



Chloris Chilensis

Revista chilena de flora y de vegetación

Año 25. Nº 1

VEGETACIÓN Y ECOLOGÍA DE LOS BOFEDALES TROPICALES ALTOANDINOS EN EL NORTE DE CHILE

Barbara Ruthsatz

Univ. Prof. Universitat trier, FB VI/Geobotanik, D-54296 Trier

RESUMEN

Se describen la vegetación y las condiciones ecológicas de los humedales altoandinos del norte de Chile, entre los 18 y 22° de latitud sur. La vegetación está dominada por las plantas en cojín como, *Distichia muscoides*, *D. filamentosa*, *Oxychloe andina* y especies de *Scirpus*. *Distichia muscoides* en particular, pero también la mayor parte de la flora herbácea acompañante, tiene rangos de distribución tropical-andinos que alcanzan su límite suroccidental en el norte de Chile.

De la comparación con los registros de vegetación de Perú, Bolivia y el norte de Argentina, se deduce claramente que las comunidades de plantas de cojín predominantes en los bofedales altoandinos del norte de Chile se ubican en la clase Plantagini rigidae - Distichietea muscoidis Rivas Martínez et Tovar. Se propone asignar *Oxychloion andinae* a una alianza propia, *Oxychloion andinae* all. nov., porque llega muy al sur en los Andes chilenos y argentinos y tiene allí una flora acompañante diferente.

A diferencia de *Oxychloe andina*, *Distichia muscoides* está vinculada a lugares de humedales percoladas por aguas de manantial pobres en minerales, que no tienden a salinizarse ni siquiera en períodos de escasas precipitaciones. *Oxychloe andina* tiene una amplitud ecológica mucho mayor en este sentido.

La influencia del pastoreo de animales silvestres y domésticos en la vegetación de los humedales andinos es muy grande y, en relación con las especies de gramíneas y *Juncus* más ramoneadas, dicha influencia promueve la propagación de las plantas en cojín. Las observaciones sobre la ecología de distribución vegetativa y generativa de las plantas de los humedales, así como una comparación suprarregional de las floras de los humedales

Altoandinos, confirman la conclusión de que no existen barreras de distribución significativas para las plantas de estos sitios y que su presencia actual refleja sus exigencias y límites ecológicos.

INTRODUCCIÓN

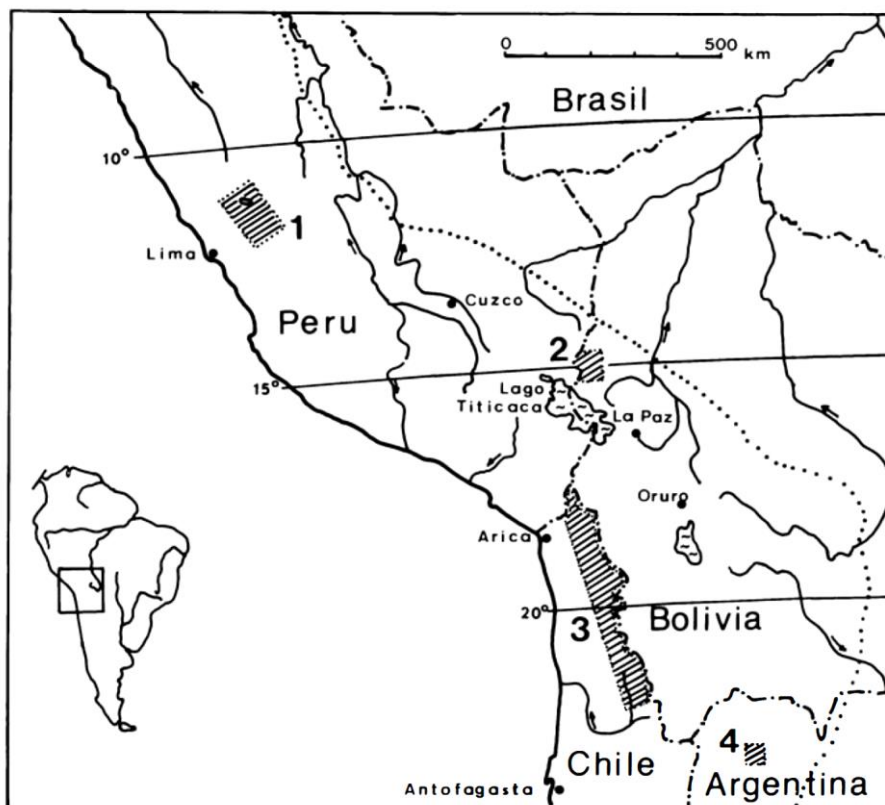
El altiplano del extremo norte de Chile en las provincias de Arica, Iquique, y Antofagasta (I y II regiones), se ubica a lo largo de la frontera con Bolivia y es alcanzado por frentes de lluvia del este que traen precipitaciones durante el verano. Esta influencia decrece rápidamente hacia el sur y se expresa solo ocasionalmente en la Región de Antofagasta.

