant life, and ultimately on a variety of human activities. A better understanding of the nature of these fluctuations appears then desirable, also from a merely practical viewpoint.

Climatic fluctuations in Central America affect large areas, but they are found to be of a non-periodical nature. Recent variations of rainfall in Mexico have been studied by WALLÉN (1955). Considering the fluctuations of annual precipitation over large areas, a rather interesting relationship shows up. Great parts of Central America, the Mexican Gulf Coast and the Meseta experienced, in close agreement, an increase of precipitations in the early thirties, followed by a decrease until about 1945, with a renewed increase to the sixties. The fluctuations in a great part of the United States are just about inverse. The early thirties were a period of disastrous droughts, the years of the "dustbowl" in the Central Great Plains, and precipitation increased again afterwards. These spatial correlations suggest a common cause in fluctuations of the general circulation.

Synoptic-climatological experience shows that a westward extension and northward shift on the North Atlantic Anticyclone implies rather different effects on the rainfall activity in the various parts of the Central American Seas. Furthermore, an intensification of the trade wind current, above all in June, September, and October, may have the opposite effect on the Atlantic and the Pacific side of Central America. An extensive study on recent climatic fluctuations in the area of the Central American Seas and their relation to the general atmospheric circulation is presently still underway.



## BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

- DE BOER, H. J., and W. EUWE: On long-periodical temperature variations. *Verhandelingen Batavia* No. 35, 1949.
- HASTENRATH, S.: Über Seespiegeländerungen in El Salvador und zur Frage klimatischer Schwankungen in Mittelamerika. *Meteorologische Rundschau*, 16, 1963 (a), 11—13.
- HASTENRATH, S.: Dendrochronologie in El Salvador. *Meteorologische Rundschau*, 16, 1963 (b), 110—113.
- KOHLER, M. A., T. J. NORDENSON, and W. E. FOX: Evaporation from pans and lakes. U. S. W. B. Res. Paper No. 37, Washington 1959.
- PORTIG, W.: Klimapendelungen in San Salvador. *Annalen der Meteorologie*, 8, 1958.
- TROJER, H.: Una posibilidad para pronósticos del tiempo a largo plazo para la agricultura tropical. *Cenicafé*, 21, Chinchiná, Colombia 1960.
- U. S. Weather Bureau: Instructions for Climatological Observers, Circular B, 10th ed., Washington 1955.
- U. S. Weather Bureau: Evaporation Maps for the United States. Technical Paper No. 37, Washington 1959.
- WALLEN, C. C.: Some characteristics of precipitation in Mexico. *Geografiska Annaler*, 37, 1955, 51—85.
- World Meteorological Organization: WMO Bulletin 11, 218, 1962. Projects recently completed: Central America.

## RESUMEN

### Recientes fluctuaciones climáticas en América Central y algunos efectos geo-ecológicos

Fluctuaciones climáticas de carácter aperiódico suelen afectar grandes partes de Centro América y del Caribe. A base de observaciones en el terreno se reconstruyen las variaciones en el nivel de los lagos de El Salvador durante los últimos decenios. Para los diferentes lagos se calcula un balance hidrológico tentativo referente a varios períodos de 10 años. Las irregulares y extensas fluctuaciones climáticas afectan el balance hidrológico en una forma decisiva. Estudios dendrocronológicos demuestran también otros efectos en la vegetación. Al presente se está llevando a cabo un estudio extenso sobre las causas de dichas fluctuaciones climáticas y su relación a la circulación general de la atmósfera.

## PROBLEMAS DE LA DIVISION FITOGEOGRAFICA EN AMERICA CENTRAL

WILHELM LAUER

Del punto de vista climato-ecológico América Central es una región auténticamente tropical. La vegetación obedece efectivamente también — tanto en zonas latitudinales como en pisos altitudinales a las condiciones climáticas de los trópicos. Sin embargo, respecto a la composición de la vegetación — especialmente en el Norte de América Central — muestra elementos florísticos de diferentes áreas. En esta forma se manifiesta la posición especial en que se encuentra América Central en el aspecto fitogeográfico, el cuál se caracteriza por un contraste entre su unidad climato-ecológica y su diversidad florística.

Este contraste ya ha sido expresado en las obras de A. v. HUMBOLDT (1807, 1811), quien describe tanto las gradaciones térmicas de los Andes como de las montañas de México, asombrándose, sin embargo, de que la cubierta vegetal se modifique hasta tal punto en las regiones más altas de México, presentado sólo escasas relaciones con la de los Andes septentrionales. A. v. HUMBOLDT no podía explicar satisfactoriamente esta discrepancia entre clima y vegetación en México, porque no disponía de las observaciones completas especialmente en los espacios entre México y Colombia. Sin embargo reconoció que muchos de los elementos vegetales de las montañas mexicanas debieron haber inmigrado del continente norteamericano.

Desde el punto de vista climatológico y sobre todo térmico, los Andes septentrionales de América del Sur y las regiones montañosas de México poseen características comunes. En cambio el contraste florístico que existe entre ellas, hace destacar la importancia de América Central como elemento de enlace entre Colombia y México, debido a la estructura de la vegetación por un lado, y al encadenamiento de diversos tipos de flora por otro.

### *Características fisiogeográficas generales de América Central*

Todos los rasgos climáticos de los trópicos en común corresponden también al territorio que se extiende desde el istmo de Tehuantepec y él de Panamá, que es verdaderamente América Central. Debido a los extensos espacios montañosos existen tanto climas tropicales de tierras bajas, como de las regiones altas. América Central es también una tierra tropical en el aspecto fitogeográfico y agrario. El reino de las plantas megatérmicas no tiene límites polares, sin embargo se presentan límites altitudinales que dan lugar a una transición hacia la vegetación tropical de alturas montañosas, que posee formas de vida propias bajo condiciones isotérmicas.

Altas montañas existen solamente en dos países: en Guatemala al Norte y en Costa Rica al Sur. Las cadenas montañosas que vienen de México, se separan en Guatemala y Honduras adquiriendo allí nuevamente considerables alturas que alcanzan hasta 4000 m sobre el nivel del mar, antes de desviarse en dirección oriental hacia el arco de las Antillas. Por otra parte las cadenas montañas de los Andes de Colombia se extienden hacia América Central y forman en Costa Rica alturas alrededor de 3500 metros. (Cerro Chiripó 3820 m). Estas montañas

descienden, sin embargo, en Costa Rica, y no forman ya alturas de gran importancia. Entre las regiones montañosas del Norte y Sur existe una depresión muy extensa (el lago de Nicaragua), que representa una zona geológicamente débil, la cuál cruza Centroamérica desde NNW en dirección SSE. En esta zona ha surgido desde el terciario, una cantidad de volcanes que domina todo el paisaje. La mayoría de ellos alcanzan en las zonas de deslizamientos y de fosas propiamente tal de Nicaragua y de El Salvador solamente alturas en torno a los 2000 metros (volcanes Santa Ana 2483 m, San Miguel 2272 m, Cristóbal 1631 m, Momotombo 1360 m). En cambio en Guatemala y Costa Rica están situados sobre el antiguo zócalo montañoso y alcanzan en muchos casos alrededor de 4000 metros (Tacaná 4064 m, Tajumulco 4211 m, Fuego 3838 m, Irazú 3432 m). La zona tectónicamente débil no es únicamente de importancia geológica, sino que constituye además un obstáculo significativo para la migración de los elementos florísticos. Las zonas de altas montañas están aquí en más de 100 km interrumpidas, de tal manera que se presentan áreas limítrofes importantes para la vegetación boreal del Norte y para la vegetación trópico-andina del Sur. Sólo la flora neotropical de las planicies bajas se ha podido extender sin obstáculos en esta región hacia el Norte de México.

#### *El carácter higrotérmico del clima en América Central*

Como en todas las regiones tropicales, en América Central domina también, desde el punto de vista térmico, un clima con predominación de variación diurna de temperatura (Tageszeitenklima) ya que la fluctuación anual de la temperatura en general no sobrepasa a los 5° C, en cambio las fluctuaciones diarias son siempre mayores. La estación meteorológica de San Salvador, que proporciona suficiente material de observación, puede ser considerada como representativa para el tipo de clima de la tierra caliente y templada. A lo largo de muchos años se ha calculado el promedio de fluctuación anual de 2,5° C. Las fluctuaciones diarias alcanzan en los meses secos (febrero — abril) un promedio de 12 — 15° C, en los meses húmedos son menores, pero sólo en ciertos años, excepcionalmente, bajan de un promedio de 6° C.

Las fluctuaciones diarias son, por cierto, igualmente muy pequeñas en las regiones siempre húmedas, pero en todo caso sobrepasan las fluctuaciones anuales.

En los diagramas que han sido adjuntos al mapa (Fig. 1, Supl. III), se observa claramente el valor extraordinariamente pequeño de la fluctuación en el curso anual de la temperatura, que es propio de las estaciones de las planicies y de las montañas, es decir, tanto de las estaciones siempre húmedas como de las periódicamente húmedas.

La notable constancia en el curso anual de la temperatura provoca una clara graduación de alturas en los trópicos, que es común para todas las montañas tropicales. De allí se originarán límites en la vegetación respecto a la natural y la antropógena. En América Central los niveles de graduaciones de temperatura se dividen como sigue.

Tierra helada	<	alta	< 6°	> 3800 m s. n. d. m.
		baja	10—6°	3200—3800 "
Tierra fría			17—10°	1800—3200 "
Tierra templada			22—17°	800—1800 "
Tierra caliente			> 22°	0—800 "

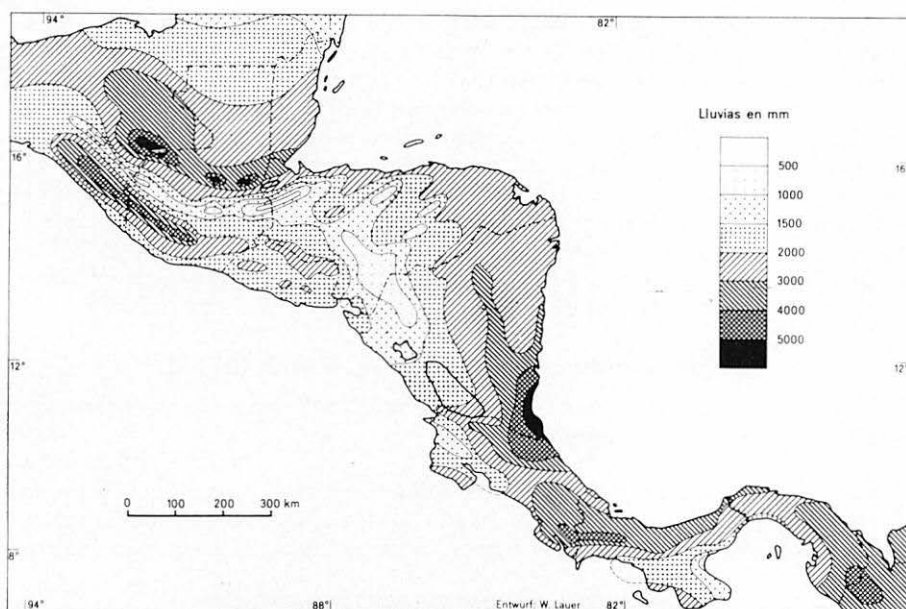


Fig. 2. Mapa de lluvias de América Central.

Mientras que el cuadro térmico actúa como elemento divisor del paisaje en dirección preponderantemente vertical, el componente hídrico divide al paisaje tropical en sentido horizontal. En América Central se puede distinguir un lado siempre húmedo expuesto al Caribe de uno periódicamente húmedo (= semihúmedo), situado hacia el pacífico. Un mapa de lluvias muestra claramente esta situación (Fig. 2).

Las cantidades de precipitaciones anuales sobrepasan a los 5000 mm en la costa Caribe de Costa Rica y Nicaragua. El promedio de precipitaciones asciende a 2250 mm en el área siempre húmeda y en la región periódicamente húmeda entre 1400 y 3000 mm. La menor cantidad de lluvias cae en los valles secos y intermontanos de Guatemala (p. e. valle del Río Motagua donde caen solo cantidades alrededor de 500 mm). Grandes partes de las zonas montañosas están situadas al nivel de la niebla permanente y manifiestan un carácter siempre húmedo. Sin embargo, hay en Guatemala áreas periódicamente húmedas en la zona de las montañas frías.

En el mapa (Fig. 1, Supl. III) el componente hídrico del clima está caracterizado por el número de meses húmedos (Isohigromenas) que se han calculado según la fórmula de DE MARTONNE (LAUER, 1952), en base de la cuál se extiende una faja cerrada en el lado Caribe en la que se manifiestan 12 meses húmedos. De ella se distinguen notablemente las comarcas secas en el interior de Guatemala, El Salvador y parte de México con 5 a 6 meses húmedos.

En dirección a la península de Yucatán la cantidad de meses húmedos desciende también en forma continua. Las regiones montañosas de altura media en Guatemala, Honduras y el total del paisaje de vertiente pacífico situado entre México y

Panamá pertenecen al tipo de clima semihúmedo (7 a 9 meses húmedos). De la combinación entre graduación de temperatura según la altura (componente térmico!) y de la cantidad de meses húmedos (componente higróico!) se constituye un mosaico de tipos climáticos. Están más claramente ilustrados mediante diagramas de clima. La graduación de las ordenadas en estos diagramas está realizada de tal manera, que precipitación y temperatura están registrada según el índice de DE MARTONNE ( $12n = 20(t+10)$ ). Los diagramas muestran, por lo tanto, fuera del curso anual de temperatura y precipitaciones, el comienzo y el final de las épocas de lluvia de las épocas secas así como su intensidad (LAUER, 1960). Las ordenadas se han distribuido además en forma logarítmica para poner en claro también los valores máximos de las precipitaciones.

#### *Las zonas climáticas de vegetación de América Central*

El clima de América Central ha creado una zonificación de la vegetación climáticamente y ecológicamente uniforme.

Cada una de estas zonas horizontales y pisos verticales contiene una serie de variantes que pueden explicarse en base a la combinación de factores locales (microclimáticos, edáficos, bióticos etc.) en áreas pequeñas. En seguida me refiero



Fig. 4. Selva pluvial (El Petén, cerca de las ruinas de El Ceibal).



Fig. 5. *Enterolobium cyclocarpum*. Arbol característico de los bosques semihúmedos y de las sabanas semihúmedas (Hda. San Antonio, El Salvador).

de las unidades más grandes es decir de las formaciones de la vegetación que son caracterizadas por el clima, especialmente por las lluvias y por el factor térmico (vease mapa Fig. 3, Supl. IV).

#### Tierra caliente

En las tierras calientes, hacia el lado Caribe en que llueve durante todo el año, crecen selvas ombrófitas siempre verdes que no son inferiores que la "Hyläa" de Brasil. Se caracterizan por gran riqueza de especies, por la típica constitución en pisos (Stockwerkbau), abundancia de epifitas y espesa maraña de lianas (Fig. 4).

La Familia de las "Moraceas" tiene el mayor porcentaje de representantes, y las especies de los Mahagony (*Swietenia*) así como de los cedros (*Cedrela*) y de las Cecropias, crecen también en gran cantidad. La selva se extiende como faja ininterrumpida desde México por el lado oriental de América Central hasta Colombia. En el lado pacífico la forma y el ritmo de vida de los bosques están determinados por una época de sequía muy marcada. Así se constituyen bosques altos de hojas caducas. Se puede distinguir en ellos una variante semihúmeda de una semiárida que también se diferencian en cuanto a la composición florística. La variante semihúmeda („Regengrüner Feuchtwald“), se extiende a lo largo de la costa occidental de México hasta Panamá. En su hábitus externo aparece como un bosque alto semejante al "Bosque de Monzón" de Sudaasia. El bosque es relativamente pobre en arbustos y hierbas. Lianas y Epifitas existen por cierto, pero en comparación con su abundancia en la selva pluvial, se observa aquí claramente su disminución. Su fisionomía cambia según la época de lluvia y de sequía. En la época húmeda sorprende su intenso color verde y su exuberante espesura. En los tres a cinco meses de sequía absoluta, el bosque pierde su follaje. Pero totalmente desnudo se encuentra solamente a fines de la época de sequía, desde febrero a

abril. Los árboles de leguminosas pero comunmente carentes de espinas forman una parte importante del bosque. Sobre todo se destacan los espaciosos árboles Carreto y Conacaste (*Pithecolobium Saman* y *Enterolobium cyclocarpum*) (Fig. 5). La *Ceiba pentandra* es también un árbol característico de estos bosques. La *Terminalia obovata* y el famoso Espavél (*Anacardium excelsum*) son parecidos al árbol Teak de Asia monzónica.

En el bosque semiárido que predomina en las partes más secas de las fajas costeras pacíficas, aperecen en grandes cantidades las leguminosas pinatas, muchas de las cuales son ya espinosas. Sus copas espaciosas fungiformas como la de la *Pöppigea procera*, *Piptadenia constricta* y el conocido árbol de sombra centroamericano de los cafetales, el *Gliricidia sepium*, determinan el panorama del paisaje. En el bosque seco crece también el árbol Tecomasuche (*Cochlospermum vitifolium*), parecido al arbol de Balsa, que produce una madera blanda y liviana.

Los bosques y sabanas espinosos y esclerófitos en América Central son muy escasas como tipos climáticos de vegetación. En el valle intermontano del río Motagua y también en unos lugares poco favorables del valle del río Lempa en El Salvador, existen Chaparrales con cereocactus en forma de candelabros.

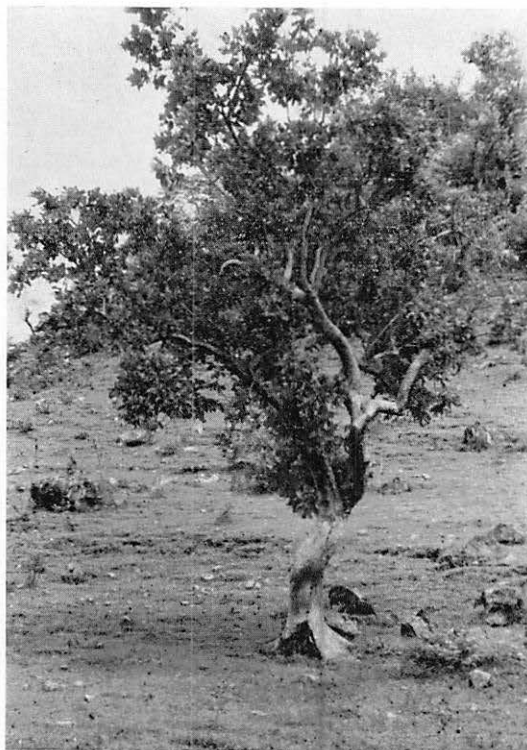


Fig. 6. *Curatella americana* durante la estación de lluvias (Nueva Concepción, El Salvador).

En esta formación predomina el arbusto chaparro *Curatella americana* (Fig. 6), conocido también en las sabanas del Orinoco, que está siempre acompañado por *Byrsonima crassifolia* y *Psidium guayaba*. La *Crescentia cujete* y *Crescentia alata* constituyen en gran parte la totalidad de las formaciones las cuales están también abundantemente representadas por el arbusto colorante del dividivi (*Caesalpinia coriaria*).

Las formaciones de hojas caducas de la tierra caliente están en gran parte antropógenamente influidas y se han transformado en formaciones de sabanas que muestran todos los grados de destrucción. Las sabanas naturales se limitan a mi parecer, solo a lugares edáficos extremos.

### Tierra templada

En las alturas templadas de la montaña tropical, en las faldas siempre húmedas, expuestas hacia el Caribe que se encuentran entre 800 y 2000 metros sobre el nivel del Mar, crece una selva de hojas perenes (bosque ombrófito de la montaña) (Fig. 7). Una faja angosta de este tipo existe también en la pendiente pacífica a la altura en que hay mayores precipitaciones, especialmente en Costa Rica y Guatemala. Además de las especies tropicales, las encinas son características presentándose en gran cantidad de especies como elemento boreal de la flora hasta Colombia.

El bosque semihúmedo de la montaña se desarrolla en las pendientes del lado occidental de América Central y tiene gran extensión en Honduras. En la parte norte de América Central este bosque, a diferencia del tipo auténticamente tropical de bosque de hojas caducas de parte sur, se constituye principalmente de un bosque mixto con pinos y encinas. Existen unas 10 a 20 especies. En Honduras, Nicaragua y El Salvador los pinos están representados por *Pinus oocarpa*. Solamente en Guatemala hay varias especies de *Pinus* en las montañas (Fig. 8). Junto a ellos aparecen además las siguientes arboles: *Liquidambar*, *Lippia*, *Clethra*, *Perymenium*, *Tabebuia*, *Cordia* y *Inga*. En la capa arbustiva y herbosa son típicas las Melastomataceas del genero *Conostegia* y *Miconia*. Otros lugares están constituidos exclusivamente por la especie *Chatoptelea mexicana*.

### Tierra fría

El tipo de vegetación cambia nuevamente entre 1800 y 2000 metros s. n. d. m., condicionado por la humedad brumosa y nebulosa. Se forma un bosque nublado de altura que incluye a las montañas de Guatemala y Costa Rica que se puede encontrar también en las más altas cumbres de otras regiones que apenas penetran la zona de las nieblas. El bosque nublado siempre verde, en las partes más bajas de este nivel, es un bosque imponente con árboles que alcanzan hasta 30 metros de altura (Fig. 9). Los troncos y ramas están densamente poblados con muscos, líquenes, helechos y himenofitáceas. A ellos se agregan Bromeliáceas, orquídeas, licopodios y cactus adheridos a árboles. Las copas redondas tapan casi completamente la luz, por eso la capa arbustiva es escasa. Muchas encinas están representadas pero también hay *Weinmannia*, *Talauma*, *Magnolia* y *Oreopanax*.

A este piso altitudinal se distingue a su vez el norte del sur de América Central. En Guatemala hay también numerosas especies de coníferas boreales como pino, enebro y abeto, así como árboles de fronda, representados por la encina y el aliso.





Fig. 7. Bosque ambrófito de montaña. 1800 m (Honduras).



Fig. 8. Bosque de pinos y bosque barrancoso en el límite inferior de pinos. 800–1000 m s. n. d. m. (Guatemala).



Fig. 9. Bosque nublado. 3200 m (Cord. de Talamanca, Costa Rica).

En Guatemala se ha constituido también un piso altitudinal semihúmedo cuyo hábitus es igual a el de los bosques semihúmedos de la tierra templada, pero que muestra diferencias florísticas con estos últimos.

#### Tierra helada

La transición hacia el piso del páramo, el altiplano sobre el límite de bosque, se caracteriza por un cordón de ericáceas cuyo representante principal es la *Gaultheria odorata*. A nivel del páramo mismo, las diferencias entre Guatemala y Costa Rica son notables desde el punto de vista florístico. Mientras que el páramo de Costa Rica presenta caracteres trópico-andinos, este nivel que en Guatemala se llama "zacatal", está caracterizado más bien por plantas de origen boreal. Abetos aislados y principalmente pinos sobrepasan considerablemente el límite de bosques (hasta 3800 m), entremezclándose con las praderas de pastos y arbustos.

#### *Las condiciones climato-ecológicas de las zonas fitogeográficas centroamericanas*

Considerando el cuadro de conjunto de la vegetación entre los factores ecológicos que determinan las grandes unidades de vegetación diferentes, el clima juega el primer papel. La temperatura y las precipitaciones con sus diferentes formas

de actuación tienen la mayor influencia. Pero en una observación detallada debe tomarse en cuenta otros factores ecológicos, principalmente edáficos.

En los trópicos — por la isoterma anual — la gradación térmica está tan claramente constituida, que la temperatura en sentido vertical puede considerarse como el factor ecológico más importante. La estructura simple de la temperatura en el clima tropical, la isoterma anual, permite incluso utilizar el promedio anual de temperatura como factor divisor de los pisos altitudinales de la vegetación. Los españoles ya habían reconocido este hecho en la época colonial con respecto a los límites de cultivo de las plantas alimenticias y aplicaron las expresiones hoy en día corrientes, para los pisos altitudinales de temperatura, las cuales se pueden encontrar a partir de HUMBOLDT también en la literatura científica nombrado como tierra caliente, tierra templada, tierra fría, tierra helada.

En sentido horizontal las precipitaciones pluviales se encuentran en primer plano como elemento divisor. Pero como éstas no actúan independientemente, sino solamente en relación con el balance total de agua y de evaporación, es mucho más difícil aplicar datos de precipitación como criterio determinante para un límite ecológico. La escasez de agua, característica para una formación es, por esto, también dependiente de la temperatura.

Así, ecológicamente, el promedio anual de precipitaciones no se ha manifestado como decisivo. Tampoco es de influencia preponderante la duración de las épocas de lluvia y de sequía por sí misma. Se había reconocido que la escasez de humedad se podía expresar más claramente en un índice de aridez, aplicando precipitaciones y temperatura en una misma fórmula. Pero aquí tampoco habían dado buen resultado promedios anuales. Aplicando los promedios mensuales he propuesto determinar de la duración de épocas áridas, respectivamente húmedas, del año, en forma de "Isohigromenas", obteniendo resultados satisfactorios después de compararlos con los cordones tropicales de vegetación en África y Sudamérica (LAUER, 1952) (vease Fig. 1, Supl.).

El mapa de "Isohigromenas" proporciona, sin embargo, únicamente el cuadro climatológico horizontal para los trópicos. Pero debido a que las zonas y pisos de vegetación tropical (el orden tridimensional de la capa vegetal tropical), corresponden efectivamente a dos condiciones divisores eficaces de primera importancia que son la graduación de temperatura según la altura (en forma de isothermas anuales reales) y el número de meses áridos y húmedos (Isohigromenas), se ha investigado de combinar ambos elementos en un mapa de tipos de climas ombrotérmicos. Este mapa (Fig. 1, Supl.) refleja pues el mosaico de zonas climatológicas equivalentes que además contienen también la potencia equivalente en cuanto a la vegetación. Comparando con el mapa de vegetación de América Central se observan los resultados, que aparecen en las Figura 1 y 3 (Supl.). El límite de la selva pluvial (Regenwald) se sitúa en 10 meses húmedos, en 7 para el bosque semihúmedo caducifolio (Feuchtwald), en 5 para el bosque semiárido caducifolio (Trockenwald).

Las isothermas anuales de 22°, de 17°, de 10° y de 6° Centígrados presentan valores de temperatura críticos para la delimitación de los pisos altitudinales de vegetación. Los límites fluctuarán aquí notablemente en cada paisaje diferente según la elevación continental de las montañas y la ubicación de la región en los trópicos, sea los trópicos exteriores o interiores, secos o húmedos.

De la comparación entre clima y vegetación en América Central resulta que para el mosaico especial de la vegetación es decisivo el encadenamiento de la graduación de temperatura según la altura y la duración de la época árida resp. húmeda (Cuadro 1).

### *La posición florística del puente terrestre centroamericano*

A pesar de que hasta el momento he intentado mostrar que la distribución horizontal y vertical de las regiones diferentes en América Central resulta del ritmo del clima propio de los trópicos, no debemos dejar de considerar que América Central presenta una región de entrecruzamiento y de transición desde el punto de vista de su historia florística.

Las plantas del puente terrestre centroamericano provienen de diferentes reinos florísticos. En el piso térmico de clima caliente la mayoría pertenece al reino florístico neotropical. La mayoría de las especies son endémicas o se extienden en todo el Neotropis, especialmente en la región del espacio caribe y en parte, incluso hasta el Gran Chaco. Sin embargo, más importantes y significativas para nuestras observaciones son las familias de plantas que vienen del hemisferio norte tanto del holártico como del neoártico, o también aquellas que tienen origen trópico-andino hasta subantártico. En los pisos térmicos de climas más altas, comenzando ya desde la tierra templada, se muestra una gran diferencia en la composición florística entre el norte y el sur de la región investigada, pero tienen un valor climato-ecológico completamente igual. En un corte vertical entre México y Colombia se puede observar cuan opuesta es esta composición florística (Fig. 10). Este muestra que los elementos florísticos boreales en Guatemala comienzan a 800—1000 metros. En el vertiente pacífico el límite de los bosques — intercalados con elementos boreales — es perfectamente perfilado y está situado alrededor de 800 metros. Aparecen numerosas especies de encinas de follaje perene y caducifolio, y además pinos y alisos. El monte bajo de arbustos presenta todavía en gran parte carácter tropical.

El bosque nublado (Nebelwald, cloud forest) que continua más arriba, contiene todavía muchas plantas tropicales, sin embargo la mayoría de las plantas pertenece a las especies nórdicas. A 2700 metros comienzan a disminuir paulatinamente los árboles tropicales, mientras que espesos bosques de *Quercus*, *Alnus*, *Pinus*, *Abies*, *Cupressus* y *Juniperus* se extienden aún más arriba. Entre los pinos destacan sobre todo tres especies: *Pinus ayacahuite*, *Pinus montezumae* y *Pinus pseudostrobus*. Esta formación de bosques de carácter boreal alcanza hasta a 3200 metros de altura y se encuentra sobre el bosque nublado (Nebelwald) tropical propiamente tal. A esta altura, entre los 3100 y 3250 metros se halla el lindero de bosque superior. Aquí comienzan las altas praderas de yerbas y arbustos, intercaladas por árboles y grupos de árboles aislados, de tal manera que el límite altitudinal de la vegetación arborea propiamente dicho se alcanza recién a los 3700 hasta 3900 metros. Está formado por *Pinus rudis*. Las cumbres más altas están cubiertas por una estepa de montaña con yerbas y pastos, que pertenecen predominantemente a las familias holárticas y neoárticas. Muy rara vez se encuentra un achaparrado ejemplar de *Juniperus* (BADER, 1958).

A estas alturas no faltan los elementos florísticos trópico-montañosos subantárticos. Así, están representados en gran abundancia el árbol taxicó (*Perymenium*

Cuadro 1. Distribución horizontal y vertical de las fajas de vegetación en América Central

	Temp. °C	Altura s. n. d. m.	Meses húmedos						
			10 — 12		7 — 9		5 — 6		3 y 4
			Parte Norte	Parte Sur	Parte Norte	Parte Sur	Parte Norte	Parte Sur	N y S
Tierra helada	6°	~ 3800 m LA	Zacatales		Zacatales				
	10°	~ 3250 m LB	Zacatales con ve- getación arbórea (Pinos, abetos)	Páramo tropical	Zacatales con vege- tación arbórea (especies boreales de coníferas)				
Tierra fría		~ 2700 m	Bosque mixto de altura (con ele- mentos boreales)	Bosque tropical de altura (nublado)	Bosque semihúmedo mixto de montaña con encinas y pinos				
	17°	~ 1800 m	Bosque tropical de altura (nublado) con pinos y encinas						
Tierra templada			Bosque ombrófito de montaña siempre verde		Bosque mixto semi- húmedo de montaña, con pinos y encinas, en parte sabana	Bosque mixto deciduo, semi- húmedo de montaña, en- parte sabana	Bosque mixto semiárido de montaña con encinas y pinos, en parte sabana de altura	Bosque deciduo semiárido de montaña, en parte sabana de altura	
	22°	~ 800 m	Con pinos y encinas	con encinas					
T. caliente	27°	0 m	Bosque ombrófito siempre verde		Bosque deciduo semihúmedo y sabanas semihúmedas		Bosque deciduo semiárido y sabanas semiáridas		Bosque deciduo semiárido, espi- noso y esclerófilo y sabanas espinosas

LA: Límite de árboles

LB: Límite de bosque

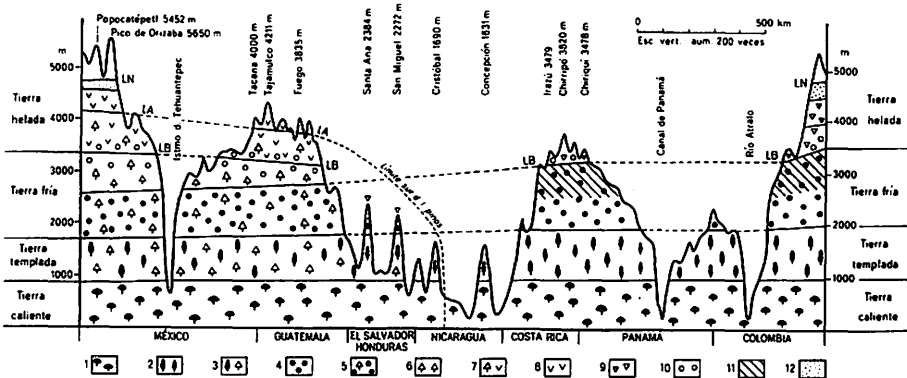


Fig. 10. Los pisos altitudinales de vegetación entre México y Colombia

1. Formación de vegetación tropical siempre húmeda y semihúmeda de la tierra caliente
  2. Bosque tropical de la montaña siempre húmeda y semihúmeda (de la tierra templada)
  3. Bosque mixto de montaña con pinos y encinas
  4. Bosque tropical de altura (bosque nublado) de la tierra fría
  5. Bosque tropical mixto con elementos boreales (pinos, encinas, abetos)
  6. Bosque boreal mixto de altura (pinos, encinas, abetos, alisos)
  7. Zacatal con pinos y abetos
  8. Zacatal
  9. Páramo tropical
  10. Piso de Ericáceas
  11. Piso de los bambúes
  12. Piso subnival
- LN: Límite de nieves perenes, LA: Límite de árboles, LB: Límite des bosques.

*Türkheimii*) y también dos especies del genero *Lippia* y otras más. La conífera sudhemisférica *Podocarpus*, así como *Oreopanax*, *Weinmannia* y *Drymis* crecen también hasta el límite de bosque. En la transición hacia el páramo está extendida a continuación la ericacea — típica para todo el espacio centroamericano —, *Gaultheria odorata* con otras plantas acompañantes de las montañas tropicales.

El cuadro en Costa Rica es diferente. En la región montañosa de la tierra templada los elementos florísticos trópico-montañosos subantárticos sobrepasan ampliamente a la cantidad de elementos boreales, aunque en la tierra templada también se encuentran más de 18 especies de encina. En gran parte constituyen agrupaciones sin mezcla. El monte bajo de arbustos y yerbas primordialmente andino (STANDLEY 1937/38, PITTIER 1957).

En la tierra fría predominan igualmente las especies trópico-montañosas. Hasta ahora se han encontrado solamente 2 especies de encina. Características son las especies sudhemisféricas: *Weinmannia pinnata*, *Drymis Winteri*, *Podocarpus montanus*, *Podocarpus oleifolius*, *Oreopanax xalapensis* (STANDLEY 1937/38, WEBER 1958).

En el páramo sobre los 3100 metros hay, en las depresiones pantanosas de altura, agrupaciones de un helecho arboreo *Lomaria loxensis* y de la única Puya (*Puya dasyliroides*), que crece fuera de los Andes sudamericanos (Fig. 11 y 12). A éstas se agregan bambues de *Chusquea* de dos especies con una abundante flora

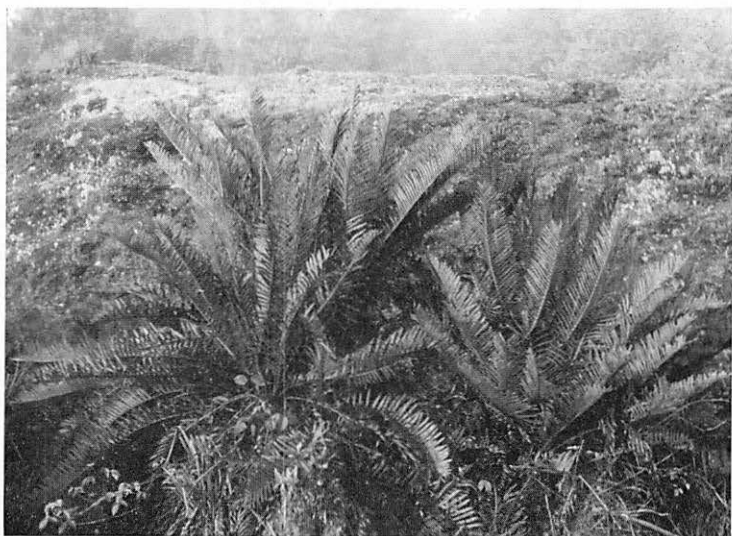


Fig. 11. *Lomaria loxensis* en los páramos de la Cord. de Talamanca. 3200 m (Costa Rica).



Fig. 12. *Puya dasylirioides* en los páramos de la Cord. de Talamanca. 3000 m (Costa Rica).

tropical-andina y un escaso número de elementos vegetales boreales (WEBER, 1958). En total los límites altitudinales de vegetación de los pisos tropicales disminuyen paulatinamente hacia el norte, los boreales que se encuentran encima, disminuyen hacia el sur, y terminan en forma relativamente abrupta en Guatemala, Honduras y Nicaragua.

Las dos zonas montañosas centroamericanas se diferencian considerablemente en cuanto a su constitución florística vertical. Costa Rica muestra una relación florística con los Andes y con el hemisferio sur. Pero Guatemala posee relaciones más marcadas con México y las áreas florísticas árticas en cuanto a su composición florística. Entre las dos zonas altas deben existir según esto, importantes límites florísticos, a pesar de que los espacios son clima-ecológicamente casi uniforme.

En tanto que las encinas aparecen en gran cantidad de especies en los bosques altos y montes de Colombia (según CUATRECASAS, 1934) en América Central se extinguen las coníferas nordhemisféricas. Tres especies de ellas de la familia *Pinus*, llegan hasta Nicaragua y alcanzan allí su límite sur: el *Pinus pseudostrobus* en el bosque nublado (Nebelwald) de las más altas cumbres en el cordón limitrofe situado entre Honduras y Nicaragua, *Pinus oocarpa* en la tierra templada entre 800 y 2000 a 2300 metros, en los alrededores de Matagalpa (Nicaragua) y, el *Pinus caribaea* en la tierra caliente en la costa caribe de Honduras y Nicaragua.

El *Abies* tiene su ubicación sur probablemente en Guatemala, posiblemente recientemente en los bosques nublados de Honduras, según BUDOWSKI en el cerro Sta. Barbara. *Juniperus* y *Cupressus* terminan ya en los Altos de Cuchumatanes. Todas las coníferas aumentan notablemente en cantidad de especies hacia México (TROLL, 1957).

Por otra parte, en Guatemala faltan ya numerosas familias de proveniencia tropical-montañosa subantártica. Solamente *Podocarpus*, *Weinmannia*, *Drymis*, *Oreopanax*, *Fuchsia*, *Gaultheria* y *Buddleia* se introducen hasta el extremo norte de los trópicos. *Puya* y el helecho arborífero *Lomaria* alcanzan su límite norte en Costa Rica (TROLL, 1957, WEBER, 1958). Aún cuando en muy pequeña extensión hay páramos tropicales auténticos en las regiones más altas de El Salvador y Honduras, a pesar de que aquí las especies nórdicas están también representadas en gran cantidad.

Surge la pregunta de "porqué" elementos boreales han podido ganar terreno tan fácilmente hacia el sur y en cambio las plantas sudhemisféricas han alcanzado tan precozmente su límite norte.

A partir del terciario desde Nordamérica se dió una continua posibilidad de inmigración hasta Guatemala, ya que hasta allí la cordillera se extiende casi sin interrupción. Por otra parte, desde el terciario (Mioceno) pudieron mantenerse las relaciones a partir de los Andes sudamericanos hasta Costa Rica, ya que la cadena de Talamanca en Costa Rica data de esta época ya. La gran depresión que atraviesa desde Nicaragua al NNO hacia el SSE constituye sin embargo, un gran obstáculo para la migración de las plantas. En la fosa de Nicaragua se encuentra, pues, probablemente una interrupción decisiva para la migración de las plantas. A esto se suma un cambio de periodos templados y calientes, lluviosos y secos durante el pleistoceno, que fué de importancia para la formación de la vegetación que trajo un factor de inestabilidad en el proceso de expansión de la vegetación. La angosta extensión del puente terrestre centroamericano impidió también el camino hacia y desde la



tierra firme sudamericana. La gran afluencia de plantas boreales en las altas montañas de México y Guatemala se puede entender además por lo favorable del clima de transición de los trópicos hacia las latitudes más templadas (TROLL, 1957). TROLL ha expuesto en diferentes trabajos que la flora ha usado preferentemente las cadenas montañosas más altas y jóvenes para introducirse en las zonas más frescas y altas de los trópicos, tanto del norte como del sur. Pero debido a que las zonas geológicamente lábiles en América Central no permitían una pasada continua, es fácilmente explicable el fuerte contraste que existe dentro los pisos vegetales superiores entre Guatemala y Costa Rica. También hay que ver en las posibilidades de desarrollo de los propios elementos florísticos una razón esencial para el mosaico actual de la vegetación. Este hecho citado muy a menudo vale también con seguridad igualmente para América Central.

### *Observaciones finales*

El puente terrestre centroamericano entre las extensas masas continentales y zonas de altas montañas de México y Colombia representa por una parte climatológicamente un espacio uniforme por otra parte ocupa una posición de transición desde el punto de vista de la flora y de su historia. Por lo tanto, América Central constituye un ejemplo excelente para mostrar como los puntos de vista climático-ecológico y histórico-florístico deben combinarse en el estudio de la capa vegetal de la tierra.

### BIBLIOGRAFIA

- BADER, F. J. W.: Die Verbreitung borealer und subantarktischer Holzgewächse in den Gebirgen des Tropengürtels. Nova Acta Leopoldina. Bd. 23 N.F. Nr. 148. Leipzig 1960.
- CALDERON, S. y STANDLEY, P. C.: Lista preliminar de plantas de El Salvador. 2. Ed. 1944.
- CUATRECASAS, J.: Observaciones geobotánicas en Colombia. Trabajos del Mus. Nac. de Ciencias Naturales. Serie Botánica 27, Madrid 1934, 1—144.
- CUATRECASAS, J.: New Mural Shows Plant Life of Columbia's High Andes. Nat. Hist. Mus. Bull., Vol. 19, Nr. 1, Chicago 1948.
- DICKEY, D. R. and VAN ROSSEM, A. J.: The Birds of El Salvador. Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist. 23, 1938.
- HOLDRIDGE, L. R.: La Vegetación de Costa Rica. In: Atlas Estadístico de Costa Rica. San José 1953.
- HUMBOLDT, A. VON: De distributione geografica plantarum, secundum coeli temperiem altitudinem montium prolegomena. Paris und Lübeck 1817.
- KOVAR, P. A.: Idea general de la Vegetación de El Salvador. In: Plants and Plant Science in Latin America, p. 56/57, Waltham, Mass. 1945.
- LAUER, W.: Humide und aride Jahreszeiten in Afrika und Südamerika und ihre Beziehung zu den Vegetationsgürteln. Bonner Geogr. Abh., Heft 9, Bonn 1952.
- LAUER, W.: Zentralamerika, Bericht über eine Forschungsreise, 1953/54, Erdkunde, Bonn 1954.
- LAUER, W.: Vegetation, Landnutzung und Agrarpotential in El Salvador (Zentralamerika). Schr. d. Geogr. Inst. d. Univers. Kiel, Heft 16, 1. Kiel 1956.
- LAUER, W.: Klimadiagramme. Gedanken und Bemerkungen. Erdkunde, Bonn 1960.
- LAUER, W.: Las formas de la vegetación de El Salvador. Comun. del Inst. Trop. de Inv. Cient. San Salvador 1954.
- LAUER, W.: Vegetación de El Salvador. Atlas Censal de El Salvador. San Salvador 1955.
- LUNDELL, C. L.: The Vegetation and Natural Resources of British Honduras. In: Plants and Plant Science in Latin America, 270—273, Waltham, Mass. 1945.

- MARTINEZ, M.: Los Pinos mexicanos. Mexico 1948.
- PITTIER, H.: Ensayo sobre las plantas usuales de Costa Rica. Wash. 1908., San José 1957<sup>2</sup>.
- RICHARDS, P. W.: The Tropical Rainforest, an Ecological Study. Cambridge 1952.
- STANDLEY, P. C.: Flora of Costa Rica. Part. I—IV. Field Mus. of Nat. Hist. Bot. Ser. Vol. 18, Chicago 1937/38.
- TROLL, C.: Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel. Jahresber. des geobot. Inst. Rübel in Zürich f. 1947, Zürich 1948, 46—83.
- TROLL, C.: Das Pflanzenkleid der Tropen in seiner Abhängigkeit von Klima, Boden und Mensch. Tagungsberichte u. wiss. Abh. d. Dt. Geographentages in Frankfurt/M. 1951. Remagen 1952, 35—66.
- TROLL, C.: Forschungen in Zentralmexiko 1954. Tagungsber. u. wiss. Abh. d. Dt. Geographentages in Hamburg 1955, Wiesbaden 1957, 191—213.
- TROLL, C.: Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. Bonner Geogr. Abh. Heft 25, Bonn 1959.
- WEBER, H.: Die Páramos von Costa Rica und ihre pflanzengeographische Verkettung mit den Hochanden Südamerikas. Akad. d. Wiss. u. Lit. Mainz, Math.-nat. Kl. Nr. 3, Wiesbaden 1958.
- WOODSON, R. E. and SCHERY, R. W.: Flora of Panama. Annals Missouri Bot. Garden 45, 1958, 1—91.

## SUMMARY

### Problems of phytogeographical division in Central America

Regarding its plant cover Central America occupies a special position among tropical countries. Although in its horizontal and vertical zonation the vegetation of the area is adjusted to the climatic conditions of the tropics, its components show floristic elements characteristic of the boreal zone.

The paper investigates first the climate of the area, which appears as a genuine tropical "diurnal" climate up to the highest altitudes. The vegetation is arranged into climato-ecological zones according to the number of humid or arid months (isohyromenes) and thermal altitudinal belts (annual isotherms). The floristic investigation shows a more pronounced presence of holarctic and neoarctic elements in the north of the area. Many tropical mountain flora elements reach their northern limit in Costa Rica. Some are to be found as far north as the Mexican mountains.

The main reason for the sudden interruption of plant migration from north to south or south to north is the great gap in the mountain range between Honduras and Costa Rica.

To sum up, the special position of Central America as regards plant geography is characterized by a striking contrast between climato-ecological unity and floristic diversity.

## DISCUSSION

WEISCHET: Me gustaría saber, como es posible construir un mapa de isohigromenas para América Central. La base de observaciones es muy escasa. Siempre tengo la impresión, que se elabora los mapas fitogeográficos y los mapas de isohigromenas en conjunto. Para una comprobación en sentido de las ciencias naturales los mapas no deben ser interdependientes.

Además hay que decir, que el índice de aridez geofísicamente es muy dudoso. La temperatura que influye en la evaporación es la temperatura de radiación y no la temperatura del aire.

LAUER: El mapa de isohigromenas tiene como base una red pluviométrica de 543 estaciones y de temperatura de 288. Con estos datos fué elaborado el mapa de isohigromenas. El mapa de vegetación fué trazado a base de mis propios observaciones en varios perfiles trasistmicos y en comprobación con las fotos aéreas disponibles. Según la escala del mapa se generalizó. El trazo de las líneas de isohigromenas se ha fijado por medio de interpolación como comunmente se dibuja isolíneas. En este caso el conocimiento de la vegetación me fué una ayuda complementaria muy deseada.

Sería deseable indudablemente de reemplazar los existentes índices de aridez por índices en los cuales figuren todos los factores, que influyen la evapotranspiración. Desgraciadamente no hay datos suficientes sobre estos elementos.

HASTENRATH: El orador muy claramente subrayó el contraste de unidad climática y diversidad florística en el Istmo. Sin embargo parece existir también un contraste de clima muy importante entre el Norte y el Sur de Centro América en lo que se refiere a las tierras altas. Las tierras altas de Costa Rica son relativamente húmedas en contraste con las tierras altas de Guatemala. Esto también parece tener consecuencias ecológicas.

LAUER: La cuestión aludida demuestra un problema similar, que se presenta en los Andes sudamericanos entre la vegetación del páramo y de la puna. En el flanco norte de la Cordillera de América Central el problema se agudiza por la intercalación pronunciada de los elementos florísticos del holártico en una parte y de la flora tropical y sudhemisférico de otra parte. Opino que el contraste climático mencionado por Usted está bien marcado entre las altas montañas de Costa Rica y de México, mientras que apenas está formado entre Costa Rica y Guatemala.

## LA INFLUENCIA HUMANA EN LA VEGETACION NATURAL DE MONTAÑAS TROPICALES AMERICANAS

GERARDO BUDOWSKI

En muchas regiones tropicales hay montañas que suben a alturas considerables con una vegetación que en sus partes mas elevadas reviste especial interés científico, debido a la composición florística peculiar y una fisonomía que refleja adaptación o condiciones muy críticas. Entre estas últimas deben citarse ante todo los factores climáticos reinantes en especial las bajas temperaturas y los cambios bruscos diarios de temperatura, los cambios extremos de humedad relativa con mínimas muy bajas, la alta radiación tanto entrante como saliente, vientos fuertes, etc.

Como resultado de este ambiente se ha desarrollado una vegetación que ha sido descrita por muchos autores notablemente WEBERBAUER (1945), TOSI (1960), TROLL (1948, 1958) y WEBER (1959) para las montañas tropicales americanas. Particularmente llaman la atención las adaptaciones de plantas para aprovechar el máximo de calor con crecimientos cercanos al suelo, especialmente donde hay rocas, hojas pequeñas y peludas, entrenudos cortos, raíces muy firmemente arraigadas, flores con colores densos y muchas otras peculiaridades. También existen ciertos árboles que llegan a crecer a elevaciones notables particularmente los géneros *Polylepis*, *Pinus* y *Juniperus* que suben a más de 4,000 m de elevación. Hay razones para suponer que bajo condiciones tan precarias, el crecimiento de las plantas es relativamente lento en su ambiente natural y que, a diferencia de zonas menos expuestas a condiciones atmosféricas extremas, los procesos sucesionales progresivos son mucho mas lentos.

Estas zonas de vegetación muestran sus características más sobresalientes a partir de los 3000 m aproximadamente. Esta cifra es naturalmente arbitraria y depende principalmente de la elevación total de la masa montañosa, el relieve y la latitud. Sin embargo permite "situarnos" dentro de los objetivos de este estudio.

En estas zonas de vegetación, en muchas montañas del mundo, hay habitantes que tradicionalmente han explotado este medio para su beneficio personal y han modificado enormemente el paisaje con sus intervenciones. El resultado ha sido un cambio profundo en los linderos naturales de asociaciones vegetales y en la composición florística y la fisonomía de éstas.

Desde luego, no es solamente el elemento humano que interviene en modificar el cuadro de la vegetación. A diferencia de zonas mas bajas, hay igualmente una fuerte influencia de elementos naturales que provocan inestabilidad debido a la geología y el relieve induciendo derrumbes, erupciones, la glaciación y sus consecuencias y la violencia de ciertos elementos climáticos, los que todos tienden a producir fuertes y a menudo repentinos cambios en la vegetación.

El objeto de este trabajo es hacer una evaluación de estos cambios, cuando son influenciados por el hombre. Tal evaluación necesariamente ha de ser superficial por la poca cantidad de datos disponibles.

### *La naturaleza de las intervenciones humanas*

En general pueden distinguirse cuatro causas principales de modificación de la vegetación natural por el hombre: la deforestación o el corte de vegetación natural, principalmente con el fin de proveerse de leña o combustible, el pastoreo (va-

cunos, ovejas, llamas, vicuñas, guanacos y alpacas), el fuego, empleado en regiones donde la presencia de una estación seca permite su empleo y finalmente la agricultura, implicando el establecimiento de cultivos, con la introducción consecuente o accidental de nuevas plantas.

La deforestación para abastecimiento de leña es posiblemente el proceso más antiguo y en ciertas zonas de los Andes es seguramente la causa de la desaparición completa de ciertos tipos de asociaciones arbóreas y arbustivas (ELLENBERG, 1962).

Conviene igualmente citar la práctica frecuente de usar secciones de raíces de ciertas plantas para combustible y asimismo, la recolección de la boñiga para el mismo fin.

La quema se practica casi siempre para favorecer la aparición de pastos nuevos y eliminar arbustos u otras malezas a favor de gramíneas en forma similar a lo que ocurre en zonas de bajura. El pastoreo natural posiblemente haya existido mucho antes de la ocupación del hombre especialmente por parte de llamas, vicuñas, guanacos y alpacas, pero es también de suponer que la domesticación de estos animales y sobre todo la introducción de otros tipos de mamíferos haya resultado en una presión mucho mayor sobre la vegetación.

El establecimiento de cultivos significa desde luego, la destrucción de la vegetación natural. Cuando el terreno se abandona, es invadido por una vegetación secundaria característica. Muchas veces al introducir un cultivo, éste se naturaliza en la región. Más frecuente aún es que ciertas semillas de malas hierbas se van introduciendo accidentalmente junto con el cultivo y proliferan luego en forma natural en la zona. Esto es el caso en muchos integrantes de pastos de altas montañas que hoy ocupan extensas zonas pero que deben su presencia a introducciones relativamente recientes de Europa y Africa.

La tendencia para estas intervenciones es de aumentar debido principalmente al incremento de la población y sus necesidades de buscar alimentos y sustento en zonas que anteriormente resultaban marginales pero las que por razones de necesidad y avances de comunicación y comodidades de vivienda, están adquiriendo paulatinamente cierto potencial económico para algunos sectores de la población.

#### *Los resultados de intervenciones humanas*

Básicamente cuando ocurre una intervención que signifique eliminación de parte de la vegetación natural, hay sustituciones de ciertas especies por otras, mejor adaptadas al nuevo ambiente creado. En general, la tendencia es que plantas de zonas de climas más inclementes (más frío o más seco) ocupen el nicho dejado vacante. Así, las áreas deforestadas en zonas limítrofes entre bosques o matorrales arbóreos y las praderas contiguas de la faja más elevada serán ocupadas por los integrantes de estas praderas, más resistentes a la sequía y que normalmente crecen en zonas más altas y frías. En las zonas húmedas, el efecto neto es una baja en elevación sobre el nivel del mar de plantas como *Espeletia* spp., cuando normalmente se encuentran en zonas más altas, y más frías. En Venezuela ciertos "páramos" con *Espeletia*, se han venido ampliando hacia zonas menos elevadas, como resultado de intervenciones humanas.

Este cambio de lindero entro orillas de dos asociaciones contiguas no deberá confundirse con un cambio climático, provocado por ejemplo por el avance o retroceso de glaciares y que teóricamente puede producir efectos parecidos.

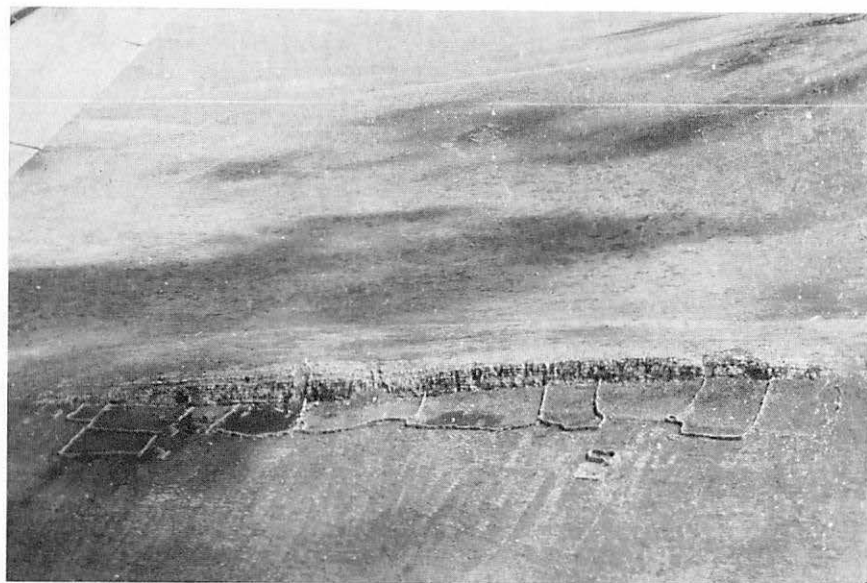


Fig. 1. Encierros de piedra para ovejas en la puna a 4200m. en el Perú central.

Otro cambio interesante observado especialmente en Perú es el que resulta del efecto de encerrar ganado en corrales donde hay naturalmente una acumulación de excrementos (Fig. 1). Estos terrenos luego se utilizan en algunas zonas para ciertos cultivos como la papa. En vista de que la descomposición de materia orgánica es un proceso lento a temperaturas reinantes, puede especularse que el efecto residual de este abono persista por mucho tiempo.

#### *Las plantaciones de árboles a elevaciones encima de 3,000 m*

En los últimos años ciertos árboles especialmente *Eucalyptus globulus* y posiblemente algunas especies de pinos, han tenido una aceptación sumamente halagadora entre las poblaciones de algunos países andinos particularmente Perú, Bolivia y Ecuador. Se cultivan hasta cerca de 4000 m de altura aunque la mayor parte corresponden a elevaciones de 3000 a 3,600 m (Fig. 2). El precio alcanzado por la madera de eucalipto para las minas y la utilización integral de las ramas y el follaje seco para leña, ofrecen interesantes posibilidades económicas. Cerca de Huancayo, Perú, a 3400 m. de elevación, un árbol de 10 años de *Eucalyptus globulus* vale más de US \$ 10, en pie. Tanto es así, que en algunas plantaciones se usan suelos que compiten perfectamente con la agricultura y hasta se irrigan, por lo menos en los años iniciales de la plantación.

Las plantaciones de pinos, aunque en escala todavía experimental también parecen promisorias, especialmente *Pinus radiata* y ciertas especies del Centro de México. La experimentación con plantaciones de especies naturalmente adaptadas a condiciones altas y climáticamente adversas parece ofrecer interesantes perspectivas.

En México *Pinus montezumae* var. *rudis* (= *P. hartwegii*) crece a más de 4,000 m. Más arriba de 3000 m. se encuentran otras varias coníferas en México y Guatemala, todas de gran valor comercial. Entre estas merecen destacarse *Pinus ayacahuite*, *Pinus flexilis*, *Abies religiosa* y *A. guatemalensis* (BUDOWSKI, 1966). En Asia, *Abies webbiana* y *Pinus excelsa* y un *Juniperus* pasan también de 4000 metros según GAUSSEN y BARUEL (1955). En México, *Juniperus monticola* forma *compacta* (= *J. tetragona*) crece hasta 4,500 metros aunque admitidamente tiene casi siempre una forma que lo desmerita comercialmente.

Aplicando de nuevo el principio de que plantas oriundas de zonas climáticamente difíciles son a menudo "colonizadores" de áreas donde hubo deforestación, resulta interesante especular en que forma se desenvolverían ciertas especies bajo plantaciones y en condiciones climáticas algo más favorables que en su lugar de origen. Al efecto en Perú, en la Universidad del Centro, a 3400 m. de elevación, se están haciendo ensayos de propagación con el género *Polylepis*, un árbol rosáceo que posiblemente sube a elevaciones mayores que cualquier otro en América Latina. Se ha logrado su arraigamiento en estacas y bajo condiciones controladas y su crecimiento parece ser mucho más rápido que en su habitat natural. ELLENBERG (1962) sugiere igualmente que una buena parte de la puna de Perú es susceptible de reforestarse con todo éxito a base de especies leñosas autóctonas.

#### *Perspectivas futuras*

Frente a la explosión demográfica y los avances tecnológicos pendientes de lograr la utilización más eficiente de todos los terrenos capaces de servir al hombre, cual es la suerte que ha de afectar la vegetación de montañas tropicales?

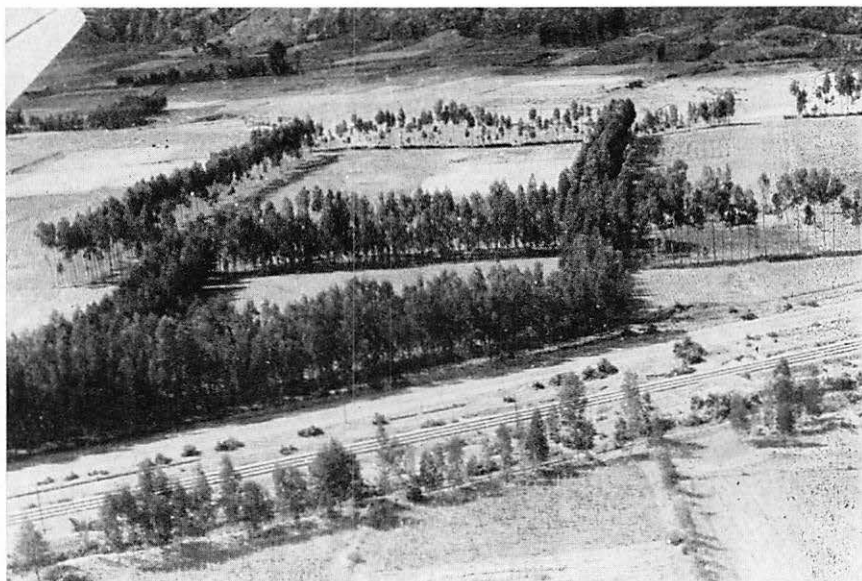


Fig. 2 Plantaciones de *Eucalyptus globulus*, bordeando campos cultivados a 3400 m., región de Huancayo, Perú.

Aparentemente hay dos tendencias conflictivas, la del conservador y la del agricultor o ganadero quien quisiera utilizar estos terrenos. El buen planificador quizás no tenga otra alternativa que tratar de conciliar ambas tendencias tomando en cuenta las necesidades y aspiraciones de generaciones futuras. Para muchas zonas indudablemente el uso más lógico ha de ser el de parque nacional, reserva de la naturaleza, con énfasis en un régimen de protección, más bien que cualquier otro uso que implica aprovechamiento para leña o zona de pastoreo.

Sin embargo, un enfoque práctico revelará que aún si se mobilizan todos los recursos para preservar estos sitios de futuras destrucciones con medidas como parques nacionales, protección de reservas biológicas, etc., todavía habrá que topar con la presión y la incompreensión de un sector numeroso y políticamente activo de la población campesina que actualmente utiliza estos lugares. Por estas razones debe buscarse posiblemente un aprovechamiento mas productivo de ciertos sectores, lo que contribuirá en aliviar la presión sobre otros. Así, el establecimiento de plantaciones de especies forestales que han de producir altos ingresos económicos, tales como *Eucalyptus globulus* o ciertas coníferas, permitirá una mejor protección del resto de la zona contra los leñadores que antes destrozaban toda una región. Igual puede decirse de un programa de mejoramiento de pastos y de ganado.

Por el interés científico y estético que revisten, las altas montañas de los trópicos americanos han de servir ampliamente a futuras generaciones y es de desear que se realicen esfuerzos prácticos e inmediatas para que cumplan esta función. Es de esperar que el mejor conocimiento de las intervenciones humanas pasadas, sirva de guía de como manejar estas áreas montañosas y sus pobladores para que vivan en equilibrio con la naturaleza, desde luego no un equilibrio estático, sino dinámico, procurando elevar el nivel económico y social de toda la región afectada y circundante.

#### BIBLIOGRAFIA

- BUDOWSKI, G.: Some ecological characteristics of higher tropical mountains. Turrialba 16, 2. 1966. pp. 159—168.
- ELLENBERG, H.: Asociaciones de plantas y sus condiciones biológicas en el Perú. *Agromonía* 28, 1—2. 1962. pp. 7—18.
- GAUSSEN, H. and BARUEL, P.: La vie aux hautes altitudes. Paris, Horizons de France, Collection "La Nature Vivante", 1955. 207 p.
- TOSI, J. A.: Zonas de vida natural en el Perú. Inst. Interamericano de Ciencias Agrícolas, Boletín Técnico No. 5, Lima, Perú, 1960. 271 p. 4 mapas.
- TROLL, C.: Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel. Jahresbericht d. Geobot. Forschungsinstitutes Rübel in Zürich f. 1947. Zürich, 1948. pp. 46—83.
- TROLL, C.: Zur Physiognomik der Tropengewächse. In: Jahresber. d. Ges. d. Freunde u. Förd. der Rhein. Friedrich-Wilhelm-Univ. zu Bonn, 1958. Bonn 1959. pp. 3—75.
- WEBER, H.: Los páramos de Costa Rica y su concatenación fitogeográfica con los Andes sudamericanos. San José, Costa Rica, Instituto Geográfico de Costa Rica, Ministerio de Obras Públicas. 1959. 67 p.
- WEBERBAUER, A.: El mundo vegetal de los Andes peruanos. 2a. ed. Lima, Ministerio de Agricultura, 1945. 776 p.



## SUMMARY

### Human influence on natural vegetation on tropical American mountains

The very peculiar mountain vegetation of tropical American mountains is affected by man in different ways: clearing for firewoods, grazing, fire often set to favor grazing and agriculture including introduction of fodder and tree crops. Substitution of natural vegetation which has been cut and grazed is usually achieved by species naturally adapted to colder and drier environments which then become pioneers, often producing shifting of apparently natural boundaries between vegetational belts.

Introductions of pastures and their weeds have also produced important alterations.

Tree planting of *Eucalyptus globulus* has shown to be of great economic interest in certain areas. Certain pines are also promising. A very interesting gene pool of conifers and other species is found naturally at higher elevations and these should be of interest for plantations.

In order to be able to protect certain mountainous regions from more intense human interventions it is suggested that development plans leading to better grazing and forestry practices on selected areas, may actually alleviate population pressure on other large areas of natural vegetation which can then be managed with greater ease as part of national parks, biological preserves and other similar protected areas.

## DISCUSSION

KINZL: 1. El eucalipto está transformando el paisaje en toda la sierra peruana. Alrededor de las poblaciones ya hay verdaderos bosques de eucaliptos que corresponden al segundo círculo de Thünen (para abastecimiento con madera y leña). Hasta en la selva amazónica ya han plantado eucaliptos.

2. Por los leñadores en las quebradas de las cordilleras ya se ha destruido muchas bosques de *Polylepis*. Estos árboles se han conservado sobre todo en partes no accesibles. Hay diferencias también entre las quebradas que son propiedad de una comunidad de los indígenas o de una hacienda que generalmente cierra toda una quebrada.

3. La quema no es solamente un acto con fines económicos. Los indios queman por ejemplo la *Puya Raimondii*, que alcanza una altura de 12 m, también para divertirse con las llamas sobre todo en el día de San Juan (24 de julio).

4. Sobre el campo desértico del aluvión de Raurahirca del año 1962 se encuentran plantas de la puna que temporalmente pudieron crecer en esa altura de 2 500 m.

## PARAMO VEGETATION AND ITS LIFE FORMS

JOSE CUATRECASAS

We call paramos the highest and open regions of the equatorial Andes in which special physical, climatic and meteorological conditions of tropical character prevail, conditions which are the deciding factor in the natural selection of particular types of life forms. The paramos are irregular, uneven lands, from very rough to flat, stretching from altitude 3800 m (locally from 3200 m) to the perennial snow line at 4500—4700 m. Geographically, they extend from Costa Rica at 11° of latitude north to northern Huánuco in Peru at about 8° latitude south.

### *Climate*

The paramos are permanently cold and wet with uniform conditions prevailing throughout the year (tropical factor). The highest variations are diurnal, starting with a uniform period of 12—13 hours daylight. Documented data on climate are scarce due to the lack of stations in the proper zone; we have to compile the pattern of the climatic conditions of the paramos from isolated observations made by scientific collectors, and the records of a few isolated meteorological stations.

Air temperatures in the paramos are always low, without monthly fluctuations. The monthly average temperature varies from 10° to 1° centigrade, with an annual oscillation of only 3°. It is more important to know the maximal and minimal temperatures. The registered absolute minima vary from 8° to —3°, the maxima from 12° to 20° centigrade. Location (physiography) and altitude are determining factors. It is obvious that the minima occur at night and the maxima at daytime. Extreme fluctuations take place during the short period of 24 hours, and these oscillations are constant and uniform throughout the year (Fig. 1).

Compared with those of other climates, temperatures on the paramos are stable. They are permanently low, nearing the freezing point, which is exceeded only in the altitudinal border for short daily periods. Below the perpetual snow line there is a narrow marginal belt extending down to about 4300 m altitude, within which nocturnal snow precipitation often occurs daily. The snow appears periodically for several hours at the uppermost range of the paramos on a narrow belt that I call the superparamo. A white layer of the fallen snow (2—3 cm) covers the ground and vegetation until 8 o'clock in the morning when it starts to melt. By about 9 A. M., the snow has already vanished. This phenomenon, together with the nightly freezing, strongly influences the plant life. The vegetation here is discontinuous or scarce, and in this unevenly limited, sandy and rocky zone the flora is distinctive.

While the temperature pattern is a constant climatic feature, the rainfall pattern may vary considerably from one year to another. But from all available observations, we can say that the paramos are humid because, besides the rainfall, there is a persistent state of cloudiness or fog (Fig. 2). A constant formation of dew or frost keeps the soil itself soaked. The atmospheric humidity ranges between saturation and 75%, falling occasionally to 50%. The annual rainfall varies from 1000 to 2000 mm, being rather uniformly distributed — either without

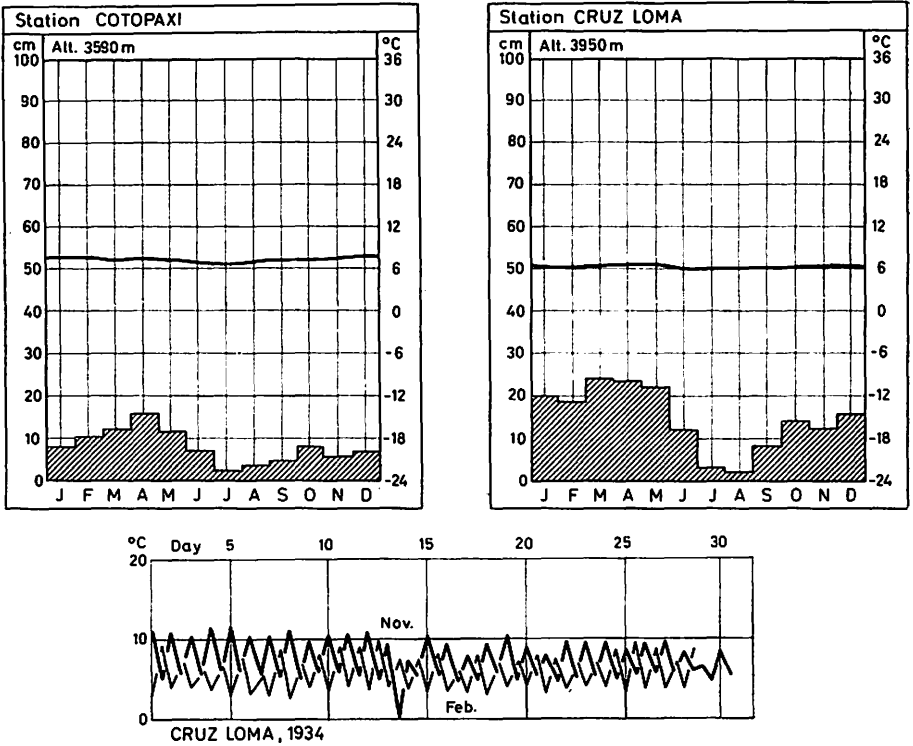


Fig. 1. Above: Average monthly temperature and precipitation charts for Cotopaxi, 3590 m and Cruz Loma, 3950 m alt., Ecuador. Below: Daily maximum and minimum temperatures for the extreme months of 1934 at Cruz Loma, 3950 m alt., Ecuador. From FERDON, 1950.

well marked periods of fluctuation, or with short periods of low rainfall. The available estimated figures of rainfall are supported by the records of a few meteorological stations established in paramo regions — some of them temporarily. El Ruiz, Caldas, Colombia (4200 m alt.) registered 1011 mm annual rainfall; El Paso, Tolima (3265 m) 2296 mm; Pantano Redondo, Cundinamarca (3150 m) 1400 mm, and Cruz Loma, Ecuador (3950 m) 1779 mm.

Winds are frequent and, although they are neither constant nor violent, they intensify the effects of coldness, and of physiological dryness upon the plants of the paramos.

### Soils

The paramo soils are grassy, black or dark brownish in the A and B horizons, acid (pH 3.7—5.4), very deep, and compact. They are usually saturated with water, retaining the humidity even during periods of reduced rainfall. Above sand and rocks, but only in the higher elevations (superparamo), the soil is shallow. According to JENNY (1948) the known soils found in paramos may be classified as "Paramo humus soils", "Andino humus soils" and "Andino podzol". The soils

of the first type have a very deep profile; the humus layers are not sharply differentiated. They are very acid (3.7—4.4 pH under climax conditions). Their nitrogen and organic matter content and the carbon-nitrogen ratio is wide. The "Andino humus" type has an average pH of 4, a total nitrogen content of 0.7% and an organic carbon content of 10.64%. The Andino podzols have a strongly developed raw humus horizon (A0 + A1). The dwarfed character of their vegetation is similar to that of the vegetation on Alpine podzols in Central Europe, according to JENNY. A study of the Colombian soils has shown that the color of the soil becomes darker with increases in altitude and this is in accordance with its increasing content of organic matter. JENNY et al. (1948) demonstrated that nitrogen content of the surface soil (0—8 inches) increases sharply with altitude. The highest nitrogen content (1.8%) was found in a paramo at an elevation of 3500 m. A diagram shows diagrammatically the great contrast between these data and figures obtained in the mountains of the United States (Fig. 3).

*Plant life*

The paramos proper are covered by a continuous and often dense evergreen vegetation of xeromorphic structure. The plants include bushes, dwarf trees (isolated or in thickets), grasses in bunches, and herbs forming mats, plant-cushions, plant-carpets, meadows, turf. The paramo vegetation is open, emerging above the forested slopes of the Andes. It is complex. A great number of different floristic elements are involved. The structure and physiognomy of the diverse combinations of biotypes form a characteristic, if not unique, feature of the paramos. The concurrence of this diversity of floristic features with different morphologic ones emphasizes the high biological potentiality of the paramo environment.

The Andean flora has its origin in the neotropical flora, which was developed before the elevation of the cordillera. It evolved progressively while the mountains were slowly rising, creating new and lower thermal conditions. Life forms and the flora have simultaneously developed a kind of parallel evolution which probably is in full activity at the present time. When the summit of the tropical Andes reached an altitude corresponding to the freezing point, the forest species

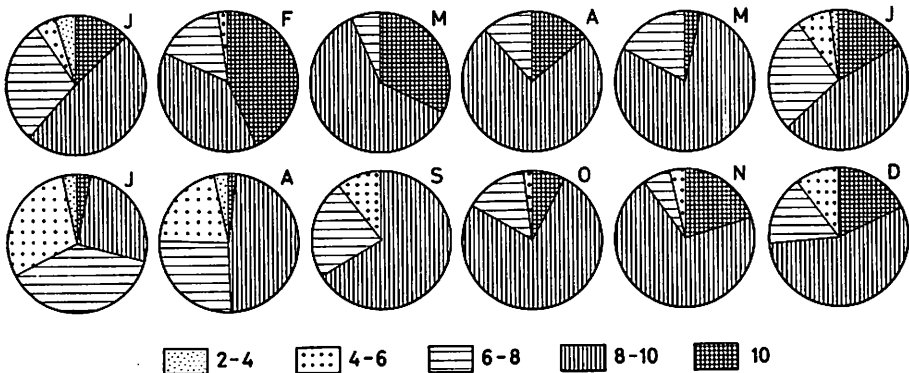


Fig. 2. Monthly cloud diagrams for the highland station of Cruz Loma, 3950 m alt., Ecuador. From FERDON, 1950.

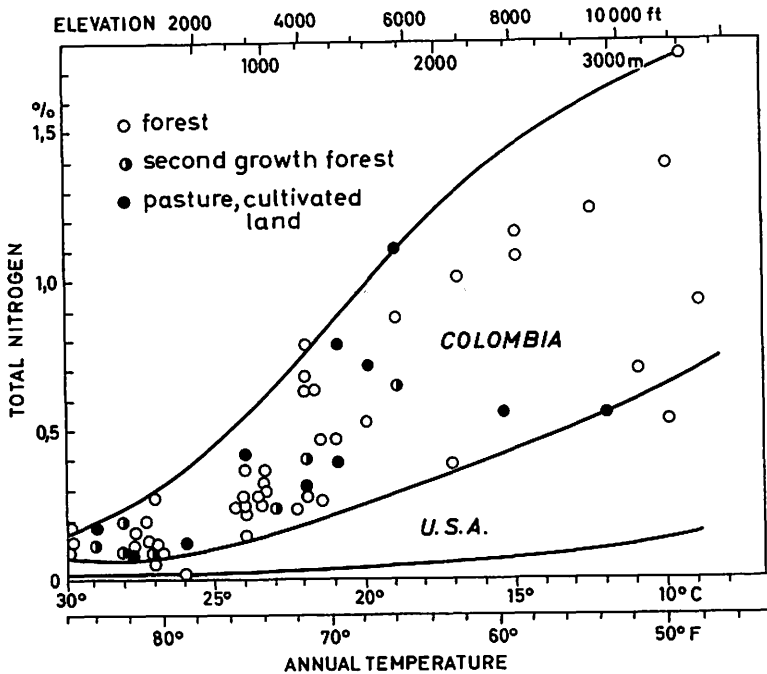


Fig. 3. Relationship of soil nitrogen, elevation, and corresponding annual temperature. Each point represents an individual sample. The curve "U. S. A." represents the nitrogen latitude function of the originally timbered soils of midwestern and eastern United States. From JENNY and al. 1948.

became progressively lower in stature, with smaller, thicker, pubescent leaves. Other kinds of adaptations are represented by different structures which, like those mentioned above, permit the plants to live in the cold tropical paramos as we see them today. It appears that this evolution is much more recent than the evolution of the cold temperate flora of Eurasia, and that it is actively continuing even now.

#### *Life forms*

It is interesting to define and to interpret the vegetation, using statistical analyses of the floristic components, and classifying them in life forms to establish the proportional representation of species in each biotype. In this way, we can arrive at a recognition of the biotypological spectra. Some years ago, I made a statistical study of a few plant communities found on paramos in the eastern and central Andes of Colombia. Studies of (1) the rates of density of their components and (2) their biotypological spectra enable us to characterize the types of vegetation found on the paramos. Let us consider the life forms first. Just as we call the aggregate of the components of a plant-association a *synecia*, we call the entity comprising all of the elements belonging to the same biotype a *symorphia*. The basic life forms in paramo *synecia* are those derived from the classic concepts of: Arbor, Frutex, Suffrutex, Herba, Gramen, Rosula, Caespes, Pulvinus, Fasciculus.

These words are self explanatory. Adding the suffix *e t u m* gives the collective designation for the symorphia. Musci and Lichenes are also life forms. They are usually associated forming the Proteretum. Two additional biotypes have still to be considered: *Caulirosula* and *Cryptofrutex*, which play an important role in paramo plant life. They are here defined (Fig. 4).

*C a u l i r o s u l a*. This is the most peculiar biotype of the paramo's ecology. It is developed chiefly by members of the genus *Espeletia* (Compositae). These plants form large rosettes of usually densely woolly, white or whitish leaves. The rosettes either grow directly on the ground or are borne on erect, unbranched trunks, tightly encased in a thick cloak of old, dry leaves or leaf sheaths. The woody stems, terminating in a white, woolly rosette, are usually as tall as a man — sometimes twice that tall. They may even reach a height of ten meters in mature un-

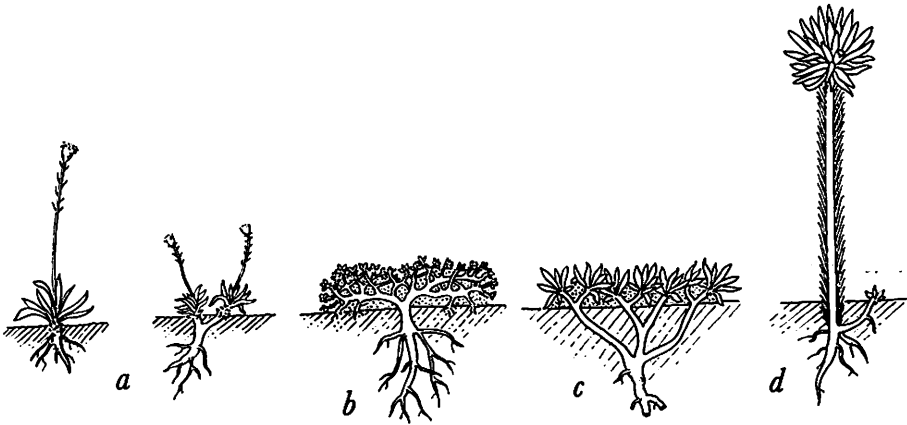


Fig. 4. Life forms: a, rosula; b, and c, cryptofrutex; d, caulirosula.

disturbed páramos. These striking plants, which some authors call rosette-trees, are the dominant feature of great extensions of the paramo landscape. I have called this biotype *caulirosula* and its association or symorphia *caulirosuletum*. In common language, the formation is called *frailejón*. This very expressive term is derived from *frailejón*, the vernacular name for the genus *Espeletia*. This spectacular life form, the *caulirosula*, is undoubtedly of tropical origin. It occurs in the lower Andean belts of vegetation as well as in the thermophilous rainforest at sea level. In the tropics it is widely represented in several taxonomic groups such as the pteridophytes, and palms, both of which are abundant from sea level to the timber line. Other groups and juvenile stages of several angiosperm taxa also produce examples of this life form. Characteristic for some communities in the paramos is a perfect *caulirosuletum* formed by the fern genus *Blechnum*. Some species of the palm genus *Ceroxylon* may come very close to the paramos. Another striking kind of *caulirosula* (classified as *acanthirosula*) is represented by the genus *Puya* (Bromeliaceae). This life form is often gigantic with large, stiff, spiny leaves and an enormous, thick, columnar central inflorescence.

*C r y p t o f r u t e x*. The *cryptofrutex* comprises dwarf or prostrate woody shrubs. Their ligneous branches are low or creeping, usually crowded near the ground. The

lower branches are hidden by a dense mass of debris or by humus soil. The debris consists of faded leaves, leaf sheaths, and miscellaneous organic remains. The distance of the new buds from the ground is here not a very important factor in determining the kind of biotype. Protection against unfavorable environmental conditions is achieved through reduction in size of the plant, and by the covering (mulching) of the whole branching system.

The cryptofrutex (formation concept: cryptofruticetum) is represented in several forms. One form is characterized by plants with loose, emergent, elongated flowering branches. Another builds cushions. Still others form dense mats, carpets, or bunches (tufts). Most of these life forms would be included by some authors in the *chamaephytae* of Raunkier, but they are really quite distinct.

*Herbae*. The herbaceous plants present in paramos are perennial. They develop diverse habits, e. g., caespitose, pulvinate, bunched, etc.

*Gramina*. The grasses cover extensive areas and represent an important element in the vegetation of the paramos. They grow typically in dense bunches (tufts) with rigid, pointed, tubular involute leaves. This biotype is called *fascigraminium*. The corresponding symorphia is called *fascigraminetum*, or *perennigraminetum fasciculosum*.

*Proteretum*. Musci, Hepaticae and Lichenes are also important in paramos. They form mats or cushions of the symorphia proteretum, as do species of the well known genus *Sphagnum*.

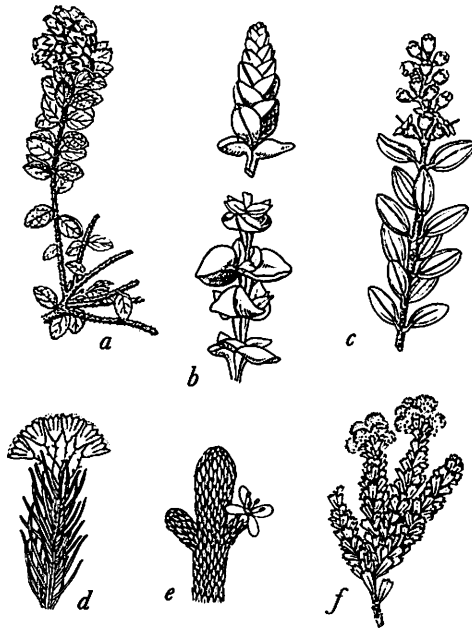


Fig. 5. Several types of evergreen, coriaceous foliage, typical for paramo shrubs and small trees. a, *Gaultheri bolivari*; b, *Hypericum goyanesii*; c, *Miconia summa*; d, *Senecio abietinus*; e, *Aragoa cupressina*; f, *Baccharis tricuneata*.  $\times 2$  (b:  $\times 4$ ).

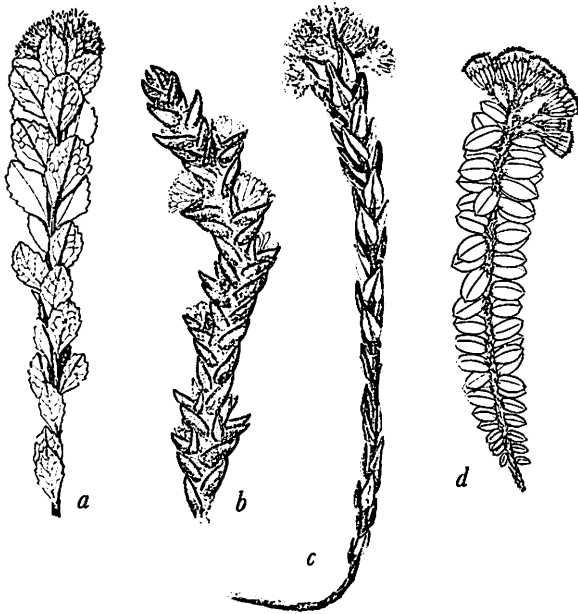


Fig. 6. Typical leaf morphology for paramo shrubs or small trees; coriaceous, evergreen. a, *Baccharis rupicola*; b, *Loricaria colombiana*; c, *Senecio gelidus*; d, *Senecio ramentosus*.  $\times 2$  (b:  $\times 4$ ).

**Arbor, frutex, suffrutex.** All of these life forms are well represented in paramo plant life. Woody shrubs and subshrubs are important in the paramo plant communities with the variations and features analyzed in my statistical tabulations. The trees are small, even dwarfed, without losing their characteristic life form, which includes a very distinct stem or trunk and an evergreen crown.

#### *Morphological secondary characteristics of life forms*

In considering the basic classification of life forms, I have followed the concepts and methods of HUGUET DEL VILLAR (1929). This author envisages variations and subdivisions based on morphological characters reflected in the nomenclature by means of adjectival surnames. In the present study, features of special ecological significance were registered as secondary symorphial characters, among them, the coriaceous, revolute, aciculate, pubescent quality of the leaves as well as their size and their simple or compound or imbricate condition, the indumentation, the scandent habit, etc. (Fig. 5 and 6). The computation of the leaf size was done using the classical Raunkier scale, as follows:

leptophyllous (l)	with a surface less than 25	mm.
nanophyllous (n)	" " " " " 225	mm.
microphyllous (m)	" " " " " 2.025	mm.
Mesophyllous (M)	" " " " " 18.225	mm.
Macrophyllous (MM)	" " " " " 164.025	mm.
Megaphyllous (MMM)	" " " " "	larger.



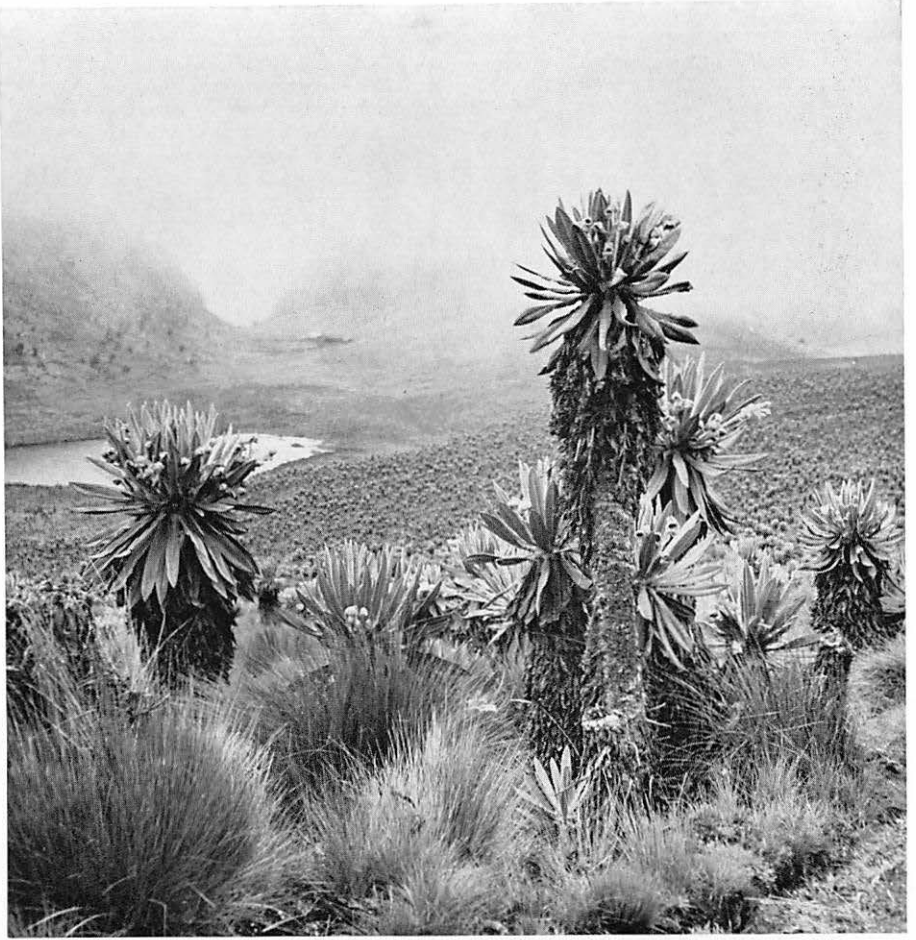


Fig. 7. Caulirosuletum of *Espeletia hartwegiana* Cuatr. with fascigraminetum of *Calamagrotis coarctata* (HBK) Steud. in paramo above 3700 m alt. at Laguna del Ruiz, Cordillera Central, Caldas, Colombia. Photo Cuatr. 1-252.

Paramo plant life is active throughout the year; the component species are evergreen. Although there are paramos with a less wet or almost dry (usually short) period, it can be said that there is no period of recess. It is always possible to find plants in the flowering state. The examination of the biotypological characters reveals a marked xeromorphic structure in the paramo vegetation. In the light of the really humid nature of the environment prevalent in these regions, this xeromorphic structure of the vegetation appears to be „out-of-character“. In fact, however, the environment is also characterized by a marked physiological dryness. Basically, this feature is due to the low temperatures prevailing during most of the daily cycle. The low temperature and the high osmotic pressure of the soil water, curtail water absorption by the roots. Moreover, intense transpira-

tion takes place during the short periods of open sunny sky, and is increased by the drying effect of winds, especially at low atmospheric pressures.

The results of a biotypological study of five paramo communities, made some years ago, are summarized below. I am working at present on a similar study, considering a larger number of plant-associations, and revising the biotypological and secondary symorphial concepts on the basis of a broader experience. From the biotypological spectra already mentioned I have drawn the following conclusions as characteristic for the paramo vegetation:

1. Great extension, sociability and density of caulirosetum (*Espeletia* spp.).
2. Higher percentage of cryptofruticetum species, almost 50%.
3. Lower percentage (11%) of perenniherbetum, mostly caespitose and pulvinate.
4. Perennigraminetum plants with tufted habit, and inrolled leaves — the form with greatest expansion and density.
5. Perennigraminetum plants with tufted habit but with flat leaves — a very rare form, localized at highest altitudes (superparamo).
6. Fruticetum rich in number of species (19%) usually scattered and non-dominant, but showing density in one type of association (Hypericetosum).
7. Predominant leptophyllous forms among the fruticetum (more than 50%), following the nanophyllous with few microphyllous.
8. Exclusively simple, hard-leaved forms in the fruticetum with high percentage (57%) of revolute, 54% tomentose, 35% imbricate, and 11% aciculifolious forms.
9. Rather higher percentage of forms with imbricate leaves or sheaths.
10. Higher percentage of rosette plants.
11. Higher percentage of cushion plants.
12. Annual plants absent or extremely rare.
13. Great development of muscinetum and lichenetum, especially in peaty and turfy places.
14. Trees rare, small, dwarf, scattered or in small thickets.
15. The highest percentage (71%) of characteristic or exclusively paramo species.

#### *Summarized floristics of the paramos*

In order to illustrate the paramo picture with some floristic objectivity, I decided to complete the foregoing dissertation with a summary of the typical genera and species which characterize the flora of the paramos (Tables 1—4, Fig. 7—16). This is a part of a paper presented at the Pacific Science Congress, in Manila, 1953 and not yet published (1953, 1957).

The paramo formations may be divided into three groups: (1) The first is a bushy one and can be called with much propriety „Subparamo“. It occupies the lower part of the altitudinal belt and actually is a transitional zone between the timber line forest and the paramo proper. The vegetation of the Subparamo is a mixture of plants from the two nearby belts, dominated by shrubs but with small scattered trees from the high Andean forest. Besides, it has a large component of shrubby species characteristic in this formation, but these are lacking or are only sporadically found in the Andean forest formation. Examples of these are the species of *Hypericum*, *Aragoa*, *Arcytophyllum*, *Baccharis*, *Senecio*, *Diplo-*

Table 1. Analytical table of the association "Espeletietum Hartwegianae Hyperici-laricifoliosum".

From CUATRECASAS 1934.

	Sociabilidad y cantidad.	Tamaño foliar.	Consistencia foliar.	Vestidura foliar.	Otros caracteres foliares.	Vestidura de los ramúsculos.
<b>Nanoarboretum.</b>						
<b>CAULIROSETUM.</b>						
Espeletia Hartwegiana Cuatr.	AS <sub>3-4</sub>	MM	cart.	lan.		lan.
<b>PTERIDOPHYTOSUM.</b>						
Blechnum obtusissimum Reim.	Sy Gr <sub>1-2</sub>	M-MM	± cor.		div.	
<b>Fruticetum.</b>						
Hypericum laricifolium Juss.	AS <sub>3-4</sub>	l	acicul.		imbr.	
Rapanea ciliata (HBK.) v. pentandra.	S <sub>1</sub>	l-n	cor.	hisp.		pub.
Brachyotum strigosum Tr.	S <sub>1</sub>	n	cor.	hisp.		pub.
Miconia ligustrina Tr.	SCm <sub>2</sub>	m	cor.			
Vaccinium floribundum HBK.	SCm <sub>2</sub>	l-n	cor.		rev.	
Escallonia sp.	S <sub>1</sub>	l-n	cor.	cil.		tom.
Miconia salicifolia Naud.	SCm <sub>2</sub>	n	cor.	roj. pub.	rev.	
Senecio vaccinioides (Kunth) Sch. Bip.	SCm <sub>2</sub>	n	cor.			
Senecio Mutisii Cuatr.	S <sub>2</sub>	l	cor.		± rev.	tom. lan.
Pernettya Pentlandii DC.	SCm <sub>2</sub>	l-n	cor.			
Myrteola vaccinioides (HBK.) Berg.	S <sub>1</sub>	l-n	cor.		rev.	tom.
Gaultheria Bolivari Cuatr.	CM <sub>2</sub>	l	cor.	cil.	rev.	tom.
Berberis quindiuensis Kunth.	S <sub>1</sub>	m	cor.	pulv.		
<b>CAESPITOSUM.</b>						
Pernettya purpurea D. Dn.	SCm <sub>3</sub>	l-n	cor.			
Disterigma empetrifolia (HBK.) N.	SCm <sub>2</sub>	l	cor.			vell.
<b>Suffruticetum.</b>						
Castilleja fissifolia L. var.	S.	n	h.	tom.		tom.
<b>Cryptolignuletum.</b>						
a) RAMULOSUM.						
Bartschia pedicularioides Benth.	S <sub>2</sub>	l-n	h.	tom.		tom.
Alchemilla aphanoides Mutis.	SCm <sub>4</sub>	n	h.	hisp.	div.	pub.
Senecio formosus HBK.	S <sub>2</sub>	m	h.	hisp.		hisp.
Asplenium sp.	Cm <sub>1</sub>	m	h.		div.	
Dryopteris sp.	Cm <sub>1</sub>	MM	h.		div.	
b) ROSULETOSUM.						
Taraxacum officinale Wigg.	S <sub>3</sub>	m	h.			
Plantago hirtella Kunth.	S <sub>3</sub>	M	h.	± hisp.		hisp.
Valeriana longifolia HBK.	S <sub>1</sub>	m	h.			± hisp.
Valeriana plantaginea HBK.	S <sub>1</sub>	M	h.			± pub.
Hieracium tolimense Cuatr.	S <sub>1</sub>	m	h.	hisp.		lan.
Oreomyrrhis andicola (HBK.) Endl.	S <sub>3</sub>	n	h.	tom.	div.	tom.
Ranunculus peruvianus Pers.	S <sub>3</sub>	m	h.			pub.
c) FASCICULOSUM.						
Sisyrinchium tinctorium HBK.	S <sub>3</sub> local	m			linear	

	Sociabilidad y cantidad.	Tamaño foliar.	Consistencia foliar.	Vestidura foliar.	Otros caracteres foliares.	Vestidura de los ramúsculos.
d) CAESPITOSUM. <i>Alchemilla Cuatrecasasii</i> <i>Rothm.</i>	SCm <sub>2</sub>	l		hisp.	vainas imbr.	
<b>Perenniherbetum.</b> <i>Rebunium hypocarpium</i> (L.) <i>Hemsl.</i>	SCm <sub>2</sub>	l	± cor.	tom. pub.	rev. volubl. div.	tom. pub.
<i>Oxalis tolimensis</i> R. Kunth.	S <sub>1</sub>	n	h.			
<i>Cardamine Johnstonii</i> Oliv.	S <sub>1</sub>	m	h.			
<i>Rumex acetosella</i> L.	S <sub>1</sub>	n	h.			
<i>Stellaria serpyllifolia</i> Willd.	SCm <sub>2</sub>	l-n	h.	hisp.		
<b>ROSULETOSUM.</b> <i>Ranunculus geranioides</i> DC.	S <sub>1</sub>	m	h.	hisp.	div.	pub.
<b>PULVINETOSUM.</b> <i>Lysipoma muscoides</i> Hook.	SCm <sub>5</sub>	l	h.	cil.	imbr.	
<b>Perennigraminetum.</b> <b>CAESPITOSUM.</b> <i>Paspalum Bonplandianum</i> <i>Flueg.</i>	S-AS <sub>1-3</sub>				plana	
<b>Acanthiurosuletum.</b> <i>Puya</i> sp.	Gr <sub>2</sub>	M-MM	cor.		espinosa	



Table 3. Biotypological spectrum of "Espeletietum Hartwegianae Calamagrostiosum".

From CUATRECASAS 1934.

Simorfiás	Fruticetum		Cauli-rosuletum		Cryptolignuletum		Perenniherbetum		Anuiherbetum		Perennigraminetum		Proteretum		Total	
Cantidad de especies	18		1		37		12		1		4		7		80	
Tanto por 100 del total	22,5		1		46,5		15		1		5		9			
	Número de especies	%	Número de especies	%	Número de especies	%	Número de especies	%	Número de especies	%	Número de especies	%	Número de especies	%	Número de especies	%
leptophyllae	8	44,5	—	—	12	32,5	5	41,5	—	—	—	—	—	—	25	31
nanophyllae	8	44,5	—	—	14	38	8	66,5	1	100	—	—	—	—	31	39
microphyllae	2	11,5	—	—	7	19	—	—	—	—	—	—	—	—	9	11,5
Mesophyllae	—	—	—	—	2	5,5	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2,5
Macrophyllae	—	—	1	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
coriaceas	18	100	1	100	5	13,5	—	—	—	—	—	—	—	—	24	30
subcoriaceas	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
herbaceas	—	—	—	—	33	89	12	100	1	100	—	—	—	—	46	57,5
revolutas, involutas	8	44,5	—	—	2	5,5	—	—	—	—	—	—	—	—	10	12,5
tomentosa un lado	8	44,5	—	—	1	2,5	—	—	—	—	—	—	—	—	9	11,5
tomentosas	1	5,5	—	—	20	54	6	50	1	100	—	—	—	—	28	35
imbricadas	3	17	—	—	5	13,5	—	—	—	—	—	—	—	—	8	10
aciculadas	2	11,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2,5
divididas	—	—	—	—	12	32,5	—	—	—	—	—	—	—	—	12	15
ramas pubescentes	12	67	—	—	24	65	4	33,5	1	100	—	—	—	—	41	51
ramas, hojas viscosas	1	5,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
rosulosum	—	—	1	100	13	35	—	—	—	—	—	—	—	—	14	17,5
caulirosulosum	—	—	—	—	13	35	—	—	—	—	—	—	—	—	13	16
pulvinosum	2	11,5	—	—	10	27	3	25	—	—	—	—	—	—	13	16
caespitosum	—	—	—	—	—	—	4	33,5	—	—	1	25	7	100	27	34
fasciculosum	—	—	—	—	3	8	1	8,5	—	—	3	75	—	—	7	9
especies característ.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	53	66

Table 4. Biotypological spectrum of the sinecial complex "Espeleton"

CONCEPTOS SIMORFIALES	% EN LAS SINECIAS						% DEL TOTAL DE LA SINECIA						% DEL FRUTICETUM						
	Medias	Cuadro 22	Cuadro 23	Cuadro 24	Cuadro 25	Cuadro 26	Hojas	Medias	Cuadro 22	Cuadro 23	Cuadro 24	Cuadro 25	Cuadro 26	Cuadro 22	Cuadro 23	Cuadro 24	Cuadro 25	Cuadro 26	Medias
Caulirosuletum	3	1	5	3,5	5,5	—	leptofilas	25	31	37	26	28,5	4,5	44,5	67	80	60	100	70
Fruticetum	19	22,5	37	18,5	14	4,5	nanofilas	31	39	19,5	37	37	22,5	—	20	20	40	—	25
Sufruticetum	2	—	2,5	3,5	3	—	microfilas	13	11,5	27	3,5	17	4,5	11,5	13,5	—	—	—	5
Cryptofruticetum	43	46,5	34	22	65,5	45,5	mesofilas	6	2,5	5	—	5,5	18	—	—	—	—	—	—
Perenniherbetum	12	15	17	22	3	4,5	macrofilas	3	1	10	3,5	3	—	—	—	—	—	—	—
Annuherbetum	0,2	1	—	—	—	—	coriáceas	28	30	44	22	34	9	100	100	100	100	100	100
Perennigraminetum	9	5	2,5	7,5	8,5	22,5	herbáceas	51	57,5	56	48	48,5	45,5	—	—	—	—	—	—
Acanthirosuletum	0,5	—	2,5	—	—	—	revolutas	10	12,5	14,5	11	5,5	4,5	44,5	40	60	40	100	57
Proteretum	11	9	—	22	—	—	tomentosas	43	46,5	49	29,5	45,5	45,5	50	40	40	40	100	54
Caespiti-pulvinetum	27	34	12	44	14,5	32	imbricadas	6	10	5	11	5,5	4,5	17	—	20	40	100	35,5
Rosuletum	24	17	27	3,5	31,5	41	aciculares	2	2,5	2,5	3,5	3	—	11,5	6,5	20	20	—	11,5
Acaulirosuletum	21	16	19,5	—	26	41	divididas	13	15	17	11	20	9	—	—	—	—	—	—
Fasciculetum	13	9	2,5	18,5	11,5	23	ramas pubescentes	46	51	49	29,5	48,5	50	67	46,5	40	40	100	58,5
Especies características	71	66	39	66,5	83	100	It is an aggregate of 5 single associations (sinecias) of Espeletietum. This table shows the percentages of characters in each association and total averages.												



Fig. 8. Compact carpet (pulvinus) of *Distichia tolimensis* floating on swampy ground paramo of Nevado del Cocuy, 4200 m alt. In the interstices are *Calamagrostis* sp., *Werneria crassa* v. *minor*, *Plagiocheilus solivaeformis* ssp. *multiflorus* and few stems of *Pernettya prostrata* v. *purpurea*. Cordillera Oriental, Colombia. Photo Cuatr. C-1231.

*stephium*, *Loricaria*, *Gynoxys*, *Stevia*, *Eupatorium*, *Ilex*, *Miconia*, *Brachyotum*, *Macleania*, *Cavendishia*, *Plutarchia*, *Vaccinium*, *Pernettya*, *Gaultheria*, *Disterigma*, *Desfontainia*, *Befaria*, *Purpurella*, *Monochaetum*, *Symplocos*, *Rubus*, *Gaylussacia*, *Siphocampylus*, *Ternstroemia*, *Berberis*, *Monnina*, *Rapanea*, etc. Some of these genera are represented by several species, whose distribution is irregular and of uneven appearance; they often exhibit many showy colored flowers. The more frequently seen trees, scattered among these bushes and often also adopting bush form, belong to the genera *Gynoxys*, *Miconia*, *Purpurella*, *Senecio*, *Diplostegium*, *Escallonia*, *Weinmannia*, *Polylepis*, *Hesperomeles*, *Befaria*. In my previously cited work (1934) I treated this Subparamo formation type as an independent story or altitudinal belt (3<sup>rd</sup> story, ps. 133, 136), including in it the community complex *Vaccinion floribundi* (l. c., p. 77). Several authors have written about the shrubs of the paramos; the most important description, referring to Ecuador, is by DIELS (1938, p. 44).

(2) The second formation type of the paramos is the genuine paramo grassland associated with caulirosuletum (*Espeletia* spp.). Besides the dominant tufted species of *Calamagrostis* or *Festuca*, the paramo is rich in species of the other already mentioned life forms. Most of the shrubs of the Subparamo zone are to be found scattered, others crowded in the proper paramo, according to the prevailing edaphic conditions. Frequently seen in the heart of the paramo are small trees, 1—2 m high, such as *Diplostegium revolutum*, *Valeriana arborea*,



*Gynoxys paramuna*, *Senecio vaccinioides*, *Miconia summa*, *Polylepis boyacensis*, etc. Trees isolated or in small groups can be observed at the edges of the paramos in rocky places up to a very high altitude. I have seen *Gynoxys paramuna* at about 4400 m. alt. and *Polylepis boyacensis* at 4300 m. alt. in sheltered habitat in the Nevado del Cocuy. STUBEL mentions trees of *Polylepis* in Iliniza at 4304 m alt. (DIELS 1938, 46) and N. C. MARTINEZ saw a tree of *Gynoxys buxifolia* 8 meters tall on Pinchincha (DIELS). Species of *Hypericum* with minute imbricated leaves are of the most important shrubby plants of the paramo communities. These are abundant and showy with their bright yellow flowers. In some spots they are combined with *Espeletia* and other species. The most conspicuous of these is *Hypericum laricifolium* which extends all over the paramos from Venezuela to Peru. *Vaccinium*, *Gaultheria*, *Pernettya*, and shrubby Compositae are among the most richly represented genera on the paramos. With the increase of altitude, the shrubs become more scarce, and at a certain altitude (about 4500 m) only grasses, creeping plants and perennial herbs can be found. *Espeletia* is absent. From my own observation, shrubs to be found regularly in the paramo at highest altitudes, are species of *Loricaria*, xeromorphic compositae with *Thuja*-like structure (CUATRECASAS, 1954). Interesting plants of the paramos are species of *Bomarea*, *Bartsia*, *Gentiana*, *Halenia*, *Geranium*, *Lupinus* spp. (*L. alopecuroides* is one of the most spectacular for its woolly columnar inflorescence), *Draba*, *Lucilia*, *Lysi-*

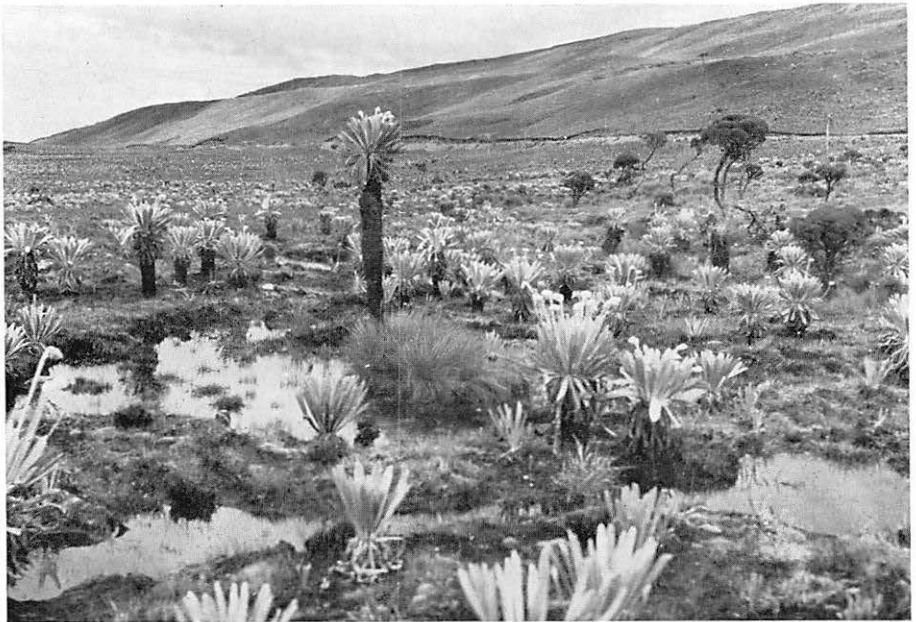


Fig. 9. Caulirosuletum of *Espeletia conglomerata* A. C. Sm., fascigraminetum of *Calamagrotis effusa* (HBK) Steud. and *C. bogotensis* Pilger, nanoarboretum of *Diplostephium revolutum* Bl., sphagnetum with *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. in Páramo del Almorzadero, 3600 m alt. with swampy ground, Cordillera Oriental, Colombia. Photo Cuatr. C-1703.



Fig. 10. Nanoarboretum of *Diplostegium heterophyllum* Cuatr., *Senecio flos-fragrans* Cuatr., *Senecio vaccinioides* Sch. B., *Hypericum laricifolium*, Juss., *H. thuyoides* HBK; frutex with imbricate leaves of *Aragoa abietina* HBK the bambou *Chusquea weberbaueri* Pilg. the fascigraminetum with *Calamagrotis effusa* (HBK) Steud. and *Festuca dolichophylla* Pilger. Páramo de Cruz Verde, above Bogotá at 3400 m alt. Photo Cuatr. C-1740.

*poma*, *Erigeron*, *Senecio*, *Werneria*, *Lycopodium*, *Jamesonia*, *Castilleja*, *Ranunculus*, *Sisyrinchium*, etc., etc. The small *Plantago rigida* forms dense cushions. *Distichia tolimensis* is a most peculiar juncaceous plant. It forms compact carpets of about 15—20 cm of thickness on very wet spots. Most generally it forms a floating carpet over the surface of pools on which it is possible to walk without the danger of its giving in. *Distichia* cushions are made of distichous branches of the plant, parallelly arranged, strongly laterally compressed; they are growing constantly at the top and dying at the base. The dead parts fall to the bottom of the pool where they are converted into turf. These cushions of *Distichia* have exactly the same biology as the *Sphagnum*s. Other cushion-forming plants are species of *Azorella* and *Paepalanthus*. *Sphagnum* communities, intermingled with others, also spread in the paramos. The flora of the paramos is immensely rich and interesting, and even though much is still to be done in its study, there already is some literature about it. For lack of time and space I cannot go farther into this. Nevertheless, it should be mentioned that only in these paramos may groups from boreal or austral migration be found, as, e. g., *Gentiana*, *Draba*, *Cerastium*, *Erigeron*, *Ranunculus*, *Plantago*, *Lupinus* . . . It may not be amiss to insist again on the fact that the vast plant world of the Andes is of American stock. Even the ancestors of the typical caulirosetum of *Espeletia* are still to be found among the woody and tree-like species of *Espeletia* existing in the typical Andean forests.



Fig. 11. The white, woolly, subrosulate paramo-superparamo herbs of the section *Culcitium* type: *Senecio canescens* v. *boyacensis* Cuatr. in Páramo del Almorzadero, 3860 m alt., Cord. Or., Colombia. Photo Cuatr. C-1978.

(3) Above the zone of *Espeletia*, over 4500—4600 m. alt., there remains a small belt of vegetation, which can be easily differentiated from the typical paramo, by the scarcity of plants growing on sandy or gravelly soil and by the difference of the species from those of the Espeletietum. This is the “Superparamo” and corresponds to the “Tierra gelida” of PITTIER (1936, p. 22). According to my observation, this zone is presumably submitted to daily snowfall during the nights in wet seasons. I have formerly described this type of vegetation under the title of “Consocietas de Culcitium” (1934, p. 119, cuadro 26). The most characteristic feature of this community is the presence of the white woolly *Senecios* of the *Culcitium* section, as *Senecio canescens*, *S. nivalis*, *S. cocuyanus*, *S. santanderensis*, not to be found usually in the low paramo. Another characteristic are the heliophilous plants like *Cerastium caespitosum*, *C. floccosum*, *Agrostis nigritella*, *Luzula racemosa*, *Poa orthophylla*, *P. trachyphylla*, *Bromus oliganthus*, *Draba pachythyrso*, *Senecio adglacialis*, *S. supremus*, *S. gelidus*. This altitudinal belt is much broken up, and is nowhere continuous in the high Andes. It is thus practically insular, this being the reason for the high percentage of endemics within its poor but striking flora. The group of plants cited by WOLF (CUATRECASAS 1958, p. 450)



Fig. 12. *Befaria resinosa* Mutis. Meso-nanophyllous frutex with glandulous leaves and red-purple corollas, in subparamo 2800 m alt., near Bogotá, Colombia. Photo Cuatr. C-2026.



Fig. 13. Fascigraminetum of *Festuca toluensis* HBK, at the slopes of vulcano Puracé, 4200 m alt., and the cupressoid frutex (imbricatifolius) *Loricaria thuyoides* v. *microphylla* Cuatr. Photo Cuatr. C-2103.

as occurring above 4600 m alt. (*Culcitium nivale*, *C. rufescens*, *Valeriana alpifolia*, *Pernettya angustifolia*, *Stereocaulon* sp.) belongs to the superparamo belt. "Drabetum pamplonensis" recently described by V. VARESCHI (1953) from the high Andes of Merida (Venezuela) at 4400 m alt., is a community of the "superparamo" too. Here also belong most of the plants from different collectors cited by DIELS as having been found above 4500 m alt. (1938, Tabl. III—IV). However, we have to be cautious in accepting as exact the figures of altitude given by the collectors, since they may have been only estimated or measured with unchecked instruments. Collectors and alpinists may have had a tendency to exaggerate the altitude of the spots when they were not able to carry out exacting measurements.

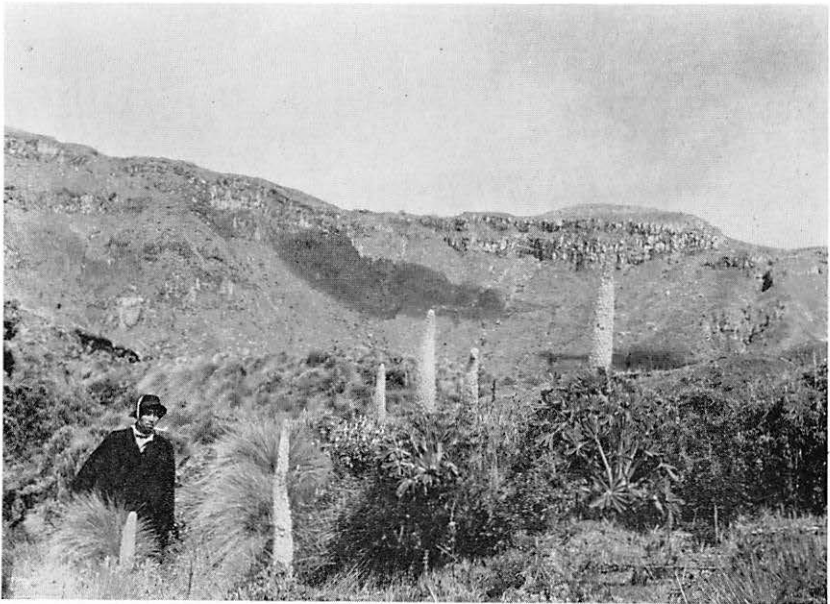


Fig. 14. Sub-rosula with columnar inflorescence of *Lupinus alopecuroides* Desz. among fascigraminetum. Páramo del Puracé 3900 m alt., Cord. Central, Colombia. Photo Cuatr. 2106.

The appearance of most of the paramo formations is uniform from the Venezuelan Andes, which cannot be separated biologically from those of the eastern Cordillera of Colombia. These extend westward and southward to northern Peru, where they are called "jalca". According to WEBERBAUER, the jalca region has an average elevation of less than 4000 m alt., and its southern limit is at  $6^{\circ} 30'$  south. *Espeletion* is the most outstanding feature of the paramos, but it is lacking in the south of the province, its southern limit being between  $1^{\circ}$  and  $2^{\circ}$  south of the equator in the Sierra de Llanganati. There are also paramos and subparamos without *Espeletia*, outside of the province, extending northward to Costa Rica in Central America. Otherwise, superparamo communities are evidently extending southward insularly over the Peruvian and Bolivian Andes.



Fig. 15. A leptophyllous frutex, *Ilex colombiana* Cuatr. in paramo at the Hoya del río Palo, 3300 m alt., Cord. Central, Colombia. Photo Cuatr. 2334.



Fig. 16. *Valeriana quindiensis* Killip, constant component of the *Hypericetum laricifolii* community at Páramo de Barragán, 3400 m alt., Cord. Central, Colombia. Photo Cuatr. 2393.

The areas occupied by paramos on the Andes are now far more extensive than they were in ancient times. Many places, formerly covered with Andean forests at the timber line and below, are now occupied by paramo and subparamo vegetation. Forests have been extensively destroyed, usually by fires set to provide land for cultivation and pasturage.

#### BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

- CUATRECASAS, J.: Aspecto de la Vegetación natural de Colombia. Rev. Acad. Colombiana Cienc. 10, 221—268, 36 pl. 1958. With bibliography.
- CUATRECASAS, J.: Observaciones geobotánicas en Colombia, Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat., Ser. Bot. 27, 144 pags. 32 lam. Madrid 1934.
- CUATRECASAS, J.: Zusammenfassung, in Resúmen de mi actuación en Colombia con motivo del II. Cent. del nacimiento de Mutis, pags. 149—156. Trabajos del Mus. Nac. de Cienc. Nat. y Jardín Bot., Ser. Bot. 33, 158 pags. y 8 lams. Madrid, Julio 1936.
- CUATRECASAS, J.: Resúmen de unas Observaciones Geobotánicas en Colombia. Rev. Acad. Colombiana Cienc. E. F. y Nat., 5: 289—294. Bogota, dic. 1943.
- CUATRECASAS, J.: New mural shows plant life of Colombia's High Andes. Bull. of Chicago Nat. Hist. Museum 19, 9.: 1—3, 1948.
- CUATRECASAS, J.: A Sketch of the Vegetation of the North Andean Province. Contr. to the symposium on Vegetation provinces of the Pacific basin, South Pacific Science Congress, 1953. Inedit.
- CUATRECASAS, J.: Synopsis der Gattung *Loricaria* Wedd. Feddes Repertorium 56: 150—172 Tafel. 1, Berlin 1954.
- CUATRECASAS, J.: Outline of vegetation types in Colombia. VIII Congress International de Botanique. Rapports et Communications, Sect. VII: 77. Paris 1954.
- CUATRECASAS, J.: Esquema sumariado de la vegetación de la "Provincia Norteandina". Suelos Tropicales 1: 13—30 con 8 laminas. Medellín, 1956.
- CUATRECASAS, J.: A sketch of the vegetation of the North-Andean province (Summary). Proceeding of the Eighth Pacific Science Congress, vol. IV, Botany, pp. 167—173. Quezon City, 1957.
- DIELS, L.: Contribuciones al conocimiento de la vegetación y de la flora del Ecuador (traducción de R. Espinosa) 364 pags. Impr. Univ. Central. Quito, 1938.
- FERDON, Jr. E. N.: Studies in Ecuadorian Geography, Monographs of the School of American Research U. South. California, vol. 15. 86 pp., 2 maps. 1950.
- FOSBERG, F. R.: El Páramo de Sumapaz, Colombia. Journ. New. York Bot. Gard. 45: 226—234. 1944.
- GUHL, E.: Aspectos geográficos y humanos de la Región del Sumapaz en la Cordillera Oriental de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 12, 46. 153—162. 1964.
- HUGUET DEL VILLAR, E.: Geobotánica, Colección Labor, Barcelona, 1929.
- JENNY, H.: Great soil groups in the equatorial regions of Colombia. Soil Science 66: 11—13. 1948.
- JENNY et al.: Soil Sc. 66: 177. 1948.
- PITTIER, H.: Apuntaciones sobre la geobotánica de Venezuela, 24 pags. Caracas 1936.
- SCHIMPER, A. F. und FABER, F. C. von.: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, 3 Aufl., vols 2. Jena 1935.
- SCHMIDT, R. D.: Die Niederschlagverteilung im andinen Kolumbien. Bonner Geogr. Abhandl. 9. Bonn, 1952. 99—119.
- SCHROEDER, R.: Die Verteilung der mittleren Lufttemperatur in Kolumbien. Bonner Geogr. Abhandl. 9. Bonn, 1952. 120—123.
- TROJER, H.: Meteorología y Climatología de la vertiente del Pacífico Colombiano Rev. Acad. Col. Cienc. 10, 40. 199—219. 1958.
- TROLL, C.: Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel. Ber. Geobot. Forsch. Rübel Zürich f. Jahr 1947: 46—83. Zürich.
- TROLL, C.: Das Pflanzenkleid der Tropen in seiner Abhängigkeit von Klima, Boden und Mensch. Deutscher Geographentag Frankfurt 28: 35—66. Frankfurt, 1952.

- TROLL, C.: Zur Physiognomik der Tropengewächse, 75 pags. Bonn. E. V. 1958.  
 VARESCHI, V.: Sobre las superficies de asimilación de Sociedades Vegetales de Cordillera tropicales y extratropicales. Boletín Soc. Venez. Cienc. Nat. 14: 121—173. Caracas, 1953.  
 VARESCHI, V.: Algunos aspectos de la ecología vegetal de la zona mas alta de la Sierra Nevada de Mérida. Rev. Fac. Cienc. Forest. 15 pags, 3, no. 12, Mérida, Venezuela.

## RESUMEN

### Vegetación de los páramos y sus biotipos

Páramos son las regiones más elevadas y descubiertas de las cordilleras tropandinas en las que concurren especiales condiciones físicas, climáticas y meteóricas de tipo tropical determinantes de formas particulares de vegetación. Los páramos se extienden desde 3800 m alt. (localmente desde 3200 m) hasta el nivel de la nieve perpetua, 4700 m alt. y van desde 11° de latitud N. en Costa Rica hasta 8° de latitud sur al norte de Huánuco, Perú. Son regiones permanentemente frías y húmedas con uniformidad de condiciones a lo largo del año (factor tropical); temperaturas medias de 10° a 0° con oscilación anual de solo 3°; mínimas medias de 5° a 3° y absoluta de -2°; máximas medias de 9°, absolutas de 12°; oscilación térmica diaria que va de la máxima a la mínima para cada lugar. Horario uniforme de luminosidad durante todo el año. Angulo de incidencia de los rayos solares agudo con escasa oscilación anual. Pluviosidad abundante, entre 1000 y 2000 mm anuales, distribuidos con relativa uniformidad; sin períodos secos, o estos cortos. Nubosidad constante o frecuente. Constante rocío, escarcha y en el límite altitudinal nevadas nocturnas. Humedad constante entre saturación y 50%. Vientos frecuentes, pero no constantes ni violentos. Suelos húmedos, generalmente profundos y plásticos, negros, humíferos, ácidos, con pH 4.2—5.4, frecuentemente saturados de agua y aun anegados o pantanosos; solo en las mayores elevaciones (superpáramo) donde caen nevadas diarias el suelo es superficial entre arena y gravas, con vegetación dispersa. Los páramos propiamente dichos están cubiertos por densa vegetación; que es baja, de matorrales, pajonales y turberas, y destaca en las alturas abriendo su horizonte sobre el nivel máximo de los bosques que cubren las laderas de los Andes.

La vegetación de los páramos, normalmente, es activa durante todo el año, es de follaje persistente y a consecuencia de la sequía fisiológica sumada a la carencia de estación de reposo, las plantas presentan estructura xeromórfica. Entre prado dominado por gramíneas, abundan los arbustos de hojas coriáceas, plantas cespitosas, almohadilladas y arrosetadas; también son frecuentes árboles de hoja coriácea, pequeños, aislados o en grupos, según la topografía, generalmente en las quebradas y en rendijas que adoptan las compuestas del género *Espeletia*; forman grandes rosetas de hojas grandes, coriáceas, cubiertas de lana blanca o amarillenta, con frecuencia en el extremo de un tallo de la altura de un hombre (o mucho más alto); este es el biotipo llamado caulirósula, que en muchos páramos es la dominante de la vegetación y de la fisionomía del paisaje. No solo estas compuestas presentan este biotipo; otras diversas familias muy distantes se presentan también en el páramo con esta estructura p. ej. *Blechnum* (Filices) y *Puya* (Bromeliaceae); ciertas *Puya* forman gigantescas rósulas con extraordinaria inflorescencia columnar y asimismo algunos *Lupinus* imitan estos biotipos paramunos. El biotipo caulirósula es eminentemente tropical; se encuentra en abundancia en los estratos andinos inferiores y en la selva termófila tropical representado en varios grupos sistemáticos, como son los helechos arbóreos, y las palmas que también suben hasta los bordes del páramo. La vegetación de los páramos comprende una gran variedad de asociaciones o comunidades específicas las cuales a su vez contienen un número muy elevado de especies y una cierta variedad de biotipos. Un estudio porcentual de un número limitado de asociaciones y de su espectro biotípico permite (de un modo preliminar) presentar las siguientes generalizaciones para la vegetación de páramo:

- 1) Elevada expansión, sociabilidad y densidad de caulirosuletum (*Espeletia* spp.)
- 2) Elevada proporción, casi 50%, de criptofruticetum;
- 3) Proporción menor (12%) del perenniherbetum en formas pulvinosas y cespitosas;
- 4) Perennigraminetum de tipo fasciculado con hoja involuta con máxima expansión y densidad, 9% en número de especies;



- 5) Perennigraminetum de hoja plana, muy limitado en máxima altitud;
- 6) Fruticetum rico en especies (19 %) pero solo con densidad manifiesta en un tipo de asociación (hypericetosum), en los demás discontinuo sin dominantes;
- 7) Predominio en el fruticetum de leptofilia (50 %) y de nanofilia con escasa microfilia;
- 8) Fruticetum esclerófilo y simplicifolio con 57 % he hojas revolutas, 54 % hojas tomentosas, 35 % imbricadas, 11 % aciculifolias;
- 9) Frecuencia de hojas o vainas imbricadas;
- 10) Proporción alta de especies arrosietadas (24 %);
- 11) Proporción elevada de formas cespitipulvinadas (27 %);
- 12) Plantas anuales nulas o rarísimas;
- 13) Gran desarrollo numérico y social del muscinetum y liquenetum en facies turbosas o semiturbosas;
- 14) Mayoría (71 %) de especies presentes características y exclusivas de los páramos.

## DISCUSION

HASTENRATH: En ocasión del discurso del Dr. Lauer mencioné el contraste en el carácter de las tierras altas entre Costa Rica y el Norte de Centro América, lo que también se refiere a las condiciones climáticas. En cuanto a la variación latitudinal del clima de las tierras altas aparece cierta homología en el hemisferio Sur. Ha Ud. subrayado claramente el aspecto de clima en la distribución de Páramo. En Centro América el cambio en el carácter de las tierras altas es algo abrupto, junto con las condiciones orográficas, o sea la fosa de Nicaragua. Me interesaría si Ud. puede decir algo respecto a la relación entre el clima y el carácter de las tierras altas alrededor del límite Sur del Páramo. Tiene Ud. la impresión de que la transición de Jalca a Puna sea más gradual que el cambio del carácter de las tierras altas en la región centroamericana?

CUATRECASAS: Creo que no hay transición de la jalca a la puna. Hay límites seguramente topográficos que coinciden con condiciones climáticas que separan el páramo (húmedo) de la puna (seca).

BUDOWSKI: Es posible que la precipitación media que Ud. indica para los páramos, o sea 1000—2000 mm, sea realmente mayor debido a que los pluviómetros no registran la lluvia horizontal o oblicua ni tampoco la condensación producida por la neblina que roza las plantas, o la alta cantidad de rocío que regularmente ocurre allí?

CUATRECASAS: Creo que tiene Ud. razón. Que el sistema de recolección de lluvia utilizado, no traduce la totalidad de la precipitación existente.

## CLIMATIC AND VEGETATIONAL SUCCESSION IN THE EQUATORIAL ANDES OF COLUMBIA

T. VAN DER HAMMEN

It is at the beginning of the Tertiary that the rapid development starts of the proper South American tropical lowland flora. The flora is enriched successively by new families and genera. In the lower and middle Tertiary appear for example the Mauritiaceae, Bombacaceae and Anonaceae, then the Malpighiaceae and the Malvaceae.

In that time some folding and uplift takes place in parts of the andean geosyncline, and it was apparently in the hilly country of these slightly uplifted areas that *Podocarpus* grew, which from that time on is found in the pollen flora. Further folding and uplift took place in the Miocene. The sedimentation is then restricted to the interandean valleys. Other new families of plants appear, like the Compositae and the Acanthaceae. In the Pliocene there was deposition of lake-sediments in the area of the actual highplain of the Sabana de Bogotá, showing that this structural basin was already present in that time. However, the pollen flora of these sediments is still purely tropical, indicating that the area was not far above sealevel at that time. As the sediments are lying horizontal, and discordantly on all the older (folded) strata, it seems that the folding of the area was principally finished before that time. The fact that no pollen of real upland plants is present in the Pliocene flora of the Sabana de Bogotá, shows that the surrounding hills could not be very high. One may suppose that the elevation was in the order of hundreds of meters. Definite uplift of the area (principally vertical movements only) took place around the Pliocene-Pleistocene boundary. From that time on, the elevation of the area is in the order of thousands of meters. The basin of the Sabana de Bogotá was uplifted from tropical lowland level to some 2600 m, the surrounding mountains to 3000—4000 m and somewhat to the North and the South even to more than 5000 m.

In that time an extensive new environment was created: a high-mountain environment rising from the tropical lowland, reaching locally to the level of eternal snow. The new environment formed something like a bridge, an almost continuous chain of what one could call "islands", between the antarctic and the holarctic areas, between Patagonia and North America. No plants adapted to high mountain life were available in NW South America, and the successive population of the area by plants that originated from different geographical sources is a most fascinating phenomenon. It is clearly illustrated by a pollen diagram from a 200 m thick section of Pleistocene lake-sediments in the Sabana de Bogotá (fig. 1, Suppl. V).

The section represents probably the major part of the Pleistocene. In the lowermost part the pollen flora is still very poor in species, but it is then successively enriched, so that the upper part contains some four times as much pollen types. Part of the elements came apparently from the North (holarctic area) along the Cordillera (*Alnus*, *Quercus*, etc.), others from the South (antarctic area; *Gunnera*, *Drimys*), while still others seem to have originated from the local lower-level-flora (like different genera of Melastomataceae).

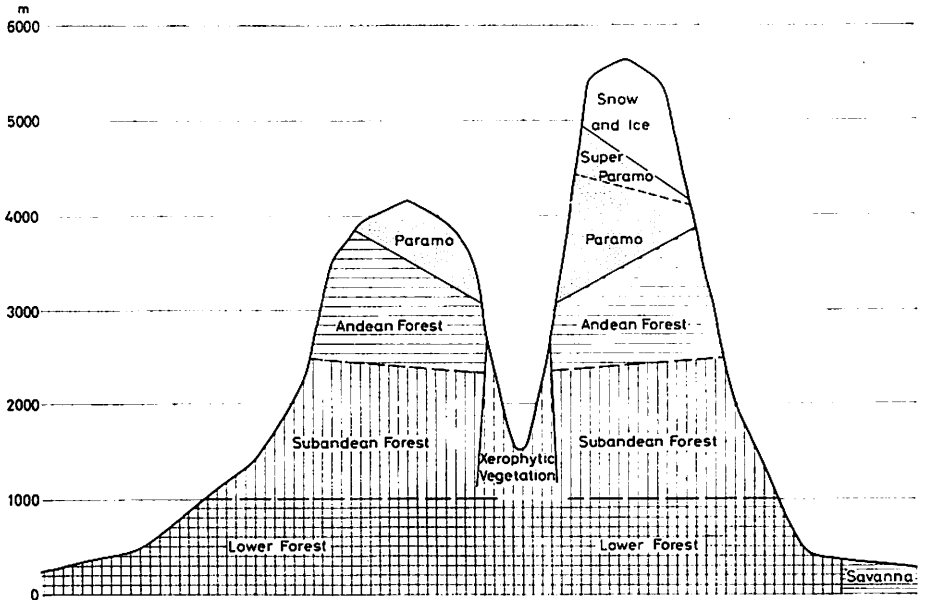


Fig. 2. Sketch of vegetation-belts in the Eastern Cordillera of Colombia.

The altitudinal vegetation belts during the upper Quaternary must have been very similar to the present ones. Before we consider the Quaternary climatic and vegetational succession in more detail, it will be necessary to have some understanding of the actual relation of altitude, climate and vegetation. A sketch of this relation is given in fig. 2. The relation is determined primary by temperature and secondary by humidity. The altitudinal limit of the forest is also influenced by humidity (higher when wetter, lower when drier). Oak-forest (*Quercetum*) and related vegetation types are found under more humid circumstances and *Weinmannia*-forest (*Weinmannietum*), and related associations are found under drier circumstances (hence the *Quercetum* is related to a higher forest-limit and the *Weinmannietum* to a lower). Extreme dryness may locally give rise to xerophytic associations. Alder (*Alnus*) grows on wet soils, and along streams, from the forest-limit down to approximately 2000 m. In the areas where *Alnus* grows, *Myrica* may occupy the ecologically drier sites. The altitudinal snow-line seems also to be related to humidity.

If we now consider the general pollen diagram of the 200 m core from Bogotá (fig. 1, Suppl. V, left), we see strong fluctuations of the proportion of forest to open vegetation elements. High percentages of grass pollen go together with the presence of pollen of distinct Paramo-species. It is clear therefore that strong fluctuations of the altitudinal forest-limit are reflected. Comparison with the recent pollen rain at different elevations gives a further clue for interpretation. The real depression of the tree-line during the cold (glacial) periods was more than 800—1000 m (possibly sometimes even 1500 m) as compared with the present-day (interglacial) situation (see below). If we take into account the known

relation of temperature and elevation ( $2/3^{\circ}\text{C}$  for every 100 m), the maximum temperature decrease during the glacials may have been in the order of  $7^{\circ}\text{C}$  or even more. Comparison of the type of sediments with the pollen sequence shows that the interglacials correspond often to a lower lake-level (peat-layers) and the glacials to a higher lake-level. This would mean that the glacial climate on this place was more humid than the interglacial.

This seems to be confirmed by the high percentage of oak pollen in the sediments from the last glacial, while the percentage in the Holocene sediments is very low. In probably Middle Pleistocene sediments near Cartagena (Caribbean coast, tropical lowland) percentages up to 20% of pollen of *Alnus* (and other upland species) were found, mixed with pollen of tropical lowland species. This fact becomes logical if we take into account the lowering of the lower *Alnus*-limit during glacial time, bringing it down to maybe 800 m, and extending in that way enormously its area. Fig. 3 gives a more detailed information on the Upper Quaternary. The curves are deduced from a pollen diagram from the upper 33 m of the section from the Sabana de Bogotá. The lowermost of the three curves is properly a curve of the relation of open grassland to forest, interpreted (by means of data on recent pollen rain) as a curve of the real vertical movements of the forest-limit.

The middle curve is properly a curve of the relation of oak (*Quercus*) to other forest elements, interpreted as a curve of the theoretical vertical movements of the forest-limit due to changes of humidity only. Combining these two curves the upper curve was constructed, that gives the theoretical vertical movement of the forest-limit due to temperature only. This curve is also provided with a temperature scale, using the temperature/elevation relation of  $2/3^{\circ}\text{C}$  for every 100 m. Analysis and comparison of these curves show that the principal temperature minima of the curve correspond to maxima of humidity, and that the course of the curve is remarkably similar to the part of Emiliani's seawater temperature curve that corresponds to the time from Riss-glacial to recent. The conclusion is that the vegetation and the climate of the Sabana de Bogotá and surroundings during the last glacial were considerably different than during the Holocene. The climate was colder, and therefore the forest-limit was much lower. On the other hand the climate was wetter, and therefore the oak-forest dominated apparently in the andean forest belt of the area, where today not a single oak is found.

A much larger number of pollen diagrams has provided information on the Late-glacial and Holocene sequence in Colombia.

In the Sabana de Bogotá the sequence is directly dated by C 14 analysis. A Late-glacial maximum of Gramineae is followed by a period of high *Myrica* pollen values (corresponding in time to the Preboreal-Boreal period of Europe). Then follow a period of high *Alnus*, a period of high *Myrica* and again a period of high *Alnus*. These periods correspond possibly resp. to the Atlantic, Subboreal and Subatlantic periods of Europe. The high *Myrica* indicates ecologically drier conditions than the high *Alnus* values (see above).

One of the nicest pollen diagrams is from Paramo de Palacio, N. E. of Bogotá, at an elevation of 3500 m (fig. 4, Suppl. VI). C 14 dating of near-by peat-bogs gave important information on the age of the pollen zones. There is a Late-glacial interstadial, interpreted as being of Allerød age. The following cooler period is of Younger Dryas and Preboreal age. The forest-limit is then rising considerably

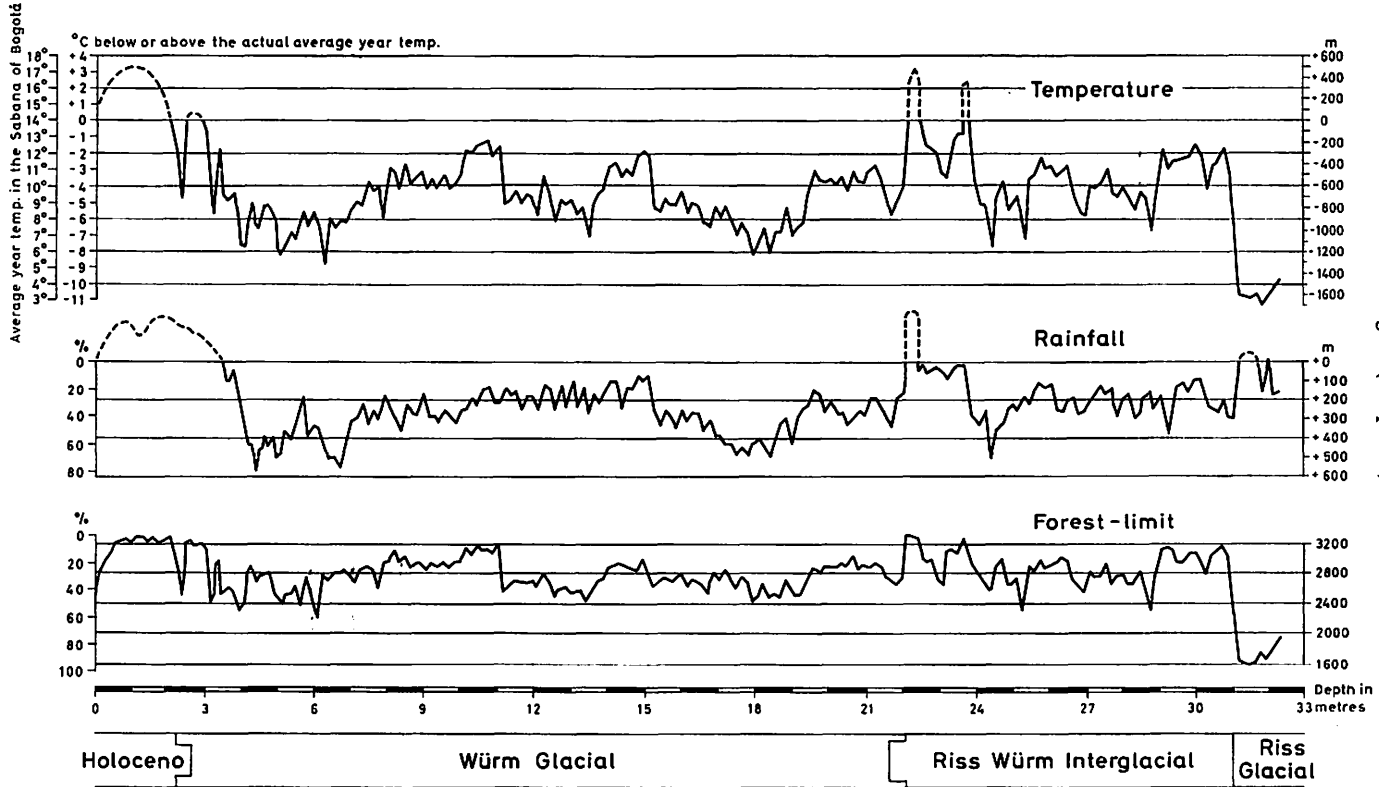


Fig. 3. (see p. 191)

Fig. 3. Curves relating to changes of vegetation and climate, deduced from a pollen diagram of the upper 33 m of lake-sediments of the Sabana de Bogotá. Temperature and theoretical displacement of the forest limit as caused by temperature fluctuations only. Rainfall: Theoretical displacement of the forest limit as caused by "humidity" only (annual atmospheric precipitation and cloudiness). Forest-limit: Real displacements of the forest-limit (as caused by temperature and "humidity").

during a period corresponding in age to the Boreal and Atlantic. There is then a temporal fall of the forest-limit, and a successive rise. There is a final fall of the forest-limit at the beginning of a period that corresponds in time to the Subatlantic. This final period (zone VIII) is apparently colder and more humid (rise of *Sphagnum!*).

More information on the Late-glacial sequence is present in the C 14-dated diagrams from Valle de Lagunillas (S. N. del Cocuy) (see GONZALEZ, VAN DER HAMMEN and FLINT, 1965 and also fig. 5) and Ciénaga del Visitador (Par. de Guantiva) (VAN DER HAMMEN and GONZALEZ, 1965). Interstadials are recognized there, that correspond to the Susacá-interstadial (that is recognized also in Europe) and the Bølling-interstadial. These interstadials lasted resp. approximately from 13 700—13 100 B. P. and from 12 400—12 000 B. P., and correspond to slight but clear rises of the forest-limit. Interesting is the presence of charcoal in a soil (date 10 800 years B. P.) near Mosquera. It seems to date the deterioration of climate at the beginning of the Younger Dryas time.

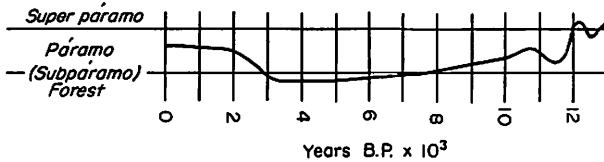


Fig. 5. Movements of vegetation-belts during the Late-glacial and the Holocene in the Sierra Nevada del Cocuy.

The "Subatlantic" deterioration of climate (ca 700—900 B. C.) is present in several diagrams from Paramo-lakes. (Lag. de los Bobos, Seccion Palacio A, Secc. Lag. de la America (Paramo de Palacio; fig. 4, Suppl. VI), Valle de Lagunillas III (Cocuy) (see also fig. 5)).

A number of minor dry periods were recognized in sections and C 14-dated pollen diagrams from the Cordillera and the adjacent tropical lowland.

One of them, present in the Sabana de Bogotá (Lag. de la Herrera) and the tropical Llanos Orientales (Lag. de Agua Sucia), was dated on both places as ca 100 B. C.

Another, present in both the Sabana de Bogotá and the tropical Lower Magdalena Valley as a low lake-level, was dated around A. D. 1250.

Around that time the curve of *Dodonaea* starts, in several diagrams. Shortly later, the influence of man on vegetation becomes clearer. The extension of the areas of xerophytic vegetation (already present before), may have been influenced by the periods of drier climate and by man.

## Conclusions

A number of pollen diagrams and C 14 dates has thrown some light on the vegetational and climatic succession in the Colombian Andes since its final uplift. There was an adaptation and evolution from the local neotropical flora, but there was also a successive immigration of species from the North and from the South.

The climatic succession shows remarkable parallels in time to the succession in Europe and North America. The climate and the vegetation have been changing continuously. The colder and wetter glacials changed the composition of the vegetation zones, and brought them down approximately some 1000 m and probably more. The drier and wetter periods of the Young Holocene brought locally important changes in water-level and vegetation. All these changes must have had an important influence on the present vegetation pattern and distribution of species.

The influence of man on the present position of the upper forest-limit and the composition of the vegetation seems also to be considerable.

Much work will still have to be done to obtain a better and more complete picture, but I hope that I have given you an impression of what has already been done, and, in general, of the possibilities of pollen analysis.

## BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

(Few references have been cited in the text, but we have tried to give here a list of all the publications of direct importance to the subject).

- CARTER, H., S. TENJO y E. TORRES: *Compilación de los estudios sobre arcillas en la Sabana de Bogotá*. Bol. Geológico, vol. II, 1/3. Bogotá 1963, 17—118.
- CUATRECASAS, J.: *Observaciones geobotánicas en Colombia*. Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat., Ser. Bot., Vol. 27, Madrid 1934.
- CUATRECASAS, J.: *Aspectos de la vegetación natural de Colombia*. Rev. Acad. Col. Cienc., Vol. 10, 40. Bogotá 1958, 221—264.
- GONZALEZ, E., T. VAN DER HAMMEN and R. F. FLINT: *Late Quaternary glacial and vegetational sequence in Valle de Lagunillas, Sierra Nevada del Cocuy, Colombia*. Leidse Geol. Meded., Vol. 32. 1965, 157—182.
- GOOSSEN, D.: *20 Aerial photographs of various landscapes of the Cauca Valley, Colombia*. Corp. Aut. Reg. del Cauca, Secc. de Suelos, Cali 1958.
- GOOSSEN, D.: *The use of aerial photography for the development of soil resources in South America*. Photogrammetria, vol. 19, 3. 1964.
- HAMMEN, T. VAN DER: *Estratigrafía palinológica de la Sabana de Bogotá*. Bol. Geol., Vol. V, no 2, 1957, 187—203.
- HAMMEN, T. VAN DER: *Las terrazas del Río Magdalena y la posición estratigráfica de los hallazgos de Garzon*. Rev. Colomb. Antropología, Vol. 6. Bogotá 1957, 261—270.
- HAMMEN, T. VAN DER: *Algunos datos sobre geología hidrológica de la cuenca del Río Bogotá*. In: H. Hekker, *Aprovechamiento de las aguas de la Sabana de Bogotá*, Anexo III, 63—67. Comité Nacional de Planeación, Bogotá 1958.
- HAMMEN, T. VAN DER: *Estratigrafía del Terciario y Maestrichtiano continentales y tectogénesis de los Andes Colombianos*. Bol. Geológico, Vol. 6, 1/3, 1958 (ed. 1960), 67—128.
- HAMMEN, T. VAN DER: *Deposición reciente de polen atmosférico en la Sabana de Bogotá y alrededores*. Bol. Geológico, Vol. 7, 1/3, Bogotá 1959 (ed. 1961), 183—194.
- HAMMEN, T. VAN DER: *The quaternary climatic changes of northern South America*. Annals New York Acad. Sciences, Vol. 95, 1, 1961, 676—683.

- HAMMEN, T. VAN DER: Late Cretaceous and Tertiary stratigraphy and tectogenesis of the Colombian Andes. *Geologie en Mijnbouw*, Vol. 40, 1961, 181—188.
- HAMMEN, T. VAN DER: Palinología de la región de "Laguna de los Bobos". Historia de su clima, vegetación y agricultura durante los últimos 5000 años. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, Vol. 11, 44, 1962, 359—361.
- HAMMEN, T. VAN DER: The age of the Mondoñedo-formation and the Mastodon-fauna of Mosquera (Sabana de Bogotá). *Geologie en Mijnbouw*, Vol. 44, 1965, 384—390.
- HAMMEN, T. VAN DER: The Pliocene and Quaternary of the Sabana de Bogotá (The Tilitá and Sabana Formations). *Geologie en Mijnbouw*, Vol. 45, 1966, 102—109.
- HAMMEN, T. VAN DER and E. GONZALEZ: Upper Pleistocene and Holocene climate and vegetation of the Sabana de Bogotá. *Leidse Geol. Meded.*, Vol. 25, 1960, 261—315.
- HAMMEN, T. VAN DER and E. GONZALEZ: Holocene and Late glacial climate and vegetation of Paramo de Palacio (Eastern Cordillera, Colombia, South America). *Geologie en Mijnbouw*, Vol. 39, 12, 1960, 737—746.
- HAMMEN, T. VAN DER y E. GONZALEZ: Historia de clima y vegetación del Pleistoceno Superior y del Holoceno, de la Sabana de Bogotá. *Bol. Geológico*, Vol. 11, 1/3, Bogotá 1963, 189—266.
- HAMMEN, T. VAN DER and E. GONZALEZ: A pollen diagram from the Quaternary of the Sabana de Bogotá (Colombia) and its significance for the Geology of the Northern Andes. *Geologie en Mijnbouw*, Vol. 43, 1964, 113—117.
- HAMMEN, T. VAN DER and E. GONZALEZ: A Late-glacial and Holocene pollen diagram from Ciénaga del Visitador (Dept. Boyaca, Colombia). *Leidse Geol. Meded.*, Vol. 32, 1965, 193—201.
- HAMMEN, T. VAN DER and E. GONZALEZ: A pollen diagram from Laguna de la Herrera (Sabana de Bogotá). *Leidse Geol. Meded.*, Vol. 32, 1965, 183—191.
- HAMMEN, T. VAN DER y E. KRAUS: Las expediciones de glaciología del A. G. I. a las sierras nevadas de Santa Marta y del Cocuy. Instituto Geográfico "Augustin Codazzi" 1960.
- HAMMEN, T. VAN DER y A. PARADA: Investigación de algunos importantes yacimientos de diatomita, caolín y arcillas de la Sabana de Bogotá. *Bol. de Geología*, Vol. 2, Bucaramanga 1958, 5—25.
- HAMMEN, T. VAN DER and J. C. VOGEL: The Susacá interstadial and the subdivision of the Late-glacial. *Geologie en Mijnbouw*, Vol. 45, 1966, 33—35.
- HOFFSTETTER, R.: Les Mammifères pleistocènes de la république de l'Équateur. *Mém. Soc. Geol. France, N. S.*, Vol. 31, 1—4, *Mém. no. 66*, 1952, 1—391.
- HUBACH, E.: Estratigrafía de la Sabana de Bogotá y alrededores. *Bol. Geológico*, Vol. 5, 2, Bogotá 1957.
- JULIVERT, M.: Observaciones sobre el Cuaternario de la Sabana de Bogotá. *Bol. de Geología*, Vol. 7, Bucaramanga 1961, 5—36.
- JULIVERT, M.: Los rasgos tectónicos de la región de la Sabana de Bogotá y los mecanismos de formación de las estructuras. *Bol. de Geología*, Vol. 13—14, Bucaramanga 1963, 5—102.
- LUCAS, F.: A pollen diagram from section CUG, Sabana de Bogotá. In preparation. 1967.
- LUCAS-RAPPARD, J.: Late Quaternary glacial and vegetational sequence in the Sierra Nevada de Santa Marta. In preparation. 1967.
- MAARLEVELD, G. C. and T. VAN DER HAMMEN: The correlation between upper pleistocene pluvial and glacial stages. *Geologie en Mijnbouw, N. S.*, Vol. 21, 1959, 40—45.
- OPPENHEIM, V.: Glaciaciones cuaternarias en la Cordillera Oriental de la República de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc.*, Vol. 4, 13, 1940, 70—82.
- PORTA, J. DE: Los equidos fósiles de la Sabana de Bogotá. *Bol. de Geol.*, Vol. 4, Bucaramanga 1960, 51—78.
- PORTA, J. DE: La posición estratigráfica de la Fauna de mamíferos del pleistoceno de la Sabana de Bogotá. *Bol. de Geología*, Vol. 7, Bucaramanga 1961, 37—54.
- PORTA, J. DE y N. SOLÉ DE PORTA: El Cuaternario marino de la isla de Tierrabomba (Bolívar). *Bol. de Geol.*, Vol. 4, 1960, 19—44.
- RAASVELDT, H. C.: Las glaciaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta. *Rev. Acad. Col. Cienc.*, Vol. 9, 38, 1957, 469—482.
- SAUER, W.: Contribuciones para el conocimiento del Cuaternario en el Ecuador. *An. Univ. Cent.*, Vol. 77, 328, Quito 1950, 326—364.



- SOLÉ DE PORTA, N.: Observaciones palinológicas sobre el "plioceno" de Cartagena (Colombia). *Bol. de Geol.*, Vol. 4, 1960, 45—50.
- STIRTON, R. A.: Vertebrate Paleontology and continental stratigraphy in Colombia. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, Vol. 64, 6. 1953.
- WIJMSTRA, T. A.: A pollen diagram from the Upper Holocene of the lower Magdalena valley. *Leidse Geol. Meded.*, in print (1967).
- WIJMSTRA, T. A. and T. VAN DER HAMMEN: Palynological data on the history of tropical savannas in Northern South America. *Leidse Geol. Meded.*, Vol. 38, 1966, 71—90.

## RESUMEN

### Sucesión de clima y vegetación en los Andes Ecuatoriales de Colombia

Análisis de polen de sedimentos de lagos de diferentes alturas en los Andes ecuatoriales de Colombia nos han dado nuevos datos sobre la historia de la vegetación durante el Cuaternario.

La sucesión climática puede ser indirectamente deducida de tales datos como también la evolución e inmigración de la flora. En el Plioceno la Cordillera Oriental se encontraba a un nivel tropical. Cuando tuvo lugar el gran levantamiento de la Cordillera (posiblemente al final del Plioceno) un nuevo ambiente fué creado.

Un diagrama de polen de 200 m de corazonces de los sedimentos de laguna de la Sabana de Bogotá, muestra la sucesiva ocupación de este nuevo medio-ambiente durante el Cuaternario por inmigración de las regiones florales Holártica y Antártica y por adaptación evolucionaria de elementos de la flora local.

El diagrama muestra también períodos cíclicos de movimientos del nivel del bosque y de la humedad. A tal sucesión se puede dar una interpretación como glaciales e interglaciales, pluviales e interpluviales. La parte superior de la sección queda dentro del límite del método C-14, y los acontecimientos del glacial Würm pueden por lo tanto ser correlacionados con otras partes del mundo. Para los últimos 14 000 años disponemos de bastantes diagramas de polen fechadas. La sucesión del tardi-glacial muestra algunas fluctuaciones menores para la línea del bosque y la humedad (correspondiendo a los interstadales Susacá, Bølling y Allerød), y al principio del Holoceno hay una marcada subida de la línea del bosque. La línea del bosque más alta debe haber correspondido a temperaturas de 2° — 3° C más altas que hoy día. Un número de fases secas pueden ser reconocidas y fechadas en los últimos 5 000 años, que corresponden parcialmente a las fases secas encontradas en las secciones de polen de las tierras tropicales bajas en Colombia. Una de las últimas fases fué fechada como alrededor de 1 200 A. D. y parece representar un fenómeno universal.

## DISCUSSION

HASTENRATH: a) At what time did *Quercus* appear in the Bogotá area? b) On the basis of your palynological material would you give any suggestions concerning the humidity conditions during the Pleistocene?

VAN DER HAMMEN: a) *Quercus* appears for the first time near the beginning of the forlast glaciation. b) It seems that in the area of the Sabana de Bogotá the climate was more humid during at least part of the glacial periods.

## LOS PARAMOS CIRCUNDANTES DE LA SABANA DE BOGOTÁ, SU ECOLOGIA Y SU IMPORTANCIA PARA EL REGIMEN HIDROLOGICO DE LA MISMA

ERNESTO GUHL

### *El macizo de Sumapaz y la sabana de Bogotá en la estructura de la cordillera oriental*

A grandes rasgos acertó HETTNER cuando determinó las grandes regiones geográficas y estructurales de la cordillera oriental, dividiéndola en los siguientes sectores de sur a norte:

a) Desde los Picos de la Fragua hasta la depresión de Uribe, como una cordillera simple de plegamiento con un solo eje y valles transversales hacia ambos lados.

(Para HETTNER este sector era desconocido).

b) El sector central de los altiplanos y páramos circundantes que se caracteriza además por un considerable ensanchamiento y desplazamiento del cordón magistral y eje de altura de la cordillera hacia el oriente, por valles longitudinales y ramas cordilleranas paralelas entre sí, en su vertiente occidental sobre el valle del río Magdalena.

HETTNER tampoco conoció el macizo de Sumapaz por experiencia propia. Solo se basó en muy diferentes informes de la época. El macizo de Sumapaz por su extensión, estructura y sobre todo altura e hidrología, tiene una importancia que repercute sobre las tierras vecinas, especialmente en la sabana de Bogotá, que nos obliga a considerarlo como un sector específico.

c) El sector de los grandes valles longitudinales interandinos de los ríos Suárez, Fonce y Chicamocha, donde culmina el ensanchamiento de la cordillera.

d) La culminación de la cordillera en la Sierra Nevada del Cocuy, el viraje de la misma hacia el NW hasta la bifurcación del ramal de Mérida en la depresión de Táchira, para lindar con el sector septentrional en el páramo de Santurbán.

Son estos sectores los que HETTNER llamó la cordillera de Bogotá propiamente dicha.

e) Hacia el norte continúa el último sector que lo domina como la disolución de la cordillera.

Pero toda la cordillera forma parte de los Andes ecuatoriales húmedos, y sustenta por lo mismo en su parte más alta el paisaje del páramo cuya ecología es sui géneris y exclusivamente de estas montañas.

Hacia el norte y sur de este epicentro paramuno de los Andes ecuatoriales, en Colombia la ecología y paisaje cambian y presentan diferenciaciones como en las montañas de Costa Rica, Ecuador y Venezuela, que marcan el límite exterior del paisaje del páramo ecuatorial.

La vertiente occidental de la cordillera oriental en su parte central — sobre el sector de los altiplanos — está compuesta por ramas cordilleranas longitudinales y paralelas al eje de la cordillera misma con largos valles tectónicos con climas locales hasta secos en sus partes bajas. Además la vecindad del valle del río Magdalena, que en este trayecto constituye una zona de transición entre la parte árida en el sur y la húmeda y selvática en el norte, solo favorece con humedad las vertientes más altas de las cordilleras limitantes.

La vertiente oriental de la cordillera es más corta y pendiente con profundos valles transversales de erosión y con escaso espacio para asiento del hombre.

Desembocan ellos en el piedemonte llanero siempre húmedo; y a la vez este sector de las llanuras orientales constituye una zona de transición entre la selva amazónica pluvial ecuatorial siempre húmeda, y los llanos de Orinoco periódicamente húmedos.

Estos valles transversales orientales se caracterizan por un fuerte contraste en su cuadro de clima y vegetación a través de los pisos térmicos basado en su fisiografía y corrientes atmosféricas.

Esta ubicación del sector central de la cordillera oriental en el cuadro de la naturaleza tropical-ecuatorial de la parte noroeste de la América del Sur, determina en primer lugar la ecología del páramo.

### *El poblamiento en la cordillera oriental y en la sabana de Bogotá*

La distribución de la población en los Andes ecuatoriales está guiada por los muy marcados contrastes térmicos y de humedad. Estos dos fenómenos meteorológicos determinaron en el pasado como el mejor clima para el hombre las vertientes interiores de las cordilleras más o menos entre 1.000 y 3.000 metros sobre el nivel del mar. De allí salió luego el concepto de la "cultura de la vertiente" en Colombia de LUIS LÓPEZ DE MESA.

Las vertientes exteriores — mucho más húmedas — aún hoy en día son escasamente pobladas.

Es así como encontramos la población distribuida por pisos térmicos en los departamentos de Cundinamarca y Boyacá, en la siguiente forma:

PISOS TERMICOS	CUNDINAMARCA		BOYACA	
	Tierra %	Población %	Tierra %	Población %
Tierra fría y páramo	52.4	74.4	22.4	59.1
Tierra templada	21.6	18.1	7.6	34.9
Tierra caliente	26.0	7.5	70.0	6.0

### *La sabana de Bogotá*

Son características de la cordillera oriental en la parte interior de su sector central las grandes altiplanicies, resultado de la sedimentación de agua dulce, todas ubicadas a una altura entre 2.500 y 2.600 metros sobre el nivel del mar, es decir en la tierra fría. Existen en la cordillera oriental tres grandes altiplanicies y numerosas pequeñas; la de Bogotá es la más meridional, y la más extensa, lindando con el macizo del Sumapaz en el sur. Abarca ella la parte alta de la cuenca del río Bogotá con un total de 4.250 km<sup>2</sup> de los cuales 1.200 son perfectamente planos. La altura máxima de la hoya hidrográfica pasa en el sur en las montañas del Sumapaz de los 4.000 metros. La temperatura media en la parte plana es de 13.5 ° C con variación anual inferior a 1 ° C; pero con oscilaciones diarias que pueden llegar hasta 25 ° C de calor y — 3 ° C de frío en época seca. Sus vientos son muy moderados y su precipitación media es de 850 mm por año aunque con grandes variaciones dentro de la misma sabana. La evaporación en superficies de aguas libres es análoga. La parte sur de la periferia de la cuenca hidrográfica de la sabana, que a la vez constituye la línea divisoria de las

aguas hacia los llanos orientales (ríos Meta-Orinoco) está influenciada por el régimen de lluvias de la vertiente oriental de la cordillera con abundantes precipitaciones durante los meses de junio y julio, que en el resto de la sabana se caracteriza por buen tiempo seco (el "verano" como llaman aquí las estaciones secas).

En esta superficie plana de la sabana de Bogotá, que representa más o menos el 1<sup>o</sup>/<sub>00</sub> de la superficie del territorio colombiano, vive casi el 15<sup>o</sup>/<sub>0</sub> de la población total del país. Entre ella está el 32<sup>o</sup>/<sub>0</sub> de los alumnos secundarios y de la educación superior, además el porcentaje más alto de personal directivo y la mano de obra más calificada. Contiene la sabana la parte más valiosa de la economía colombiana, con más de la cuarta parte del ingreso nacional, el 40<sup>o</sup>/<sub>0</sub> de la actividad edificadora del país, una cuarta parte de su avalúo catastral y una tercera parte de sus depósitos de ahorros. Constituye pues la sabana de Bogotá este 1<sup>o</sup>/<sub>00</sub> del territorio del país, el área más importante de la república (WIESNER) (1).

### *El problema del agua en la sabana de Bogotá*

Ubicada la sabana en la parte alta de la cordillera, depende en cuanto al suministro del agua exclusivamente de su hoya de captación pequeña, que además está prácticamente carente de bosques en sus vertientes. La sabana desde tiempos precolombinos está densamente poblada y sobre-explotada últimamente. Ella carece de un río extraño que traiga aguas de lejos. Se comprende así que el problema vital de ella es el agua, más exactamente de la falta de agua, para una población creciente.

La determinación tentativa de las curvas de igual lluvia anual media, permitió valorar un poco más de 900 milímetros de lluvias total media en un año. El análisis de los registros continuos de los caudales de los ríos en cerca de 30 años, demuestra que el total de lluvias se traduce en Alicachín (donde sale el río Bogotá de la sabana) en solo 860 millones de metros cúbicos en un año normal, vale decir en el equivalente neto de solo 200 milímetros, que es toda el agua propia con que cuenta y contará la sabana. Aquel rendimiento total neto ha oscilado en los últimos 25 años entre 1.363 y 433 millones de metros cúbicos en 1950 y 1941 respectivamente (WIESNER).

Ahora bien: el aumento de la población en la sabana, especialmente en la ciudad de Bogotá, continúa aceleradamente (2) y con ello la necesidad de agua. WIESNER ha calculado que la sabana con una población de 3.600.000 habitantes, que tendrá antes de 30 años, necesita para fines de uso humano e industrial una cantidad de 559.000.000 m<sup>3</sup> por año.

El otro proceso, inevitable consecuencia del crecimiento de la población, es la intensificación de la agricultura en la sabana, que no se podrá realizar sin la aplicación del riego artificial.

---

(1) El ingeniero F. WIESSNER es el director técnico del Acueducto de Bogotá desde hace más de 30 años y el mejor conocedor del páramo de Sumapaz y de la sabana de Bogotá. Muchos de los datos que contiene este informe los debo a la amabilidad de este amigo, publicados unos e inéditos otros. Muchas gracias.

(2) El crecimiento porcentual en 13 años (1951—1964) era 110.8% y la tasa media de crecimiento geométrico en el período fue de 62.8‰.

No existen para la sabana mensuras de los módulos de riego para diversos cultivos y en distintos suelos, omisión más lamentable que para el resto del país por corresponder a condiciones de clima del llamado trópico frío que difiere sustancialmente de otros. Fue necesario recurrir a determinar la evapotranspiración potencial anual por medio de fórmulas establecidas para otras zonas del globo, lo que implicó avaluar la temperatura media según la altura (y considerando las oscilaciones diurnas). Mediante ellas se pudieron calcular las diferencias entre dicha evapotranspiración y las diferentes lluvias medias, deficiencia que debe llenarse con aguas de riego (WIESNER).

Los terrenos que requieren riego en años de lluvia media son el 47% del total de la sabana y su hoya de captación entre tierra plana, ondulada y paramuna en lo que requería un total de 1.518 millones de metros cúbicos. Agregando a estos el agua requerida para fines humanos e industriales — 559.000.000 m<sup>3</sup> — sería un total de 2.077.000.000 m<sup>3</sup> de demanda contra los 860.000.000 m<sup>3</sup> de que dispone la sabana en años normales de lluvia (WIESNER).

Es evidente pues que el factor natural más importante para el desarrollo del hombre en la sabana de Bogotá es el agua. El volumen de la precipitación sobre la sabana de Bogotá no ha disminuido en los últimos 100 años, pero la población ha aumentado más de diez veces. Analizar hasta donde el hombre de hoy es capaz de vencer estos obstáculos, liberarse de un aparente determinismo geográfico y aprovechar mejor las condiciones naturales, sería un trabajo interesante, tal como lo hizo TROLL (1943) para los Andes tropicales de la Puna.

El desarrollo de la ciudad de Bogotá como capital de Colombia está basado en un componente geográfico, y el futuro de ambos depende de cómo se orienten y utilicen las condiciones naturales del medio geográfico.

### *Los páramos circundantes de la sabana de Bogotá y las glaciaciones pleistocénicas en ellas*

Las montañas que circundan la sabana se caracterizan por la carencia total de bosques en sus vertientes sobre ella. El famoso “bosque de niebla” que constituye un cinturón que bordea las montañas entre más o menos 2.700 y 3.100 metros sobre el nivel del mar, ha desaparecido como cubierta vegetal. Pero existen en su lugar de ubicación las condiciones climáticas propias de su ecología que coinciden con el segundo y más alto cinturón de nubes ecuatoriales, una zona de alta y prolongada nubosidad, escasa luz y muy abundante humedad, frecuentes vientos y frío permanente. En este lugar encontramos hoy en día el páramo bajo, es decir, su lugar lo ocuparon los pajonales y el frailejón (*Espeletia* sp.).

#### **El páramo bajo**

Se extiende de los 3.000 hasta los 3.500 metros aproximadamente. Su parte inferior se confunde con el bosque de niebla. Su temperatura media está, según la altura, entre 10° C y 7° C. La lluvia es alta durante todo el año.

Este tipo de páramo bordea —excepto el borde occidental— toda la sabana.

#### **Las glaciaciones en las montañas aledañas a la sabana de Bogotá**

Las glaciaciones pleistocénicas que se han podido distinguir en las montañas aledañas a la sabana de Bogotá son dos (ROYO y GOMEZ, 1950): una la más

antigua, que fue en la que los hielos alcanzaron mayor extensión, bajaron a niveles más bajos y cercanos al de las aguas del lago que ocupaba entonces la sabana.

Estas glaciaciones fueron de varias clases: las hubo del tipo alpino, con lenguas largas como el del Neusa, el del río Frío con el páramo de Guerrero, el de San Miguel en Sibaté, los de Chisacá y Bocagrande, que confluían en lo que es hoy la Regadera y seguían por el valle del río Tunjuelo hasta cerca de Usme. El de Teusacá con el del Verjón y que llegaba hasta el valle de Sopó. Los de tipo pirenaico o calzadas fueron frecuentes sobre todo en la parte hacia el oriente de Bogotá como en Monserrate. También los hubo intermedios entre estos dos tipos, por mantener en forma de casquete como los que originaron las hoyas de los ríos San Cristóbal, San Francisco, Arzobispo, etc., en las espaldas de Bogotá. Lo mismo podría decirse de toda la parte N.E. de la sabana, como las sierras de Nemocón y Suesca, la de Guasca y el valle del Sisga, etc.

Vemos pues que el dominio de los hielos en aquella época fue tan grande que casi formaban un cerco continuo alrededor del lago sabanero.

La segunda glaciación alcanzó aquí poca extensión y únicamente por encima de los 3.450 metros. Los núcleos glaciares quedaron reducidos por el sur a las partes más elevadas de la Sierra de los Colorados (Santa Rosa) del Chisacá y del Curubital en Bocagrande y algunos otros más.

En la segunda glaciación el retroceso fue lento y discontinuo. Produjo pues un escalonamiento, en el caso de Chisacá un verdadero anfiteatro, y sus morrenas constituyeron una verdadera barrera que dio origen a la laguna del mismo nombre, hoy convertida en embalse para el acueducto de Bogotá.

### *El límite de altura para la vida humana en los páramos de la cordillera de Bogotá*

El alto grado de humedad, abundantes lluvias durante todo el año, muy frecuente nubosidad en asocio de una baja temperatura constante, hacen que la vida para el hombre en estas alturas sea muy dura, porque este estado del tiempo es continuo, nunca cambia. Pero no solo el clima sino también el potencial de suelos les es adverso. No hay humus, es demasiado frío y húmedo para que se forme. Además la morfología del terreno producida por los hielos del pleistoceno y de formas suaves favorece la formación de extensos pantanos (Hochmoore).

De manera que no es el frío intenso en primer lugar el obstáculo para la vida del hombre en el páramo, sino la humedad constante en asocio con una temperatura relativamente baja y también constante, que en conjunto solo permiten un crecimiento muy lento y de muy pocas plantas culturales del hombre, y la mayoría de ellas no prosperan por falta de un período de calor.

Por ejemplo la papa y el trigo, que en la sabana de Bogotá tienen un ciclo vegetativo de 4 a 5 meses, en el páramo bajo cerca del límite de altura para las plantas económicas, en los más o menos 3.500 metros, necesita el doble del tiempo para su maduración que en la sabana.

Este dato a la vez indica que las noches con heladas fuertes deben ser bastante escasas y concentradas en la época del año de menos lluvias que se pueden ver en los climadiagramas.

Considerando esta situación y la distribución real de la población, el límite de altura para la vida del hombre en los Andes ecuatoriales húmedos en Colombia, está alrededor de los 3.500 metros sobre el nivel del mar.

Fig. 1. (vease p. 201)

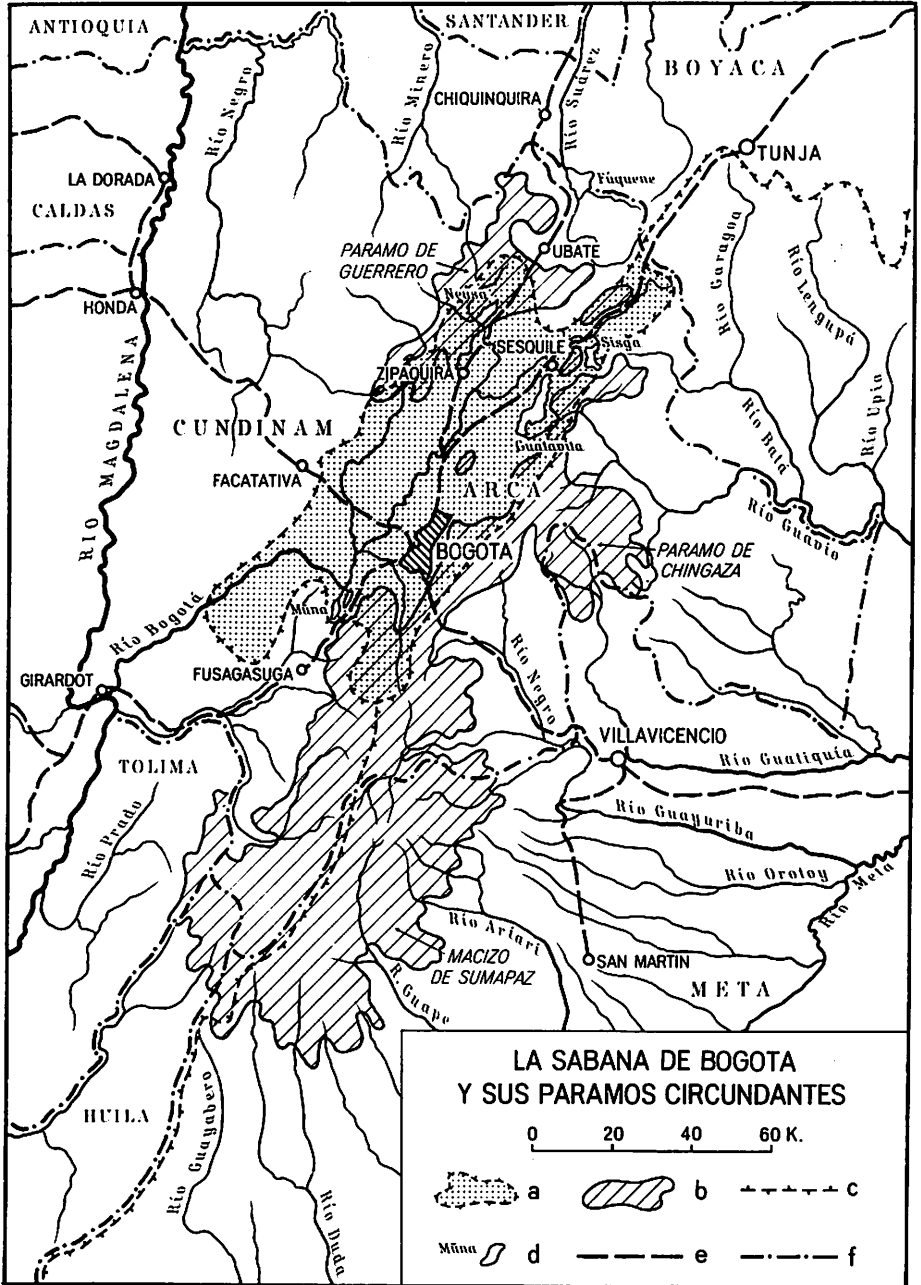


Fig. 1. La Sabana de Bogotá y sus paramos circundantes  
 a) Cuenca de captación del alto río Bogotá (Sabana de Bogotá). b) Páramos circundantes de la Sabana de Bogotá. c) División de aguas entre las cuencas de los ríos Magdalena y Meta-Orinoco. d) Represas que reciben sus aguas de los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá. e) Carreteras principales. f) Límites administrativos.

### *El páramo de Sumapaz*

#### Ubicación geográfica y extensión

La región geográfica de Sumapaz, que abarca el macizo andino del mismo nombre, en la cordillera oriental, está ubicada entre la depresión de Uribe (1.874 m) en el sur, sobre  $\pm 3^{\circ} 20' N.$ , y la sabana de Bogotá (2.660 m) en el norte, sobre los  $41\frac{1}{2}^{\circ}$  latitud norte aproximadamente, con una extensión de cerca de 120 kms. Su máxima anchura en dirección esteoeste es de más o menos 100 kms., tomando como límite la curva hipsométrica de 500 metros. Fig. 1.

Dentro del macizo así delimitado se encuentran algunos pequeños valles con alturas inferiores a la curva límite indicada, pero la inmensa mayoría del territorio de la región es montañosa, con alturas superiores, alcanzando la máxima con  $\pm 4.300$  metros en el Cerro Nevado de Sumapaz. Abarca, por consiguiente, todos los pisos térmicos, con temperaturas medias superiores a  $27^{\circ} C$ , en los valles de la tierra caliente, e inferiores a  $7^{\circ} C$  en el páramo alto.

Como ya está indicado, el macizo o cordillera de Sumapaz empieza al norte de la depresión de Uribe (también llamada Alto de las Cruces), con dirección general norte y aumentando rápidamente en altura. También se ensancha grandemente hacia el oriente. Después de una extensión de 60 kms. en línea recta, y la dirección indicada, se llega al Alto de Oseras (3.830 m), que marca el límite entre los departamentos del Huila, Cundinamarca y Meta. Todo este trayecto de la vertiente meridional y suroccidental está todavía cubierto de bosque andino (hasta  $\pm 2.700$  m), bosque de niebla (hasta  $\pm 3.200$  m), pajonales en el páramo bajo (hasta  $\pm 3.500$  m), y pajonales menos desarrollados en el páramo alto con alturas superiores a los 3.500 m. Toda la región está prácticamente despoblada, excepto pequeños y débiles focos de colonización espontánea en la alta cuenca del río Duda.

Constituye el Alto de Oseras la parte meridional del nudo andino del macizo de Sumapaz; un nudo orográfico que forma una estrella fluvial con sus respectivos valles. De aquí se desprenden las hoyas hidrográficas del río Cabrera hacia el sur, del río Sumapaz o Fusagasugá, hacia el norte; hacia el noreste del Alto de Oseras está la cuenca del río Guape — afluente del río Ariari — pero con dirección opuesta a la indicada, ya que baja a las llanuras orientales, y tiene sus cabeceras en las lagunas que rodean el Cerro Nevado de Sumapaz. Algo al occidente del nudo del Alto de Oseras están las cabeceras de las aguas del río Prado (Cunday).

Desde el Alto de Oseras se extiende con dirección E.N.E. el Páramo de Sumapaz por unos 45 kms. hasta el Pico de los Ranchos (3.960 m), de donde se desprende hacia el sureste un ramal cordillerano que culmina en el Cerro Nevado de Sumapaz (4.300 m), y luego continúa en considerable extensión hacia el sur, dando origen a un valle interandino longitudinal, ubicado entre el eje del páramo de Sumapaz (división entre las aguas que van hacia los ríos Magdalena y Meta), y la cordillera del nevado — denominada en la parte alta la Maleza, por lo abrupto de su topografía alpídica, por lo casi desprovisto de vegetación —, y atravesado



por el río Nevado que constituye la parte alta del río Guape. Este valle, como todos los demás valles y toda la vertiente del macizo de Sumapaz que dan sobre los llanos orientales, están totalmente despoblados, desconocidos y cubiertos de selva en toda su extensión. Pertenecen estas tierras al departamento del Meta, y ninguna otra región en la orinoquía y amazonía colombiana ofrece condiciones tan favorables para su propio desarrollo y el del país entero, como estas tierras andinas del Meta con su piedemonte. Ubicados en el centro de la república y siendo continuación hacia el oriente de su epicentro, Bogotá, forma hoy espacialmente — aunque no aprovechada — una unidad económica con esta, en lo que radica la importancia y futuro desarrollo de estas tierras cuyas distancias de Bogotá están dentro de un radio de 100 a 200 kms.

### El páramo alto

La parte central del macizo se extiende a 20 km de Bogotá y por encima de una altura de 3.000 metros desde el embalse de Chisacá en el norte (3.100 m) hasta el Alto de Oseras en el sur, sobre más de 90 kms. y con una anchura media de cerca de 30 kms. La inmensa mayoría de este territorio, de aproximadamente 2.700 km<sup>2</sup>, está por encima de los 3.500 metros sobre el nivel del mar, y constituye el llamado páramo alto.

El límite inferior del páramo alto  $\pm$  los 3.500 metros, constituye la altura máxima para la vida del hombre en el Sumapaz y en todas las montañas de Colombia (excepto la Sierra Nevada de Santa Marta y las regiones andinas de Nariño, donde sube algo más este límite). Equivale este límite de altura en su importancia al límite polar en el sentido latitudinal, que es idéntico con la isoterma de 10° C durante el mes más cálido del año. Es decir, no se desarrolla el bosque, ni maduran la mayoría de las plantas útiles para la vida del hombre. También el páramo alto es carente de vegetación arbórea, excepto muy pequeñas manchas de arbustos, favorecidos por la topografía local.

### Morfología del páramo e hidrografía

Siendo una región culminante de la cordillera oriental, el páramo de Sumapaz es la divisoria de aguas entre los sistemas fluviales del Guaviare-Orinoco en el oriente, y el Magdalena en el occidente, repartiendo sus aguas radialmente en todas las direcciones, desde su parte más alta, de una muy tranquila topografía, de típicas formas glaciales, formando una serie de hoyas hidrográficas, que pueden ser convertidas en parte en una reserva de agua para la sabana de Bogotá, y cuyo régimen de lluvias está registrando y estudiando la corporación autónoma de la sabana de Bogotá.

Un dorso cordillerano ligeramente más elevado (alrededor de 4.000 metros) que las altas cabeceras de los ríos, que divide a estas, se extiende arrancando en el occidente en el alto de Rabona (algo más al sur del alto de Andabobos) hacia el oriente hasta cerca del Cerro Nevado de Sumapaz (4.300 m), separando las altas cuencas de los ríos Ariari y Blanco.

Del norte hacia el sur se extiende otro dorso cordillerano, con alturas ligeramente superiores a los 4.000 metros, y que separa la parte occidental del páramo, de tranquila topografía, de la región oriental fuertemente accidentada. Constituyen al parecer ambas partes del páramo diferentes formaciones geológicas. Esta divisoria geológica y topográfica se encuentra en el alto de los Cáquezas (4.000 m),

con la cuchilla divisoria entre los ríos Blanco y Ariari, formando el centro geográfico del páramo de Sumapaz.

La región oriental "alpídica" del macizo de Sumapaz es mucho más rica en aguas que la occidental, y probablemente reciba también una mayor precipitación. En lo general, el paisaje de la región oriental presenta las clásicas formas glaciales de la alta montaña, con un cinturón de lagunas en alturas entre 3.300 m y 3.600 m, mientras que en la parte occidental predominan los pantanos, debido a que las formas geomorfológicas glaciales con sus bien desarrolladas morrenas que están todavía intactas, y los famosos valles en forma de U, bien conservados, que luego la erosión convierte más abajo en los que tienen forma de V, y que empiezan de los 3.500 o 3.400 metros de altura, desapareciendo también los pantanos.

#### El clima del páramo alto

1. Temperatura. La temperatura media debe estar alrededor de 6° a 8° C, con ninguna variación anual, pero fuertes oscilaciones diarias, que pueden llegar, y sobrepasar los 25° C en la época de verano (menos lluvioso y hasta seco = diciembre-marzo). Fig. 2.

A continuación algunos datos sobre el estado del tiempo, durante una excursión en el mes de febrero del año de 1963 que se caracterizó por un tiempo muy inestable.

Campamento Cueva Andabobos . . . . .	Altura	3.650 m
5 p.m. - toldado con llovizna . . . . .		8° C
7 a.m. - niebla . . . . .		2° C

Durante la noche cayó escarcha. La atmósfera fue muy húmeda.

Campamento Las Perlas . . . . .	Altura	3.850 m
5:30 p.m. - toldado con lluvia . . . . .		4° C
6:30 a.m. - toldado . . . . .		3° C

La noche estaba toldada, con lluvias espaciadas; la atmósfera era muy húmeda.

Campamento Las Ollas . . . . .	Altura	3.890 m
5:30 p.m. - tempestad (granizada) . . . . .		3° C
6:30 a.m. - nublado . . . . .		1° C

La atmósfera era muy húmeda, y con la baja temperatura se siente el frío más intensamente.

Campamento La Primavera . . . . .	Altura	3.400 m
5:30 p.m. - toldado . . . . .		7° C
7 a.m. - toldado . . . . .		6° C
2 p.m. - sol . . . . .		13° C

Durante los tres días de permanencia en este campamento la temperatura media oscilaba entre 6° C y 8° C; las lluvias eran frecuentes.

Campamento cabeceras río Gallo . . . . .	Altura	3.750 m
3 p.m. - sol . . . . .		17° C
6 p.m. - tempestad - granizada (más noche nieve) . . . . .		3° C

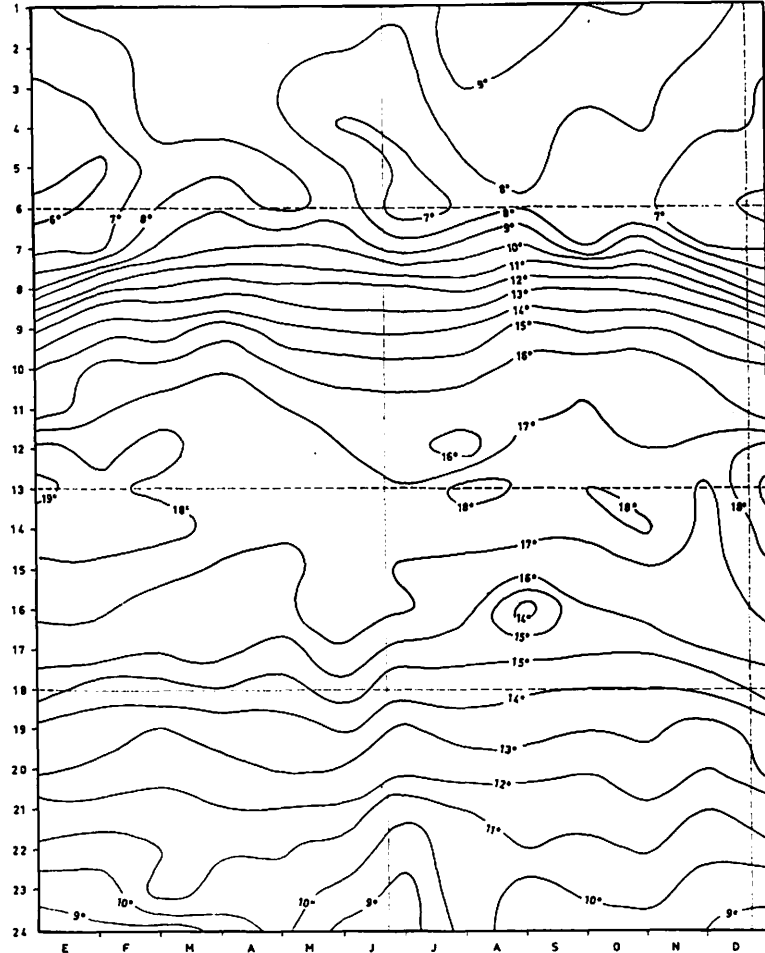


Fig. 2. Termoisopletas de Bogotá.

5 a.m. - claro, fuerte helada . . . . .	-3° C
8 p.m. - sol . . . . .	12° C
5 p.m. - niebla . . . . .	3° C
7 a.m. - . . . . .	0.5° C

2. Humedad. HETTNER describió el clima de los páramos colombianos así: "Los rayos del sol, cuando los hay, tienen una intensidad bastante fuerte a causa del aire enrarecido, pero un sol despejado rara vez ocurre en el páramo. Generalmente está embozado en espesa niebla, la cual actúa como aislante de los rayos solares y se precipita como lluvia continua y ligera; o cae en forma de granizada. La temperatura se mantiene solo a pocos grados sobre el punto de congelación y un viento helado azota las crestas".

En general, un alto contenido de humedad en el aire es típico del páramo. Solo cuando hay sol, este se reduce hasta menos del 50 %, pero esto siempre por pocas horas solamente. El terreno está en su mayor parte saturado de agua y en bastantes lugares llega a ser pantanoso, asomándose con frecuencia las rocas.

### *El régimen de lluvias en el páramo de Sumapaz*

Analizando los 6 diagramas de lluvias del páramo del macizo de Sumapaz se observa lo siguiente: (3)

3 pluviómetros están ubicados en la parte oriental del páramo, muy cerca del borde mismo:

a) Santa Rosa ocupa un sitio a 3.400 metros sobre el nivel del mar en el lugar donde terminan las formas morfológicas glaciales y empieza el relieve fuertemente accidentado de la vertiente oriental con el estrecho valle transversal del río Blanco. La precipitación media anual de 4 años continuos es de 2.369 mm con una temperatura media que se estima en unos 7 u 8 °C. La humedad de la vertiente orinoquia tiene libre acceso al lugar a través del valle del río Blanco. Los días de lluvia no se conocen. El máximo mensual llegó a 599 mm en el mes de junio de 1964. El mínimo con 0 mm en el mes de enero del mismo año. El promedio no da ningún mes seco, aun enero con 67 mm se debe considerar como mes húmedo — aplicando cualquier fórmula para determinar el límite de aridez — si se considera la baja temperatura del lugar.

b) La Primavera, altura aproximadamente a 3.400 metros sobre el nivel del mar. Únicamente disponemos de 2 años de observación que dan un promedio de 1.558 mm con un máximo de 330 mm en el mes de agosto y mínimo de 0 mm en enero. El lugar queda algo retirado de la vertiente oriental cuyo borde está aquí formado por altas montañas, que colocan “La Primavera” en la sombra seca de las mismas. Pero aun así todos los meses, excepto enero, son húmedos.

c) Las Sopas está ubicado más o menos en 3.200 metros sobre el nivel del mar, dispone de dos años de observación continua con un promedio anual de 1.388 mm. El máximo registra el mes de junio con 237 mm y el mínimo enero con 0 mm. La localización del lugar en el interior de la parte oriental “alpídica” del páramo hace disminuir la lluviosidad, pero sin que cambie el clima ambiental.

Los otros tres pluviómetros están ubicados en la parte occidental del páramo en los siguientes lugares:

d) Media Naranja está ubicada cerca del borde occidental del páramo en una altura de aproximadamente 3.500 metros. Las observaciones continuas de dos años bastante normales dan un promedio anual de 1.318 mm con un máximo de 246 mm en el mes de abril y mínimo de 10 mm en enero. No hay pues ningún mes seco. Se nota aquí la influencia de la vertiente magdalenense que lo impide en la llamada época de verano (seco) de diciembre a marzo.

e) Laguna de Chiscá ubicada en el borde occidental del páramo sobre la vertiente magdalenense en 3.650 m pero protegido de ella por un borde de altas montañas que producen una sombra seca para el lugar — la laguna misma ocupa el fondo de un circo — pero está bajo la influencia del régimen climático del extenso

---

(3) Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá: Agua del Macizo de Sumapaz para Bogotá - Ingetec Ltda. Bogotá, 1965.

páramo alto, que algunos han llamado, no sin razón, "sabana paramuna". Hacia el norte el lugar constituye el vértice de un antiguo valle glacial que desemboca en la sabana de Bogotá, mucho menos húmedo que el valle oriental de Santa Rosa. El promedio anual de lluvia de 12 años de observación continua es de 1.248 mm con un máximo de 264 mm en el mes de noviembre y el mínimo de 2 mm en enero.

f) En la estación El Hato ubicado a 3.100 metros sobre el nivel del mar en la parte media del valle que se inicia en la laguna de Chisacá y que desemboca en la sabana de Bogotá, el régimen de los dos períodos de lluvias ya está bien marcado, aunque todavía se nota la influencia del sur que afecta muy favorablemente el caudal de las aguas que se originan aquí, y que abastecen principalmente el acueducto de Bogotá durante la época de "verano" de julio-agosto en la sabana.

El total de precipitación media en El Hato, de 22 años de observación continua es de 732 mm y el máximo anual llegó a 947 mm.

El máximo anual fue de 242 mm en el mes de mayo y el mínimo de 0 mm en enero. Sigue luego febrero, marzo y diciembre con 5.0 mm, 3.0 mm y 5.0 mm respectivamente como mínimo, aunque el promedio mensual de los 22 años para estos meses es de 17.7 mm, 256 mm, 43.5 mm y 26.7 mm. Es decir, quizá el mes de enero puede considerarse como seco.

A continuación insertamos los valores de precipitación de Bogotá para una comparación con los anteriores del páramo.

Bogotá - Ciudad Universitaria, ubicada en la sabana a 2.556 metros sobre el nivel del mar y  $4^{\circ} 38'$  latitud norte,  $74^{\circ} 05'$  S. de Greenwich, cerca de su borde oriental formado por altas montañas. Revela esta estación para el año de 1963 — año de las demás observaciones — que representa el gráfico, claramente el régimen de los dos períodos de lluvias anuales, y con el período de sequía más prolongado en la mitad del año, que no siempre es así, sino más bien se encuentra al principio del año.

A medida que nos alejamos del ecuador climático, es decir del páramo de Sumapaz, las fluctuaciones anuales en el volumen de la precipitación aumentan. Así en Bogotá, en el lapso desde 1866 hasta 1964 se observó un máximo de 1.634 mm (año 1879) y un mínimo de 530 mm en 1941. Valores menos extremos son frecuentes (4).

---

(4) Los datos meteorológicos referentes al páramo de Sumapaz, son el resultado de cortos períodos de observación. En su mayoría solo de uno y dos años. Compartimos con los entendidos el temor de que la precipitación registrada en Santa Rosa sea demasiado alta, aunque los datos correspondientes al año de 1964, publicados hasta ahora en el boletín correspondiente a ese año de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, también para este año indica un total de 2.446.3 mm. de lluvia. Este año de 1964 fue del todo un año "normal" en cuanto al tiempo reinante en la región. En cuanto al pluviómetro de Santa Rosa que pertenece a la Corporación Autónoma Regional de la Sabana de Bogotá y los valles de Ubaté y Chiquinquirá, entidad que lo instaló y controla, carecemos de información; pero bien vale la pena de revisar esta estación pluviométrica, porque los datos pueden resultar matemáticamente tan exactos como realmente falsos, si el instrumento no está adecuadamente ubicado y acertadamente sincronizado. Error que se comete tan frecuentemente en la actualidad en todas las actividades de la vida humana, es este, que consiste en obtener promedios estadísticos, creyendo que son la realidad. Pero por lo general se carece de una visión del conjunto y la interdependencia de los fenómenos que lo constituyen. La información matemática con sus cifras y signos nos instruye sobre la estructura del fenómeno, pero no sobre su modo de ser y su realidad.

## *El ecuador climático en el páramo de Sumapaz y la clasificación climática de este último según KOEPPEN*

Es interesante que aquí sobre el borde occidental y norte hacia la sabana de Bogotá el mes de mayores lluvias es noviembre y no junio o julio como en las estaciones ubicadas en la parte oriental y sur del páramo. Indica esto que la parte septentrional del macizo está bajo el régimen climático del hemisferio norte y sur, a la vez, mientras que la parte meridional está únicamente bajo la influencia del hemisferio climático del sur con un solo y largo período de lluvias que solo disminuye algo en intensidad durante el otro período del año. Es decir, el ecuador climático divide el macizo y lo hace pertenecer a dos hemisferios climáticos, y permanentemente cubiertos por las calmas ecuatoriales, lo que explica el alto grado de humedad y precipitación en él y la poca fluctuación anual de los datos de lluvia en la laguna de Chisacá, donde durante doce años se observó una oscilación entre 1.009 mm y 1.644 mm.

En la estación de la laguna de Chisacá ya se observa pues claramente el régimen climático del hemisferio norte para la zona ecuatorial que produce dos máximas de lluvias en abril-mayo y octubre-noviembre respectivamente, pero sin que los intervalos entre estos dos períodos de lluvia sean secos.

El páramo de Sumapaz tiene, según KOEPPEN, un clima AHf. Según el régimen de lluvias, se trata de una región siempre húmeda ubicada en zona ecuatorial ( $3\frac{1}{2}^{\circ}$  a  $4\frac{1}{2}^{\circ}$  lat. norte) a gran altura entre 3.500 y 4.000 metros sobre el nivel del mar. Es un tipo de clima de alta montaña tropical, sin mayores oscilaciones anuales en temperatura y lluvia, y que no se debe confundir — lo que se hace en tantos atlas — con un tipo de clima C de latitudes medias con su régimen estacional de temperaturas. En Colombia todos los climas son tropicales.

### **Heladas**

No existen observaciones continuas de temperaturas en el páramo. Pero considerando el alto grado de humedad, aunque este puede oscilar — debido a la gran altura — más rápidamente durante el día que la temperatura, la abundancia de las lluvias, y la frecuente nubosidad, el peligro de las heladas nocturnas no es tan grande como se cree generalmente, y se limita a los meses de menos lluvias y mayor insolación e irradiación nocturna.

### *Rendimiento de algunas boyas hidrográficas en el páramo de Sumapaz*

El clima de alta montaña tropical, resultado de la ubicación geográfica del macizo de Sumapaz en la franja que forma el ecuador climático, produce el recurso natural más valioso del alto páramo: el agua, resultado de las abundantes y permanentes lluvias, ya que hasta la fecha no se han aprovechado donde hace tanta falta como en la sabana de Bogotá, sino que ha sido un obstáculo infranqueable durante siglos, ya que el alto páramo de Sumapaz hasta el presente marca el límite cultural del país a 100 km al sur de su ciudad capital. El volumen de las lluvias se aprecia en el caudal de algunos ríos en sus cuencas altas en el páramo:

Rendimiento de algunas hoyas hidrográficas en el páramo de Sumapaz (5)

Ríos	Sitio	Altura M.s.M	Área Trib. Km <sup>2</sup>	Caudal medio	Lluvia media m.m.	Escorrentía %	Rendim. Lts./seg. Km <sup>2</sup>	Rendim. M <sup>3</sup> dis. ha.	Período de analysis
Chochal	Las Copas	3.180	57.2	3.32	1.365	134.1	58.0	50.1	1963/64
Nevado	La Plava	3.350	63.8	3.50	1.497	117.5	55.7	48.1	1964
Santa Rosa	Nazareth	2.450	72.4	2.65	2.369	48.7	36.6	31.6	1946/52
Curubital	Ptc. Australia	3.050	56.3	1.46	1.233	66.2	25.9	22.4	1946/63
Chisacá	El Palmar	3.016	96	1.45	694	68.6	15.1	13.0	1930/63
Bogotá	Pto. Baraya	2.644	272	2.48	862	33.3	9.1	7.9	1940/63

*La vegetación y utilidad agropecuaria del páramo*

El suelo por lo general es negro, turboso, ácido, muy profundo, excepto en lugares rocosos de fuerte pendiente y de escasa fertilidad, porque la poca luz (por la intensa nubosidad) y la baja temperatura permiten la acumulación de materia orgánica, y son factores adversos en la productividad de las tierras, lo que indica que el uso de estas tierras es limitado. El rendimiento solo alcanza a ser de 1 a 5 en promedio, y sin olvidar que el ciclo vegetativo de las plantas económicas (papa y trigo) es casi el doble de largo que en la sabana de Bogotá.

Su paisaje de gran amplitud tiene origen en su madurez fisiográfica y en la acción glacial pleistocénica de lo cual dan testimonio los suelos fósiles, los lagos secos, las turberas, los valles en U, las morrenas y las rocas aborregadas. Su clima isomicrotérnico andino húmedo se refleja en los suelos húmicos, a veces rankeriformes, pseudogleyizados ocasionalmente podsólicos, con enclaves frecuentes de turbas (M. del Llano).

Debido a que el páramo se caracteriza por una baja temperatura media, que es constante, ya que no existe una mayor variación anual, ni en la temperatura, ni tampoco en la humedad, la vegetación se caracteriza por la ausencia de vegetación arbórea. Las plantas de los páramos están especialmente adaptadas para resistir la sequedad fisiológica y el frío. La primera está determinada por la reducción de la absorción que ocasiona la baja temperatura y la elevada presión osmótica del suelo, en contraste con una intensa transpiración en las horas soleadas. Así las plantas presentan una estructura seromórfica (CUATRECASAS).

El páramo de Sumapaz está cubierto de una abundante vegetación. La cobertura principal la forma una pradera dominada por gramíneas, entremezcladas con arbustivos de hojas coriáceas y con plantas cespitosas, almohadilladas y arrosetadas. Entre estas últimas están los frailejones (*Espeletia* p.p.), que tienen un tallo sencillo, enhiesto, que puede llegar hasta los 5 y 6 metros de altura y más.

Las gramíneas forman densos haces de hojas rígidas e involutas, apretadas entre sí, pertenecientes principalmente a los géneros *Calmagrotis* y *Festuca*.

(5) Ingetec Ltda., op. cit. y Boletín Informativo de la Oficina de Planeación de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, 1951—1964.

Los arbustos son pequeños y ramosos; presentan hojas coriáceas, pequeñas, con bordes revueltos o asiculares, densas u ombríceas y cubiertas de pelo; las especies leñosas son: *Senecio*, *Diplostephium revolutum*, el famoso romero, quizá el árbol más importante para leña, y que en conjunto con el frailejón constituye la base de la alimentación para el oso, que es el representante más grande de la fauna paramuna, aparte de un venado gris, bastante grande, que habita el alto páramo. El más abundante es el conejo, perseguido por el águila, todavía numerosa en la región.

No menos importantes son los árboles de la especie *Weinmania* y *Polylepis* sp. en sus diferentes variedades, para leña y construcción (palo colorado), típicos del páramo en su vertiente oriental donde todavía no han sido destruídos del todo, formando bosques homogéneos el *Polylepis* en el límite con los pajonales.

Los extensos tembladeros o tremedales están cubiertos por cojines de *Distichia* (Hartpolster) que resisten fácilmente el peso de un hombre, tiene un espesor de más o menos medio metro, y debajo se encuentra agua. La puya no es muy frecuente, y se ve más la agave. El chusque (*Chusquea*) es tan abundante, y constituye cuando joven un excelente alimento para el ganado. Tanto el chusque como los pajonales son periódicamente (a fines del verano) quemados, para aprovechar luego los brotes tiernos como pasto para el ganado. Aquí el fuerte viento no permite que el fuego profundice, pero la destrucción por completo de los pajonales perjudica grandemente el régimen hidrológico, a la fauna y a la formación del suelo, que en sí es muy lento por el frío intenso, adverso a la descomposición de materias orgánicas. La ceniza del frailejón quemado se utiliza como abono (antiácido) en las partes donde se puede cultivar la papa (hasta  $\pm 3.600$  metros). Es decir, el páramo alto es un espacio económico de explotación temporal. Las viviendas no suben a más de 3.500 metros.

Guiándonos por el "Mapa Ecológico de Colombia", basado en el esquema de HOLDRIDGE, leemos en la "Memoria explicativa sobre el Mapa Ecológico" (ESPINAL, 1963) (6) referente a las formaciones vegetales de la región que nos interesa aquí:

"Bosque húmedo Montano . . .

"Localización y extensión. Abarca esta formación las extensas regiones que se encuentran en las partes altas de la cordillera de los Andes. Comúnmente se le conoce con el nombre de "paramo" y más específicamente CUATRECASAS lo denomina "subpáramo".

"... Rodea, en parte las formaciones del bosque seco montano bajo de la sabana de Bogotá y aparece en el norte en los páramos de Sátiva y Uvita (Boyacá) y en el del Almorzadero (Santander).

"... Condiciones climáticas. En general, las condiciones climáticas de esta formación son: temperatura aproximada entre 12° C y 6° C y un promedio anual de lluvias entre 500 mm y 1.000 mm. Se inicia aproximadamente a los 3.000 metros sobre el nivel del mar, extendiéndose hasta unos 1.000 metros más de altura."

Dejando a un lado la discusión si la sabana de Bogotá tiene un mes seco o no, es aceptado que ella tiene un clima ambiental semi-húmedo y hasta húmedo. Difícilmente puede haber entonces un "bosque seco montano bajo". Además la

---

(6) ESPINAL, LUIS S. y MONTENEGRO ELMIRO, "Formaciones vegetales de Colombia - Memoria explicativa sobre el Mapa Ecológico". Instituto Geográfico "Agustin Codazzi", Bogotá, 1963.



sabana por su origen mismo, difícilmente podría sostener bosques. Estos se limitan a los bordes y partes altas y una vegetación baja de arbustos cubría las partes centrales húmedas. La arborización en la sabana empieza con su desecación, antes nunca tuvo bosques, y mucho menos un "bosque seco".

En cuanto a las "condiciones climáticas" de temperatura entre aproximadamente 12 ° C y 6 ° C, estas corresponden a la gama altimétrica entre los 3.000 y 4.000 metros sobre el nivel del mar, y quizá sean algo menor todavía, pero hacer llegar el bosque hasta 4.000 metros es dudoso, y para el páramo de Sumapaz está claramente establecido que desde las lagunas de Chisacá hacia el sur por sobre las extensas morrenas en altura superior a 3.500 metros sobre el nivel del mar, nunca ha habido un bosque. El alto valle glacial de Santa Rosa es demasiado pantanoso y solo se desarrolla un rastrojo bajo, formado por *Diplostephium revolutum* Blake, el Romero, y uno y otro *Senecio* e *Hypericum* que llegan a ser arbustos. Donde terminan las formas periglaciales y desaparece el suelo pantanoso y las corrientes subterráneas de las aguas, tan típicas del páramo, que trataremos en otra parte, existió y todavía existen restos de un bosque homogéneo de *Polylepis*.

Pero en las vertientes orientales, debido a la humedad alta y permanente, lluvia todavía más abundante durante todo el año, y relieve que se caracteriza por una fuerte pendiente hacia los pisos térmicos inferiores que modifica la "estratificación térmica", es posible que el bosque suba a más altura, aunque nunca a 4.000 metros.

Estos fenómenos se observan en muchas cuchillas o cuestras paramunas en la cordillera oriental, y sin duda han influido en el cuadro de la vegetación tan grandemente diferente en los distintos páramos, y a corta distancia entre sí.

Sin duda subió en muchos de ellos el bosque a alturas mayores que en la actualidad. Interesante es aquí la *Espeletia Uribeii* sp. en la cresta paramuna de Palacios (al oriente de Bogotá - 3.400 metros sobre el nivel del mar). Esta planta alcanza alturas que pasan de 10 y 11 metros, tal vez porque tuvo que sobresalirse del bosque de niebla primitivo que cubría estas montañas, para llegar a la luz.

Una vez quemado el bosque, proceso de cual sobrevivió la *Espeletia* gracias a su estructura morfológica, renació tal como hace después de cada quema y quedó solo como única planta alta en el nuevo paisaje donde se formó luego el páramo bajo, cuya característica vegetal representan los pajonales. Los páramos en las crestas de las altas montañas están hoy en día, debido a la destrucción del bosque de niebla, mucho más extendidos de lo que fueron en otro tiempo y alcanzan un nivel mucho más bajo del que les corresponde en la vegetación climática, y lo que no muestra el "Mapa Ecológico de Colombia", que es más bien un mapa climático generalizado.

La misma fisiografía de las cumbres andinas y su ubicación geográfica producen muy grandes variaciones ecológicas por causa de las condiciones edáficas y climáticas, que no aparecen en el mencionado mapa. Aunque es cierto que las condiciones climáticas y fisiográficas que produjeron como vegetación primaria el bosque húmedo montano y los otros tipos, no es menos cierto que el hombre ha alterado y hasta cambia "el medio ambiente que es el complejo de los factores que ejercen influencia sobre los organismos vivos" (7). Pero los fenómenos meteorológicos como temperatura y lluvia son apenas algunos pocos factores que forman

---

(7) HOLDRIDGE en "Curso de Ecología Vegetal". Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba, Costa Rica, 1953.

en asocio de muchos otros el "medio-ambiente". Si en este medio-ambiente han sido excluidos algunos elementos que lo integran como por ejemplo el bosque, entonces el equilibrio biótico ha sido alterado, la ecología es otra por más que sigan operando algunos de los mismos factores como temperatura y lluvia. En el lugar que ocupaba el bosque montano húmedo, existe hoy un pajonal paramuno, y la nueva fisonomía del paisaje es expresión del cambio que ha habido en flora, fauna y hasta en los aspectos anorgánicos y que representa la ecología del presente.

El límite superior del bosque en el macizo de Sumapaz

Si exceptuamos lugares topográficamente favorecidos, el bosque no sube a más de 3.400 metros como cubierta vegetal continua y en forma de "bosque de niebla" en las vertientes interiores del macizo, donde todavía no fue interferido por el hombre. La destrucción del bosque para convertirlo en potreros, no idéntico con la utilización para la producción de carbón vegetal (una de las materias primas básicas de la vida campesina), ha bajado, si no se cuidan bien los potreros, el límite del bosque en más o menos unos 200 o 300 metros de su límite natural.

En la vertiente exterior y oriental del macizo el límite sube unos 100 a 200 metros más alto. Por encima de este límite superior del bosque, no ha habido bosque en tiempos históricos.

El mencionado "Mapa Ecológico de Colombia" diferencia en la misma amplitud altimétrica entre los 3.000 y 4.000 metros sobre el nivel del mar muy bien las formaciones vegetales en las vertientes occidentales y orientales del macizo, según el volumen de lluvia anual, además del mencionado "Bosque húmedo Montano" con lluvias entre 500 y 1.000 mm anuales, el "Bosque muy húmedo Montano" con lluvias anuales entre los 1.000 y 2.000 mm; localizando aquí el famoso bosque de niebla. Sigue luego el "Bosque pluvial Montano" con lluvias superiores a 2.000 mm anuales, también ubicado dentro de la misma gama térmica, y que generalmente se encuentra limitado en su nivel inferior con el bosque muy húmedo montano bajo, o con el bosque pluvial montano bajo o existe como una prolongación más húmeda del bosque muy húmedo montano.

Por encima de estas formaciones aparecen en el "Mapa Ecológico" las "Formaciones en los pisos altitudinales Subalpino, Alpino y Nival".

*"No son muy extensas las áreas que ellas ocupan y carecen de valor agrícola entre nosotros. Algunas de estas regiones se encuentran en la cordillera oriental como el Nevado del Cocuy, otras en la cordillera central en los nevados del Tolima y del Ruiz y en las montañas aisladas de la Sierra Nevada de Santa Marta".*

No menciona pues la "Memoria explicativa sobre el Mapa Ecológico" el páramo de Sumapaz que aparece en el mismo mapa, como uno de los territorios más grandes, que alberguen las "formaciones subalpino, alpino", otra de las discrepancias entre palabra y mapa, teoría y realidad.

La lluvia anual "puede estar entre 500 y 2.000 mm y la temperatura promedio aproximada entre 6° C y 3° C". Estas formaciones han sido estudiadas por CUATRECASAS quien las denomina "Paramo propiamente dicho". La vegetación está dominada por un pajonal formado por gramíneas, especialmente de los géneros *Festuca* y *Calmagrotis* según CUATRECASAS los arbustos más comunes de estas alturas son:

*Diplostephium revolutum* Blake (romero).

*Gynoxys paramuna* Cuatr.

*Senecio vaccinioides* Weed.  
*Valeriana arbores* Killip & Cuatr.  
*Miconia buxifolia* Naud.  
*Polylepis boyacensis* Cuatr. (colorado).  
*Hypericum* sp. (chites).  
*Espeletia* sp. (frailejones).

*Muchas plantas como Plantago* sp., *Paepalanthus* sp. y *Sphagnum* sp., forman almohadillas y rosetas sobre el suelo, contribuyendo a la formación de las turberas“.

Esta lista de plantas corresponde precisamente al páramo alto de Sumapaz con una altura entre 3.500 y 4.000 metros y donde nunca ha habido un bosque. Es más, el *Hypericum* queda bastante atrás en alturas inferiores. Es decir, debido a las dimensiones espaciales del páramo alto de Sumapaz, quizá encontramos en alturas entre 3.500 y 4.000 metros sobre el nivel del mar las formaciones del “Páramo propiamente dicho“. Su cubierta vegetal más importante son los pajonales formados por gramíneas, cuya destrucción, por medio de quemas, tiene funestas consecuencias para el régimen hidrológico del país, y debe evitarse.

En cuanto a los cinturones inferiores de vegetación del “Mapa Ecológico“ estos han desaparecido en su mayor parte en las vertientes interiores del macizo de Sumapaz. Intacto queda el régimen climático sobre el Sumapaz, pero que está alterado en sus efectos sobre las tierras inferiores en altura por la acción destructora del hombre. Restablecer el equilibrio biótico y ecológico en los páramos circundantes de la sabana de Bogotá, es tarea básica y urgente para garantizar su futuro desarrollo.

#### BIBLIOGRAFIA

- ESPINAL, L. S. y M. ELMIRO: Formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa sobre el Mapa Ecológico. Instituto Geográfico “Agustín Codazzi“. Bogotá 1963.  
HETTNER, A.: Die Kordillere von Bogotá. Primera traducción española publicada por el Banco de la República. Bogotá 1966.  
ROYO y GÓMEZ, J.: Las piedras de Tunja de Facatativá y el cuaternario de la sabana de Bogotá. Publ. del Instituto Etnológico Nacional. Bogotá 1950.  
TROLL, C.: Die Stellung der Indianer-Hochkulturen im Landschaftsaufbau der tropischen Anden. Ztschr. d. Ges. f. Erdkunde. Berlin 1943, 93—128.

#### SUMMARY

##### The “paramos“ surrounding the Bogota Plain, their ecology and importance for its hydrological régime

It is one of the characteristics of the “Cordillera Oriental de Colombia“ (Colombian Eastern Range), a branch of the humid equatorial Andes, that its population process was mainly carried out on its interior slopes and at an altitude between 1000 and 3000 mts. above sea level. More or less one third of the Cordillera's total population is concentrated in the plain and the city of Bogotá at a height of 2600 mts. above sea level. This circumstance has produced, specially looking to the future, serious troubles in the city water supply.

But the Bogotá Plain is surrounded by “Páramos“ and has in some of them, for instance in the Sumapaz Páramo, considerable water resources in spite of the high altitude where they are located. The purpose of this article is to describe the above mentioned situation and point towards the need of a systematic investigation of the Páramos surrounding the Bogotá Plain.

# FROST ACTION AND SOIL SORTING PROCESSES. THEIR INFLUENCE IN THE SURFACE FEATURES OF THE TROPICAL AND SUB-TROPICAL HIGH ANDES

ARTURO E. CORTE

Geologists and Geographers have dealt with the problem of soil surface features above the timber line or near the snow line in tropical and subtropical South America (GÜSSFELDT, 1888; KÜHN, 1914; TROLL, 1944; CZAJKA, 1955; CORTE, 1953, 1955a).

Authors have considered freezing and thawing actions (multigelation) as the main cause of sorting. However, since the publication of the above-mentioned papers some significant progress was made regarding various mechanisms of sorting. In this paper the author will make use of the up-to-date knowledge on frost action which leads to sorting and also other phenomena which promote sorting without freezing. Such a knowledge will be used for the interpretation of the features in the high Andes which are better known to the author. It is neither the writer's intention to cover in this brief survey all features produced by frost action nor to treat all processes operating in the course of freezing and thawing. Such a survey would be beyond the scope of the present paper; and moreover we are still lacking a proper understanding of all features produced by frost action.

The author will hence restrict himself in this paper to specific processes which in laboratory and field data have proven to be of significance in the sorting phenomena.

## *Conditions affecting sorting during freezing and freezing and thawing*

### 1. Thermal properties

According to our present knowledge frost penetration in soils is determined among other things by the thermal conductivity of the materials (KERSTEN, 1949). It has been also observed that in sorted areas the freezing line penetrates faster in coarser than in fine materials (SCHMERTMANN, TAYLOR, 1965).

It could be argued that because of differences in thermal conductivity a stone which is brought to the surface by frost heaving and is imbedded in fine material will act as a freezing center. As the stone starts to freeze, fine material should migrate away from the freezing center, leaving only the coarser fraction next to the large stone. However, we do not have laboratory or field information on what size of particles and which thermal regime are necessary to bring about this type of sorting by migration. Field and laboratory data on this matter are very necessary. This process is treated again in next chapter.

The thermal properties of the materials will also affect the soil by producing cracks (thermal-contraction cracks) which are related to ice wedges.

Such cracks with ice wedges have not been described for the high mountains of the Andes so far.

### 2. Frost heaving criteria

The most striking feature of frost action is the phenomenon called frost heaving. Researchers on frost action in soils (TABER, 1930; CASAGRANDE, 1931;

BESKOW, 1935 and others) found that in order to produce frost heaving it is necessary to have fine soils, moisture supply and a determined temperature gradient to assure a necessary water supply to the freezing plane. Frost heaving takes place when moisture moves from a warm place to the freezing line to build ice lenses. The amount of water moving in a certain time and the temperature gradient determines the rate of heaving. The roll of these factors has been put into figures and tables giving values of heaving for determined grain sizes, amount of water and temperatures. Such criteria are of basic importance for the freezing cycle. They were determined mainly for engineering construction.

### 3. Frost sorting criteria for multicyclic freeze-thaw processes

Besides the knowledge on frost action under one freezing and thawing cycle, we are getting information on the affects of many cycles of freezing and thawing or multigelation. This information provides a better picture of the frost behavior of soils in a long duration since it is dealing with the affects of many cycles of freezing and thawing, as occurring in nature.

We have so far experimental information on the effects of multigelation with: a) mixture of non-cohesive grain sizes and b) with layered materials.

a) Experimental research on multigelation using mixtures of sandy gravels shows that one of the most striking effects of freezing and thawing cycles is the development of sorting (CORTE, 1962 a—b). The sorting produced depends on the position of the freezing plane: when freezing from the top coarse particles are concentrated on top and fines down (CORTE, 1962 a). When freezing from the sides coarse particles are left near the freezing side and fines are moved or pushed away from the cooling side (CORTE, 1962 b). Later on it was demonstrated that the cause of this sorting is due to the properties of a moving ice-water interface which excludes particles located in its path (CORTE, 1962 c).

Experiments proved that there exists particle segregation by freezing. The most important variables in this process are: 1) particle size or weight, 2) contact area of the particle and ice, 3) rate of motion of the ice-water interface. If freezing is very slow many sizes can be moved; if freezing proceeds rapidly only the fine particles are moved (CORTE, 1962 c). This agrees with the work of SHUMSKI (1952) on ground ice (KACHURIN, 1964).

This segregation has been subject to laboratory experiments. However its operation in nature needs to be demonstrated. The author has discussed the possibility that sorted circles could be produced by this mechanism of segregation. The origin of sorted circles is treated again in the next chapter as an extrusion phenomenon.

b) Experiments on multigelation (CORTE, 1966) using layers of silty clay and crushed quartz show that small mounds (1—2 cm) at the base are formed. The first mounds started to form after cycle 28. The maximum height of mounds was 2 cm for a freeze-thaw layer 4 cm thick. It would be very informative if further experiments could explore if the height of the mounds is related to the depth of the freeze-thaw layer. Experiments under way are indicating that this is possible. Regarding the origin of the mounds it is possible to put forward as a very qualitative approach the following ideas. The mounds can be formed by the extrusion of particles and water in areas with a high content of unfrozen water (CORTE, 1966). According to the work of TAYTOVICH et al. (1964) and others.

the amount of water in frozen soils depends on the grain size, mineralogical composition and temperature below freezing. These mounds can be also produced by the same mechanism of pingo formation. However the lack of cracks at the center of the mounds which are produced by the arching of a solid layer rules out this second possibility. The mounds are apparently produced in a partially frozen layer and not in a frozen state.

From the experiments with mixtures we can ensue that multigelation produces sorting and from the experiments with layers we learn about the development of mounds, which are produced by the extrusion of particles and water from underneath. There must be a migration of water and particles in order to build a mound. Without such a migration a mound cannot be formed. This fact is shown in the experiment when particles of crushed quartz are ejected at the top of the mounds.

We can see that freezing and thawing action in mixed sandy gravels produced sorting and in layered materials mounds are produced, as a consequence it is proper to differentiate two types of frost criteria:

- 1) Frost heaving criteria; or one cycle freezing and thawing criteria.
- 2) Frost sorting criteria; or multicyclic freezing and thawing criteria.

It will be necessary to explore the conditions for the formation of mounds in fine non-layered materials as silt and clay.

#### 4. The effects of mounds and depressions on sorting

The experimentally produced mounds referred to in the previous chapter are believed to be very elucidating for the understanding of frost effects long lasting and also for the understanding of sorting. An important question is: what relationship exists between mound formation and sorting.

It has been reported by MACKAY (1953), WASHBURN (1956) and CORTE (1963) that when sectioning sorted circles they are like extrusions through a coarse upper layer. According to KACHURIN (1964) the work of TYUTYONOV (1951) has shown that under favorable conditions fine-grained slurry penetrates layers of more porous and coarse grained soils; bringing about the sorted circles in this manner (spot-medallions or tundra osteoles etc.). MACKAY (1953) has ported a correlation between mud circles and pits or circular depressions of 10—30 cm diameter and of ice-lenses. The mud circles are supposed to be formed by the extrusion of mud to the surface. According to MACKAY the plugs or extruded fines, break through the gravel and build a convex "mud pie" above ground level. This happens in a freeze-thaw layer 60 cm deep. MACKAY's observations seem to refer to initial stage of sorting by extrusion. However the basic relationship between depression, extrusion and ice lenses is not yet clear.

The author has shown that in the Andes, at the beginning of the freezing season, circular depressions of 30 cm diameter were formed (CORTE, 1955 b).

The author considers like MACKAY that the phenomenon of mound formation and extrusion are the same process. In the case of an extrusion through a coarse layer, the extruded material is actually a mound. In other words an extrusion is a mound through coarse material. It is supposed that in order to build a mound and to produce an extrusion and hence sorting there must be migration of water and particles. This is demonstrated in the experiment with layers where quartz particles are extruded at the top of the mounds. As a consequence the extrusion

phenomenon, mound formation and sorting are the results of the segregation properties of a moving freezing plane.

It would be an interesting problem of research to find a criterion for the development of mounds, depressions and sorting. According to KACHURIN (1964) mounds are formed mainly in saturated fine materials. The author's results, that sorted circles are formed in both frost-heaving and non-frost-heaving materials (CORTE, 1962 a—b), agree more with the suggested principle that sorted circles can be due to segregation processes.

With regard to the origin of the small sorted features of the subtropical Andes: in trenches dug by the author it was found that they are not related to extrusion from underneath (CORTE, 1953) indicating that they are produced by a different mechanism; as a consequence, they are not started as a segregation phenomenon. This problem is treated again in the next chapter.

As to the origin of initial sorting in the larger patterns of the Andes the author does not consider himself competent to treat this problem.

#### *Conditions affecting sorting by thawing*

The role of gravitation and illuviation has been recognized as important in the sorting process (WASHBURN, 1956; CORTE, 1960). By experimenting in the field with a layer of gravel melting over glacier ice we can differentiate in the thawing process two factors of sorting: 1. sorting by gravitation into depressions produced by differential thaw and 2. sorting by alluviation into wash channels. Under the second condition fines are washed away by the melt water from the sorted areas.

We do not have quantitative information on the eluviation conditions along desiccation and thermal contraction cracks. Research is necessary along this line.

#### *Sorting into desiccation cracks and other depressions*

The importance of desiccation cracks as nuclei for sorting is an important consideration; since it can be assumed that sorting is a cold climate indicator (TROLL, 1944). Later reports, however, proved sorting effects due to desiccation cracks in areas without frost such as the north African desert (ALIMEN, 1951), and due to seasonal frost in temperate areas (CORTE-HIGASHI, 1964) indicates that: 1) stones in a drying layer are loci where cracks start; this property varies with the porosity and geometry of the stones; 2) wind and rain concentrates particles into desiccation cracks. The particle size carried depends on the water, the wind speed and the adhesion of the particles to the soil; 3) for particles to be concentrated into desiccation cracks the soil should crack repeatedly in the same place. Once particles get into the cracks repetition of cracking in the same place is more likely; 4) for the repetition of a crack pattern it is necessary that the soil layer be thoroughly wetted. This happens when the soil layer is wetted by a melting snow layer or a temporary lake. The degree to which a desiccation pattern with sorting by wind and rain can be affected by freezing and thawing is not known. A necessary condition for sorting into desiccation cracks is absence of vegetation. Cross sections in perfectly sorted desiccation polygons in the Andes (CORTE, 1963) do not show extrusion or plugs as other frost sorted features. Therefore the author

is inclined to question his previous ideas that frost action is responsible for starting such sorted patterns.

The author wants also to correct his previous assumption (CORTE, 1953) that the small polygonal sorted features of the high Andes are caused by freezing and thawing action in a thin layer of soil. He wishes to propose instead that drying is the initial cause of the polygonal pattern; sorting is produced in them by rain and wind. The degree to which frost action can enhance the sorting by desiccation rain and wind is not known; nor do we know the effect of eluviation on bringing about more sharp and clear sorting in the channels. Sorting into vehicle tracks and other depressions has been also shown by the author.

#### *Frost heaving and the circular grow of gramineae in the frost zone of the high Andes*

The effect of frost heaving on tussocks has been studied by HOPKINS and SIGAFOOS (1950—1954), TABER (1952) and SIGAFOOS and HOPKINS (1951). MENSCHING (1953) has shown circular forms of *Festuca hirtix* produced by solifluxion in the Marrocan Atlas. The author's studies in the Andes of Mendoza have shown that frost heaving of silty clay soils in saturated areas is responsible for the circular growth of *Deyeuxia Cryosostachya Desv.* (var 2) and *Deyeuxia* sp. (CORTE, 1955). He was able to show that: 1) Rings of *Deyeuxia* of different ages are killed by frost heaving, 2) below the frost heaved mounds of killed *Deyeuxias* are plications and involutions in silty clays. The apex of the folds or plugs points to the center of the circle of killed vegetation, 3) the soil in the dead circles of plants is a silty clay or a frost-heaving soil, 4) there is an association of killed plants and circular holes similar to the ones described by MACKAY for the Canadian Arctic in which fines are extruded from plugs bringing about sorted circles. The author has found *Deyeuxia* sp. growing in large compact clumps without frost heave effects or dead circles in dry coarse gravelly areas. As a consequence there is an obvious relationship between saturated frostsusceptible soils and killed *Deyeuxias*.

It is also remarkable that in dry areas *Poa holciformis Presl.* grows also in circular and more complicated forms; but the author has not found dead circles of *Poa*; this hints at the possibility that the circles of *Poa holciformis Presl.* are produced by another process different than *Deyeuxia Cryosostachya Desv.* (var 2) and *Deyeuxia* sp.

RUIZ LEAL (1959) has shown that there are different causes for the circular growth of plants. For this reason it is recommended that the complete ecological situation of the plants growing in circular forms be studied in order to define the main factors affecting their growth.

#### *Criteria for the determination of frost effects in soil-patterns*

As it was mentioned above sorting and plugs are the result of multicyclic freeze-thaw; but we do not have so far a criterion or criteria for the determination of sorting by migration or extrusion. Sorted circles in extrusion-like features were reported in coarse materials with and without silt and clay. Extrusion-like features were reported in the so-called frost heaving susceptible and non-frost-heaving-susceptible soils. As pointed by TYUTYONOV (1951) in KACHURIN (1964) fine slurry can penetrate layers of more coarse grained soils.



As a consequence there is no uniform criterion as to the grain sizes necessary to produce extrusion, mounds and hence sorting. It is recommended to study more sorted circles in profiles and their grain size spectrum.

Sorting by the collapse of gravel over a melting ice surface would indicate that it is not necessary to have fines in order to produce sorting by melting. The possibility was mentioned that the same mechanism of sorting by differential melting could take place in frozen ground with enough fine particles, to produce ice lenses. Sorting into desiccation cracks is restricted to fine cohesive soils which develop shrinkage cracks. It is clear that desiccation cracks will not develop in coarse non-cohesive materials. The form of a pattern produced by desiccation should have straight sides as compared with a pattern produced by extrusion or migration which will tend to be circular.

Active, inactive and fossil thermal contraction cracks are present under different soil conditions and on a variety of bedrocks. At the border of the Greenland ice cap near Thule ice wedges up to one meter wide are formed in gravels, shales and limestones; they are, however, very small or absent in ground moraine. The reason is not yet determined. Ice wedges in silts are reported from Alaska (TABER, 1943) and the Russian Arctic.

There are more reports on ice wedge casts, (fossil ice wedges) in coarse than in fine materials. MOSKVITIN (1960) has indicated that the absence of ice wedge casts in fine materials is due to the deformation of the fine materials after melting of the ice; and he suggested that after the melting of the ice wedge in a warm period the shape of the wedge is lost and an irregular folding is produced instead.

This would explain the general absence of ice wedge casts in fine materials.

*Some recommendations for a better soil management in the high Andes  
based on frost action*

According to our studies *Deyeuxias* are killed by frost action in fine soils if moisture saturation is provided. Since these studies could bring an increase in forrage production in high mountains areas, it is to be recommended that a survey be made in order to determine the effects of frost action on other usefull gramineae and other plants of the Andes. This study must be undertaken by geologists, botanists and ecologists as well.

A critical period for such a survey would be the beginning of the winter and the spring; but the study should be carried out in a whole complete year in order to analyze the various factors operating. It seems advisable that a high altitude station or several stations be created for such studies.

At the same time a study should be made defining the causes of the circular growth of other plants.

## BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

- ALIMEN, H.: Polygones de cailloux sur les soils désertiques. In: Actions éoliennes, phénomènes d'évaporation et d'hydrologie superficielle dans les régions arides. Centre National de la Recherche Scientifique. Paris 1951, pp. 211—217.
- BESKOW, G.: Tjällbildningen och Tjällyftningen (soil freezing and frost heaving). Statens Väginstitut Stockholm Med. 48, 1935, 218 pags.
- CASAGRANDE, A.: Discussions on Frost Heaving, Highway Research Proc. 11. 1931, pp. 165—167.
- CORTE, A. E.: Contribución a la Morfología Periglacial de la Alta Cordillera con Especial Mención del Aspecto Criopedológico. An. del DIC Universidad Nac. de Cuyo, Mendoza (I) Cuad II. 1953, 54 p.
- CORTE, A. E.: Contribución a la Morfología Periglacial Especialmente Criopedológica de la República Argentina. Soc. Geog. Fenniae, Acta Geographica 14, Helsinki-Helsingfors 1955, pp. 83—102.
- CORTE, A. E.: El Congelamiento del Suelo y la Distribución Circular de Deyeuxia Chryso-stachya Dentro de la Zona de Procesos Criopedológicos en la Alta Cordillera de Mendoza, Argentina. Rev. Arg. de Agron. 22, 3. 1955, pp. 121—133.
- CORTE, A. E.: Experimental Formation of Sorted Patterns in Gravel Overlying a Melting Ice Surface. Biul Peryglacjalny, 8. 1960, pp. 72—75.
- CORTE, A. E.: Frost Behavior of Soils I, Vertical Sorting. Highway Res. Board Bull. 317. 1962, pp. 9—34.
- CORTE, A. E.: Frost Behavior of Soils II, Horizontal Sorting. Highway Research Board Bull. 331. 1962, pp. 46—66.
- CORTE, A. E.: Vertical Migration of Particles in Front of a Moving Freezing Plane. Am. Geog. Union, 67, 3. 1962, pp. 1085—1090.
- CORTE, A. E.: Relationship Between Four Ground Patterns; Structure of the Active Layer, and Type and Distribution of Ice in the Permafrost. Biuletyn Peryglacjalny, 12. 1963, pp. 7—90.
- CORTE, A. E. and HIGASHI, A.: Experimental Research on Desiccation Cracks in Soil. U.S. Army Material Command; CRREL Research Rep., 66. 1964, 72 p.
- CORTE, A. E.: Soil Mound Formation by Multicyclic Freeze-Thaw. Unpublished Manuscript, 6 p. Presented at the International Conference on Physics of Snow, ice and frozen Ground; Hokkaido, University Sapporo, 1966.
- CZAJKA, W.: Recente und Pleistocene Verbreitung und Typen des periglacialen Denudationszyklus in Argentinien. Soc. Geographica Fenniae, Acta Geogr. 14. 1955, pp. 121—140.
- GÜSSFELDT, P.: Reise in den Anden von Chile und Argentinien. Berlin 1888, 314 p.
- HOPKINS, D. M. and SIGAFOOS, R. S.: Frost Action and Vegetation Patterns on Seward Peninsula Alaska, Geol. Survey Bull. 974-C. 1950, pp. 51—101.
- HOPKINS, D. M. and SIGAFOOS, R. S.: Discussion; Role of Frost Thrusting in the Formation of Tussocks. Am. Journal of Science 252. 1954, pp. 55—59.
- KACHURIN, S. P.: Cryogenic Physico-Geological Phenomena in Permafrost Regions. Chapter XI of the Principles of Geocriology Transbation of the Nat. Res. Council Canada, 1964, p. 91.
- KERSTEN, S. M.: Thermal Properties of Soils. Bull. Univ. of Minn. Inst. of Tech. Eng. Exp. Station Bull., 28 (52), 1, 1949, 225 p.
- KÜHN, F.: Estudios Geográficos en las Altas Cordilleras de San Juan. Dción. de Minas Geol. e Hidrol. Bol. 8 Geol. 1941, 44 p.
- MACKAY, R. J.: Fissures and Mud Circles on Cornwallis Island N. W. T. The Canadian Geog. 3, 1953, pp. 31—37.
- MENSCHING, H.: Solifluction in the High Atlas of Morocco; Photographie und Forschung 5, 6, 1953, pp. 182—192.
- MOSKOVITIN, A. I.: Climatic data which determine the lower limit of Pleistocene (in Russian). Isbestia Akademia Nauk, Serie Geologyca, 2, 1960, pp. 39—55.
- RUIZ LEAL, A.: El Desarrollo de Estructuras Subcirculares de Algunas Plantas. Rev. Agron. del Noroeste Argentino, 3, 1—2, 1959, pp. 83—138.
- SCHMERTMANN, J. H. and TAYLOR R. S.: Quantitative Data, from a Patterned Ground site over Permafrost. U.S. Army Material Command CRREL, Res. Rep. 96, 1965, 76 p.

- SHUMSKII, P. A.: Investigations of Fossil Ice in Central Yakutia. Issled vechn. merzl. v Yakutsk resp. n° 3. 1952.
- SIGAFOOS, R. S., and HOPKINS, D. M.: Frost Heaved Tussocks in Massachusetts. Am. Journal of Science, 249, 1951, pp. 312—317.
- TABER, S.: The mechanics of frost heaving. J. of Geol. 34, 1930, 4, p. 303—317.
- TABER, S.: Perennially Frozen Ground in Alaska; its origin and History. Bull. Geol. Soc. of Am., 54, 1943, pp. 1433—1548.
- TABER, S.: Geology soils mechanics and botany. Science, 115, n° 3000, 1952, pp. 713—714.
- TROLL, C.: Strukturboden, Solifluktion und Frostklimate der Erde. Geol. Rdsch. 34, 7—8, 1944, pp. 545—694.
- TSYTOVICH, N. A. et al.: Physical Phenomena and processes in Freezing, Frozen and Thawing soils. Chapter V of the Principles of Geocryology. Translation Nat. Res. Council of Canada, T. T. 1164, 1964, 109 p.
- TYUTYONOV, A. I.: Migration of Water in Peat-gley soil during the freezing and frozen states where permafrost stratum is near the surface. Izdvo An SSSR. 1951.
- WASHBURN, L. A.: Classification of Patterned Ground and Review of Suggested Origins. Bull. of the Geol. Soc. Am. 67, 1956, pp. 823—866.

## RESUMEN

### Efectos del congelamiento y descongelamiento del suelo, en la selección; su influencia en las características de la superficie del suelo en los Andes tropicales y subtropicales

Luego de una revisión de la literatura de los efectos del congelamiento del suelo se llega a la conclusión de que hay que diferenciar entre efectos del congelamiento producidos por ciclos múltiples. Bajo la acción de un ciclo se notan los efectos del levantamiento de congelamiento. Bajo la acción de ciclos múltiples se observan los efectos de la selección de partículas. El descubrimiento más importante efectuado a través de experimentos de campo y de laboratorio es: La selección por congelamiento y descongelamiento se produce en los llamados suelos susceptibles al levantamiento de congelamiento como en los no susceptibles a levantarse por congelamiento. Un proceso de selección importante tiene lugar por extrusión de partículas finas a través de una capa de materiales gruesos. Se demuestra que el fenómeno de extrusión, la formación de domos y la selección por migración deben ser considerados parte de un mismo proceso, o sea migración de partículas en frente a un plano de congelamiento que se mueve.

Estudios sobre selección efectuados en el ártico y experimentos de laboratorio son comparados con procesos de selección de los Andes; los procesos analizados son: selección por extrusión (domos) y selección en grietas de desecación. Debido a que las pequeños suelos estructurados de los Andes, que miden entre 5 y 30 cm no están relacionados con extrusión, y debido que tienen formas lineales con selección, se deduce que ellos son producidos por un proceso de desecación en el cual el efecto del viento y la lluvia mueven partículas dentro de las grietas de desecación. El efecto del congelamiento y descongelamiento como un activador de este proceso debe ser estudiado.

Con respecto a los criterios para la formación de estas estructuras se indica que una estructura de desecación se presentará siempre en suelos finos y cohesivos. Estructuras de extrusión se producirán en materiales tanto susceptibles al levantamiento de congelamiento como en los no susceptibles al levantamiento de congelamiento.

El crecimiento circular de gramíneas (*Deyeuxia chrysostachya* Desv. var 2 y de *Deyeuxia* sp.) es considerado como consecuencia de la extrusión en suelos susceptibles al levantamiento de congelamiento. Se considera que los círculos de *Deyeuxias* son evidencia de este fenómeno, debido a que no hay anillos de *Deyeuxias* muertas en arenas y ripios. Se recomienda un estudio ecológico de las gramíneas que en los altos Andes crecen en forma circular; este estudio permitirá una mejor utilización de las tierras y de las pasturas.

## DISCURSO DE CLAUSURA DEL SIMPOSIO

por WILHELM LAUER

Señoras y Señores,

Hemos llegado a la conclusión del simposio sobre la geo-ecología de las Cordilleras tropicales americanas.

Lamentablemente, como se sabe, no está presente el Dr. CARL TROLL, quién ha sido el verdadero impulsor de este simposio. Estoy seguro que el Dr. TROLL hubiera tenido una íntima satisfacción, al ver que las deliberaciones han abarcado tantos aspectos que integran la ecología, pero a la vez hacen a la ciencia difícil de encausar en una época, donde cunde la especialización.

Resulta que la ecología como ciencia que estudia la naturaleza en cuanto a sus interrelaciones entre organismos vivos y el medio ambiente no es del todo eficiente, a menos que el enfoque sea multidisciplinario.

A veces, estando uno demasiado especializado en una ciencia, es difícil averiguar las interacciones entre factores climáticos, fitogeográficos, zoológicos, limnológicos, hidrográficos y geográficos.

Es entonces una ciencia en la cual distintas disciplinas deben colaborar estrechamente. Todas las disciplinas deben procurar un balance equitativo dentro de la naturaleza terrestre. Por este motivo se ha tratado de reunir en este simposio a especialistas con diferentes puntos de vista y de variadas disciplinas.

Como denominador común se consideraron las altas montañas de los trópicos americanos, por lo cual México se presta particularmente, debido a sus magníficas y variadas condiciones naturales.

Al recapitular lo expresado por los conferencistas y al tratar de captar el sentido de las discusiones se pueden apreciar varios puntos que parecen ser particularmente importantes. Un grupo de trabajos se ocupó de las comparaciones ecológicas de vastas regiones incluyendo apreciaciones intercontinentales.

Es así como el Dr. LÖFFLER ha estudiado los diferentes lagos que se encuentran en las altas montañas tropicales a través de varios enfoques ecológicos.

Dr. VARESCHI investigó y comparó los biotipos de selvas húmedas de diferentes elevaciones de Venezuela y de Borneo, llegando a conclusiones muy notables.

Dr. HASTENRATH mostró la influencia preponderante del clima destacándose el efecto de la elevación de la masa terrestre en la elevación de las fajas de vegetación.

Para el Dr. LAUER las corrientes migratorias de plantas tanto del Norte como del Sur ofrecen una buena explicación de la actual distribución de la vegetación en combinación desde luego con los factores climáticos más importantes.

Dr. VAN DER HAMMEN estudió los cambios climáticos los que pueden apreciarse a través de perfiles de pollen en los últimos milenios destacándose diversas fluctuaciones en las fajas de vegetación.

Dr. KINZL enfocó los elementos no orgánicos de las zonas de los glaciares, en relación con el medio ambiente haciendo resaltar el dinamismo de los elementos que caracterizan las altas montañas del Perú.

Los Drs. CABRERA y CUATRECASAS dieron descripciones detalladas de la vegetación árida del altiplano boliviano-argentino y de los páramos húmedos colombianos respectivamente. Recalaron la fisionomía y composición florística de estas zonas particularmente en relación con los factores del medio ambiente más críticos que actúan sobre la vida vegetal.

Dr. BUDOWSKI enfatizó la influencia humana sobre la vegetación de las altas montañas destacando los cambios de linderos de asociaciones contiguas y la transformación de paisajes por el hombre.

Para la representación cartográfica de las relaciones ecológicas de vegetación los Drs. TAMAYO y CZAJKA emplearon dos metodologías diferentes. El Ing. TAMAYO mostró un nuevo mapa de la vegetación de México mientras que Dr. CZAJKA hizo una representación mediante dos perfiles longitudinales desde Alaska hasta Tierra del Fuego.

Finalmente el Dr. TROLL integró en su discurso entrante los distintos factores que constituyen la base de la ecología de los paisajes en una apreciación global de las diferentes montañas del mundo tropical. Su trabajo constituyó un perfecto marco al enfoque interdisciplinario que manifestó el objetivo primordial de este simposio.

Señoras y Señores,

al finalizar este simposio cumpla con la honrosa tarea de agradecer a la UNESCO el haber iniciado este simposio y la gentileza de haber prestado una generosa ayuda para financiar el costo de viaje de los participantes. Felicito tanto a los ponentes de trabajo como a las destacadas personalidades que contribuyeron en las discusiones. Al mismo tiempo agradezco mucho a los señores Presidentes de las distintas sesiones y a los Secretarios su valiosa labor. Asimismo doy las gracias al público en general que contribuyó con su interés a realizar esta reunión.

Igualmente debe mencionarse la destacada labor de los señores Geóg. BASSOLS BATALLA y Dr. VIVO ESCOTO del comité organizador que permitió que esta reunión se efectuara con todo éxito.

Finalmente merecen nuestro agradecimiento especial las autoridades mexicanas que con su eficiencia y generosa hospitalidad contribuyeron a que el simposio se celebrara en un ambiente tan distinguido y agradable.

## LIST OF AUTHORS

- GERARDO BUDOWSKI, Inter-American Institute for Agricultural Sciences, Turrialba, Costa Rica. At present: Department of the Advancement of Science, Unesco, Paris, France
- ANGEL L. CABRERA, Departamento de Botánica, Universidad de La Plata, Argentina
- ARTURO E. CORTE, Departamento de Geología, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina
- JOSE CUATRECASAS, Smithsonian Institution, United States National Museum, Washington, D. C., USA
- WILLI CZAJKA, Geographisches Institut der Universität Göttingen, Deutschland
- ERNESTO GUHL, Departamento de Geografía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- THOMAS VAN DER HAMMEN, Hugo de Vries-Laboratorium, Afdeling Palynologie, Universiteit van Amsterdam, Nederland
- STEFAN HASTENRATH, Department of Meteorology, University of Wisconsin, Madison, USA
- HANS KINZL, Geographisches Institut der Universität Innsbruck, Österreich
- WILHELM LAUER, Geographisches Institut der Universität Bonn, Deutschland
- HEINZ LÖFFLER, II. Zoologisches Institut der Universität Wien, Österreich
- CARL TROLL, Geographisches Institut der Universität Bonn, Deutschland

# ESCALONES VEGETALES EN EL LADO ORIENTAL Y OCCIDENTAL DE LAS CORDILLERAS DE AMBAS AMERICAS



## I. Zona boreal hasta Lat. N. 45°

1. Formación alpina
2. Tundra boscosa
3. Bosque de coníferas subalpino
4. Bosque seco de coníferas
5. Bosque boreal de coníferas con elementos caducifolios
6. Estepa boscosa de "aspen"
7. Estepa seca de gramíneas de los Great Plains
8. Estepa de gramíneas bajas de las Praderas

## II. Zona subtropical periódicamente seca Lat. N. 45° hasta 35°

1. Formación alpina
3. Bosque de coníferas subalpino
4. Bosque seco de coníferas montano
7. Estepa seca de gramíneas de los Great Plains
8. Estepa de gramíneas bajas de las Praderas

## III. Zona seca del Norte Lat. N. 35° hasta 19°

1. Formación alpina
3. Bosque de coníferas subalpino
4. Bosque seco de coníferas montano
9. Estepa subtropical de espinar y plantas suculentas
10. Sabana subtropical de espinar
11. Sabana seca tropical

## IV. Zona tropical húmeda Lat. N. 19° hasta Lat. S. 20°

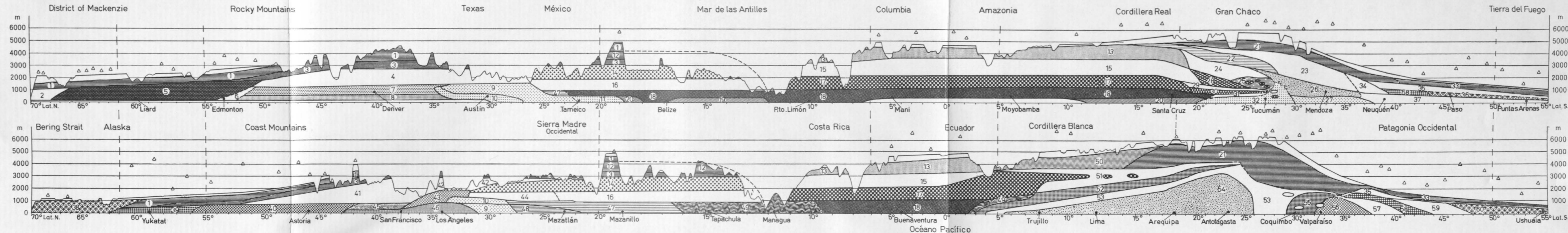
12. Herbazal tropical microtérnico montano con abetos y pinos
13. Herbazal tropical microtérnico montano (Páramo)
14. Bosque mixto tropical periódicamente seco con coníferas y robles
15. Bosque montano nebuloso
16. Bosque mixto tropical periódicamente seco con robles y coníferas
17. Bosque tropical montano siemprevivo
18. Bosque tropical húmedo siemprevivo
19. Sabana de pinos de la tierra baja tropical
20. Sabana húmeda tropical

## V. Zona seca y periódicamente seca subtropical del Sud Lat. S. 20° hasta 36°

21. Formación de las altas montañas
22. Pastos montanos
23. Estepa montana
24. Pajonal
25. Pradera seca
26. Monte serrano
27. Estepa subtropical de espinar y plantas suculentas (monte)
28. Bosque subtropical de aliso
29. Bosque subtropical de mirtáceas
30. Bosque subtropical de laurel
31. Bosque subtropical transitorio de pacará
32. Sabana subtropical de espinar

## VI. Bosques templados y regiones secas del Sud Lat. S. 36° hasta 55°

33. Formación de las altas montañas patagónicas con plantas almohadilladas y arbustos
34. Estepa montana con pocos Nothofagus
35. Bosque subantártico caducifolio con Nothofagus pumilio y antártica y Araucaria
36. Bosque subantártico caducifolio con Nothofagus antártica
37. Estepa patagónica de gramíneas y arbustos



## I. Zona boreal hasta Lat. N. 42°

1. Formación alpina
3. Bosque subalpino de coníferas
38. Tundra pobre en árboles
39. Bosque costanero boreal de coníferas con Tsuga heterophylla y Picea sitchensis
40. Bosque costanero pacífico húmedo de coníferas
41. Bosque montano pacífico húmedo de coníferas

## II. Zona subtropical periódicamente seca Lat. N. 42° hasta 31°

1. Formación alpina
3. Bosque subalpino de coníferas
9. Estepa subtropical de espinar y plantas suculentas
10. Sabana subtropical de espinar
14. Bosque mixto tropical montano periódicamente seco con coníferas y robles
41. Bosque montano pacífico húmedo de coníferas
42. Bosque montano pacífico seco de coníferas
43. Vegetación subtropical de fronda dura
44. Bosque subtropical de robles
45. Bosque de "redwood"
46. Estepa semiarbustiva subtropical de Artemisia

## III. Zona seca del Norte Lat. N. 31° hasta 16°

1. Formación alpina
3. Bosque subalpino de coníferas
9. Estepa subtropical de espinar y plantas suculentas
10. Sabana subtropical de espinar
12. Herbazal microtérnico tropical montano con abetos, pinos y elementos caducifolios
14. Bosque mixto tropical montano periódicamente seco con abetos y coníferas
16. Bosque mixto tropical montano periódicamente seco con robles y coníferas
42. Bosque seco pacífico montano de coníferas
47. Sabana tropical y subtropical y bosque caducifolio
48. Bosque seco con plantas suculentas

## IV. Zona tropical húmeda Lat. N. 16° hasta Lat. S. 6°

13. Herbazal microtérnico tropical montano (Páramo)
15. Bosque tropical montano y nebuloso
17. Bosque tropical siemprevivo montano
18. Bosque tropical húmedo siemprevivo
49. Bosque tropical húmedo o seco caducifolio

## V. Zona seca del Sur Lat. S. 6° hasta 29°

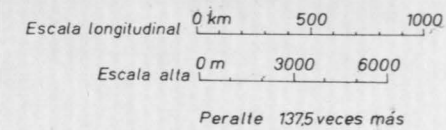
21. Formación de las altas montañas
50. Formación "Puna húmeda"
51. Formación arbustiva mesofita
52. Formación suculenta
53. Formación arbustiva espinosa y enana
54. Desierto y semi-desierto peruano con la vegetación "loma"

## VI. Zona periódicamente seca del Sur Lat. S. 29° hasta 40°

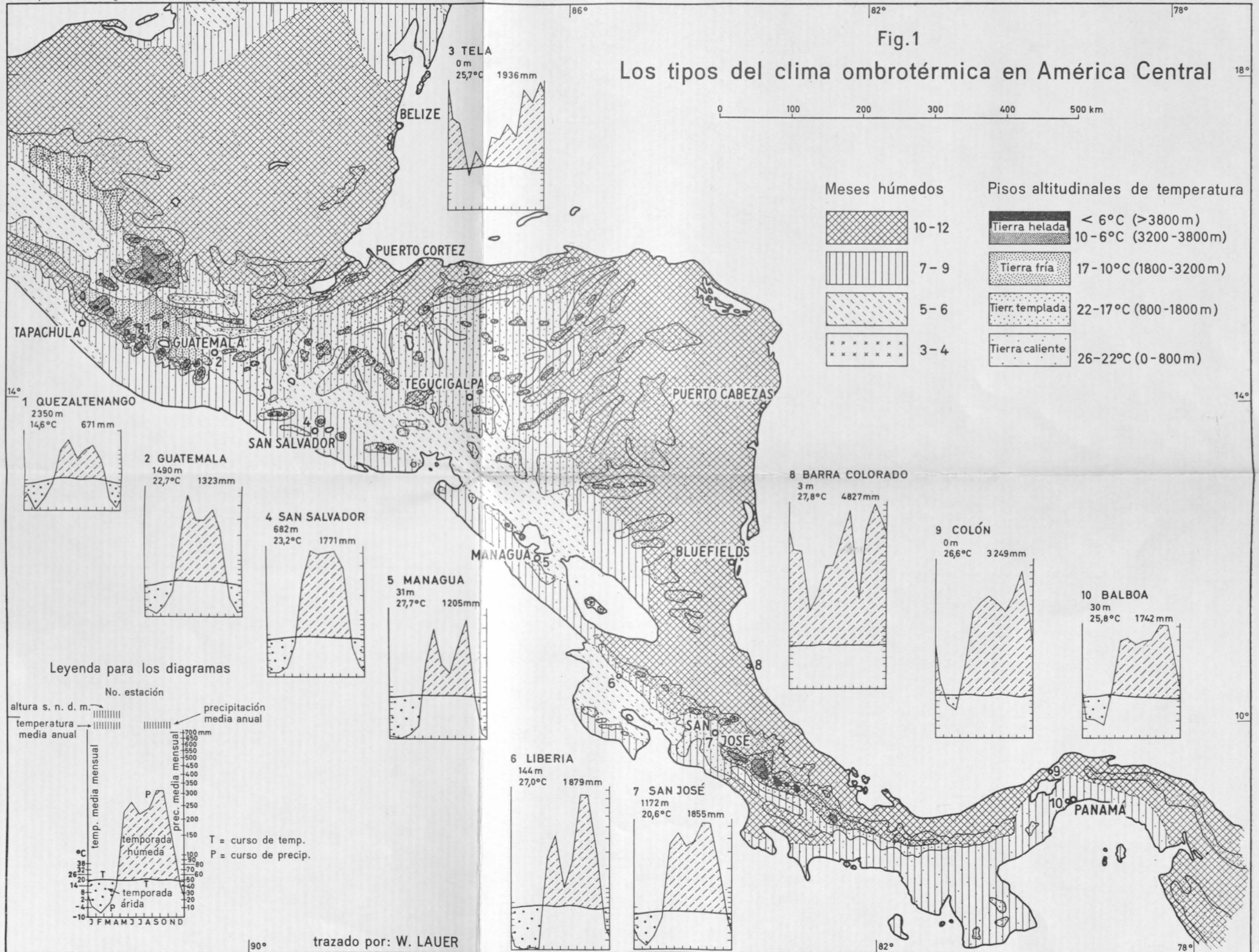
21. Formación de las altas montañas
53. Formación arbustiva espinosa y enana
55. Formación arbustiva espinosa y suculenta
56. Vegetación subtropical chilena de fronda dura
57. Bosque de fronda verde de verano

## VII. Bosques templados y regiones secas del Sur Lat. S. 40° hasta 55°

33. Formación de las altas montañas patagónicas con plantas almohadilladas y arbustos
35. Bosque subantártico caducifolio con Nothofagus pumilio y antártica y Araucaria
58. Bosque valdiviana
59. Bosque de Patagonia septentrional
60. Bosque subantártico siemprevivo

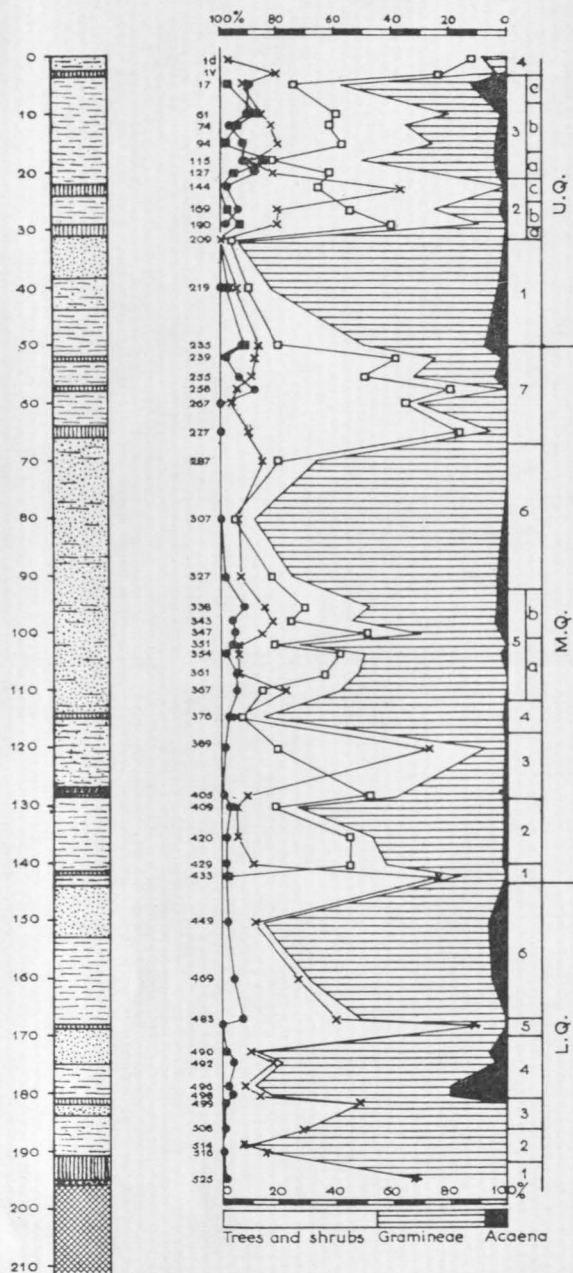


# Los tipos del clima ombrotérmica en América Central



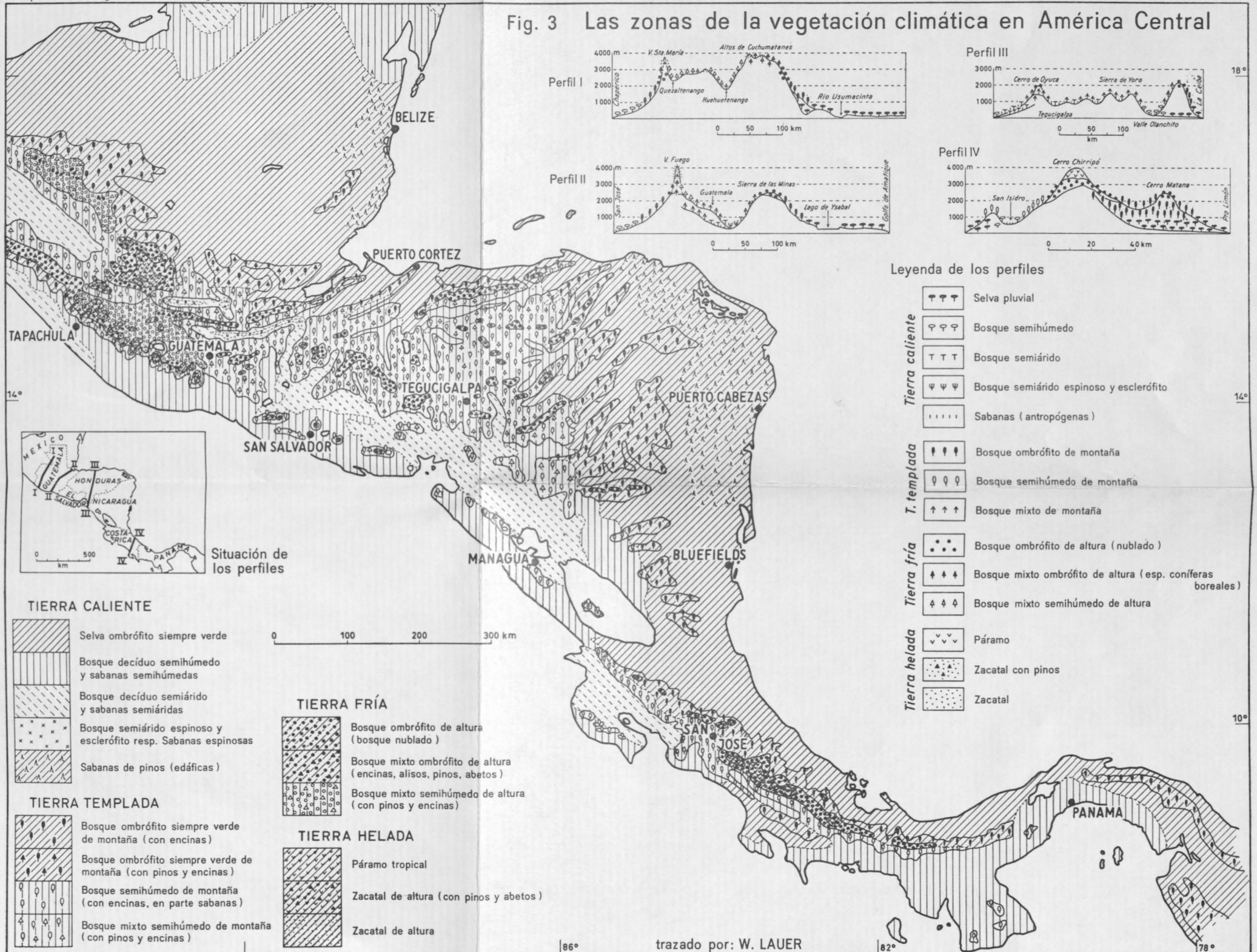


SABANA DE BOGOTA (Ciudad Universitaria)  
SECCIONES X - Y



Myrica  
Hedysmum  
Styloceras  
Podocarpus  
Plantago  
Geranium  
Polygonum  
Caryophyllaceae  
Compositae tub  
Cyperaceae  
Hymenophyllum  
Isoetes  
Gramineae  
Botryococcum  
Ilex  
Acaena  
Eugenia t.  
Miconia  
"Myriophyllum t."  
Lycopodium fav.  
Jamesonia  
Weinmannia  
Lycopodium ret.  
Ericaceae  
Valeriana  
Aragoa  
Tril. t. K  
Umbelliferae (largo)  
Symplacos  
Tril. t. H ?  
Alnus  
Daphnopsis  
Panopsis t.  
Thalictrum t.  
Gunnera  
Dacrydium t.  
Pilea t. Urtic.  
Hydrocotyle t  
Jussiaea  
Puya t.  
Polygalaceae t.  
"Rubus - t."  
Rapanea  
Juglans  
cf. Cedrela  
Monocotyled. C. psil.  
Othrosanthus t.  
Borreria  
Galadendron  
Quercus  
"Valeriana" stenophylla  
Malvaceae (Pstp. 35/4)  
Gentiana  
Pedastrum  
Malvaceae t.  
Drimys  
Stephanoporites f.D  
Ranunculus t.

Fig. 3 Las zonas de la vegetación climática en América Central



**TIERRA CALIENTE**

- Selva ombrófito siempre verde
- Bosque decídúo semihúmedo y sabanas semihúmedas
- Bosque decídúo semiárido y sabanas semiáridas
- Bosque semiárido espinoso y esclerófito resp. Sabanas espinosas
- Sabanas de pinos (edáficas)

**TIERRA TEMPLADA**

- Bosque ombrófito siempre verde de montaña ( con encinas )
- Bosque ombrófito siempre verde de montaña ( con pinos y encinas )
- Bosque semihúmedo de montaña ( con encinas, en parte sabanas )
- Bosque mixto semihúmedo de montaña ( con pinos y encinas )

**TIERRA FRÍA**

- Bosque ombrófito de altura ( bosque nublado )
- Bosque mixto ombrófito de altura ( encinas, alisos, pinos, abetos )
- Bosque mixto semihúmedo de altura ( con pinos y encinas )

**TIERRA HELADA**

- Páramo tropical
- Zacatal de altura ( con pinos y abetos )
- Zacatal de altura

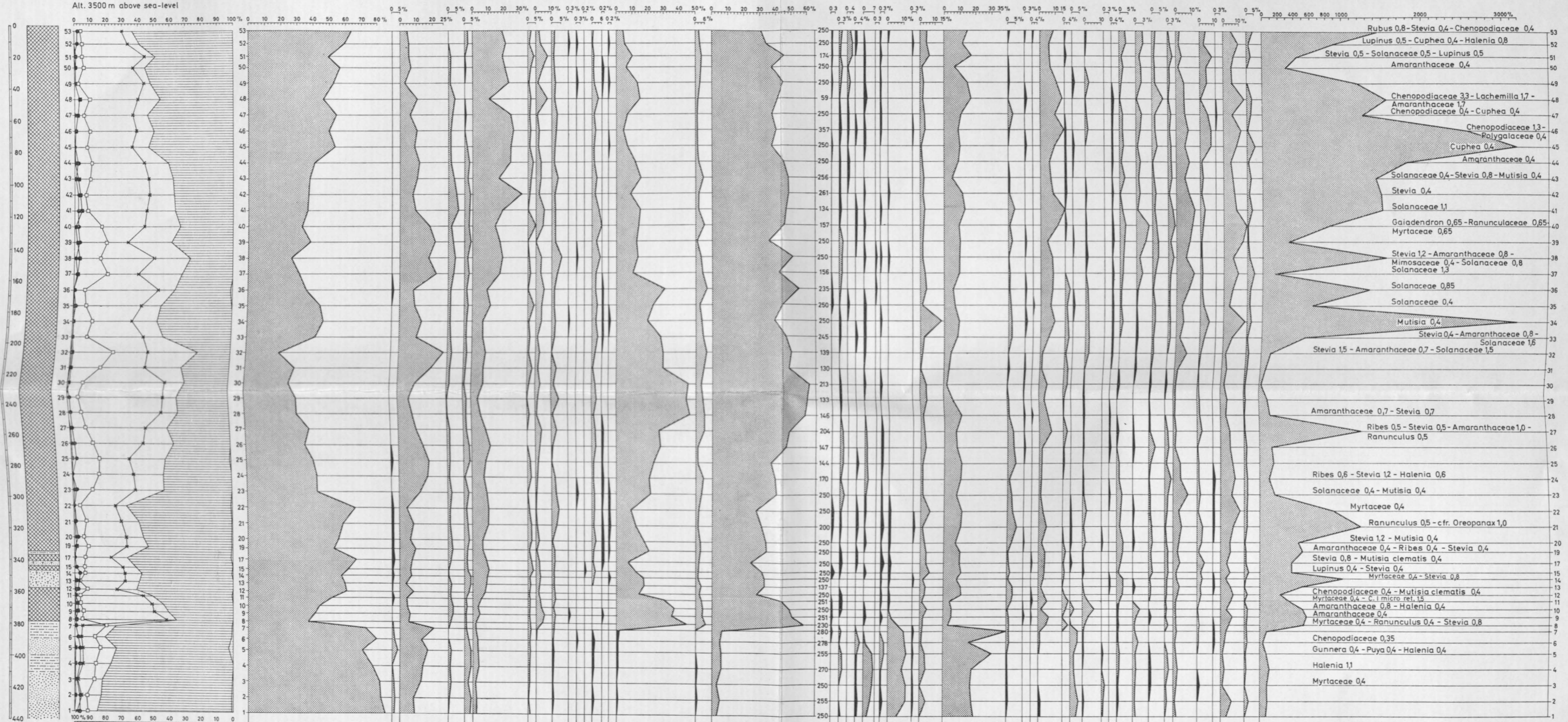
**Leyenda de los perfiles**

- Selva pluvial
- Bosque semihúmedo
- Bosque semiárido
- Bosque semiárido espinoso y esclerófito
- Sabanas ( antropógenas )
- Bosque ombrófito de montaña
- Bosque semihúmedo de montaña
- Bosque mixto de montaña
- Bosque ombrófito de altura ( nublado )
- Bosque mixto ombrófito de altura ( esp. coníferas boreales )
- Bosque mixto semihúmedo de altura
- Páramo
- Zacatal con pinos
- Zacatal

trazado por: W. LAUER

PARAMO DE PALACIO (Cordillera Oriental, Colombia, South America)  
LAGUNA DE LA AMERICA

Suppl. VI Coll. Geogr. Bd. 9, van der Hammen (Fig. 4)



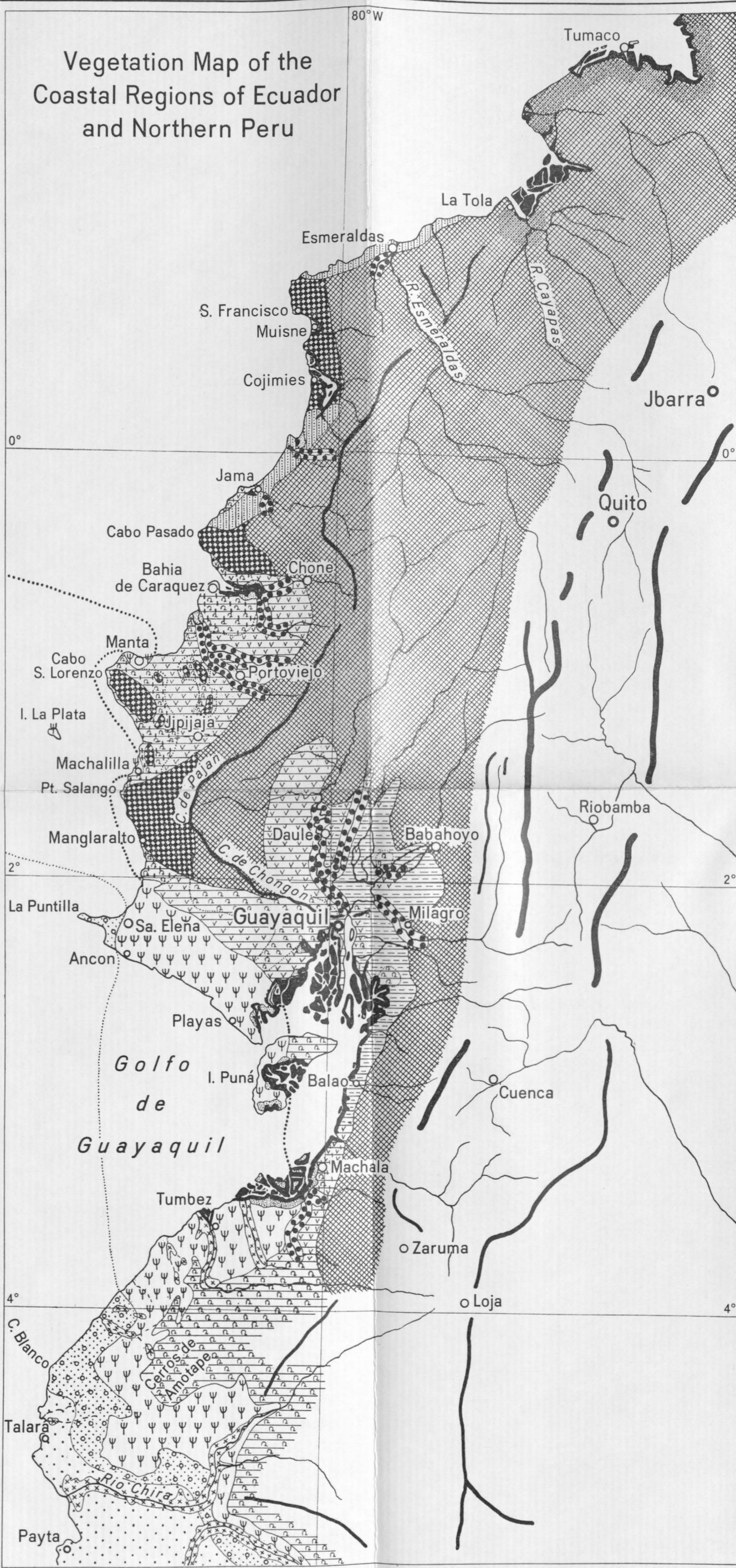
Algae - detritus gyttja  
Sand  
Sandy clay  
Vulcanic ash

Podocarpus  
Quercus  
Ainus  
Sum of other forest elements

Trees and shrubs  
Gramineae  
Acaena

Anal.: Thomas van der Hammen  
Enrique Gonzalez G.  
Comp.: Irma Cortés C.

# Vegetation Map of the Coastal Regions of Ecuador and Northern Peru



## I. Xerophytic Areas

- 1. Desert with sporadic plants or scattered evergreen ground water shrubs.
- 2. Desert with sporadic plants or scattered evergreen ground water shrubs, but during the short rainy season with ephemeral forb formations. Cactaceae rare or absent.
- 3. Limit of the desert zone.
- 4. Thorn and succulent savannas. Open xerophytic formations. Torch cacti, shrubs and small trees, mostly spiny and deciduous, partly evergreen (Capparidaceae, Jacquinia) in low, open stand of grass.
- 5. Ground water woodlands of Algarrobo (*Prosopis juliflora*) mostly cleared for cultivation.
- 6. Limit of the xerophytic zone.

## II. Mesophytic (trophytic) Savanna Lands

- 7. Grass savannas with scattered arborescent plants ("Sabana") predominantly on flat, clayey alluvial soils.
- 8. Drought-deciduous savanna forests and woodlands (Savanna forests) with waterstoring and hardwood trees. (Bombacaceae, Anacardiaceae, Bignoniaceae, Cochlospermum etc.)
- 9. Flooded savannas like 7. but abundantly interspersed with swamp and aquatic formations ("Tembladeras").
- 10. Deciduous savanna forests with frequent mists (garuas) during the dry season. Like 7. but with plenty epiphytes (lichens, Tillandsias, Peperomias, Orchis, Araceas etc.).
- 11. Evergreen riverine and ground water forests in the savanna belt, mostly replaced by cultivated land.

## III. Hygrophytic Forests

- 12. Ombrophilous evergreen forests, with palm trees, *Cecropia*, *Ficus*, Bamboos, *Ochroma* (Palo de balsa), *Gynnerium*. No or not simultaneous fall of the foliage.
- 13. Evergreen forests like 12., but produced by the combination of zenithal rains in summer and heavy mists (garua) in winter.
- 14. Ombrophilous swamp forests (Cañaverales, Bambudales, Palmichales, Guandales).
- 15. Transitional semideciduous forests with foliage reduction during 2-3 months, without hygrophytes like *Ochroma*, *Carludovia*, *Phytelephas*, *Cecropia*, but *Ficus*, palm trees and some mesophytic elements (Bombacaceae, *Cochlospermum*, *Cereus pithaya*).

## IV. Halophytic Formations

- 16. Mangrove forests, predominantly *Rhizophora* in the drier southern coasts, floristically richer towards the wet northern coastal regions.
- 17. "Salitrales". Bare saline clayey soils, periodically dried up, at the margins with succulent halophytic herbs (*Salsola*) and mangrove shrubs of *Avicennia*. Mostly at the landside of the mangrove belt at spring tide level.



Author: C. Troll