Las laderas de la cordillera y el altiplano tienen una vegetación formada por arbustos enanos y estepas de gramíneas duras y punzantes (pajas bravas), la que se reduce gradualmente hacia el sur. Una cubierta vegetal continua y cerrada solo se forma en las laderas aguas abajo de las vertientes, sobre los suelos con napas subterráneas superficiales y en los bordes saturados de las depresiones con vertientes sin drenaje; cuando el suministro de humedad es suficientemente productivo y continuo se forman "bofedales" (Fotografías 1 a 4). Su flora es más parecida a la de los "bofedales" del altiplano peruano-boliviano que a la de la zona lluviosa invernal del "Norte Chico" de Chile, que comprende partes las Regiones de Atacama y Coquimbo. Estos bofedales se forman con cojines gigantes de las juncáceas *Distichia muscoides* y *Oxychlöe andina*, además de ciperáceas de los géneros *Trichophorum* (*Scirpus*) y *Phylloscirpus* que forman céspedes. A medida que disminuye el crecimiento de estas plantas en cojín, aumenta la riqueza de especies de la flora acompañante típica del bofedal.

Los bofedales y sus bordes húmedos constituyen la base de vida para muchos mamíferos silvestres, aves y otros grupos de animales del altiplano (Fotografías 5 a 7). Esto se aplica en particular a los humanos y sus animales domésticos: llama, alpaca, oveja, caballo y burro. Desde hace tiempo, en muchas partes, estos bofedales se han agrandado artificialmente con medidas de riego. Además del sobrepastoreo persistente, están cada vez más amenazados por la extracción de agua en las zonas de las vertientes para fines industriales y habitacionales.

En el marco de un estudio comparativo de los bofedales cordilleranos en los Andes de Chile desde Arica hasta Osorno (Ruthsatz 1993), se describe la vegetación más cercana a bofedales de tipo cojín del altiplano central y los factores ecológicos importantes que los caracterizan. Una comparación de las vegetaciones de los bofedales que se describieron para Perú (Gutte 1980, Rivas Martínez & Tovar 1982), Bolivia (Seibert & Menhofer 1992, Ostria 1987 a y b) y para el noroeste de Argentina (Cabrera 1957, Ruthsatz 1977, Werner 1974) permite demostrar las similitudes y diferencias entre ellos (Figura 1). Con el estudio de la literatura correspondiente, se debería señalar el área de las especies típicas de estos humedales a lo largo de los Andes desde Venezuela hasta Tierra del Fuego.

Figura 1. Ubicación de los bofedales estudiados en los Andes centrales. 1: área de Junin/Perú (Gutte 1980; Rivas Martínez & Tovar 1982). 2. Noreste de Bolivia (Seibert & Menhoffer 1992, Ostria 1987). 3. Norte de Chile (Ruthsatz-esta publicación). 4. Noroeste de Argentina (Ruthsatz 1977).



Fotografía 1. Bofedal altoandino en un antiguo glaciar en la base de un cerro en el área de Parinacota (Chile), 4700-4750 m s.m. *Distichia filamentosa* y *D. muscoides* crecen en la vertiente. *Festuca ortophylla*, en el margen de la ladera de exposición sur, *Parastrephia quadrangularis* (arbusto achaparrado), *Azorella compacta* (cojines redondeados y de color oscuro), *Pycnophyllum molle* (cojines más claros) y otras especies crecen en la ladera pedregosa.



ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación geográfica de los bofedales estudiados

Los bofedales formados por plantas tipo cojín son según la definición común, formaciones de vegetación tipo azonal del altiplano. El límite inferior de su distribución coincide con la transición de la puna con los típicos tolare. En su límite superior, las especies de tipo cojín de los bofedales llegan hasta la zona subnival inferior, donde la vegetación tipo césped con gramínoideas de a poco desaparece (Cabrera 1957, Ruthsatz 1977, 1983, Seibert & Menhofer 1992).

Fotografía 2. Bofedal en la pendiente del glaciar (el de la Foto 1), el bofedal se extiende por unos 100 m. Domina *Distichia muscoides* en la parte más alta, más adelante crece *Oxychloe andina*. Entre las gramíneas en mechón, muy pastoreadas, la más frecuente es *Festuca rigescens*, algunas plantas de *Deyeuxia chrysantha* crecen entre los cojines.



La categoría de vegetación altoandina ocupa grandes áreas de Bolivia y del sur y centro del Perú, en el noroeste de Argentina ocupa solamente las montañas que se extienden del norte al sur y a los conos volcánicos y en el norte de Chile solo alcanza algunos pocos kilómetros a lo largo del límite con Bolivia. La mayoría de los humedales allí estudiados están entre 4000 y 4600 m s.m., los más altos se encuentran en 4700 m de altitud y los más bajos en los 3700 m s.m. (Fotografías 1 y 2). Por encima de eso, es probable que el crecimiento de las plantas de cojín se vea obstaculizado o dañado mecánicamente debido a la falta de temperatura y a la congelación. El límite inferior se debe probablemente a la competencia con pastos de humedal que tienen un crecimiento más vigoroso en los valles más húmedos.

Muchos de los manantiales, riachuelos y ríos que se encuentran más abajo en las laderas muy áridas del lado este de los Andes hacia el desierto de Atacama se secan regularmente en el periodo sin precipitaciones durante los meses de invierno, o solamente llevan agua muy saladas. Esta agua daña a las plantas típicas (plantas tipo cojín) del altiplano central.

Fotografía 3. Bofedal en un valle al oeste de la localidad de Colchane (punto 49) pastoreado por ganado doméstico (llamas, alpacas, ovejas), el bofedal ha sido ampliado mediante la construcción de canales de irrigación. Las laderas son áridas y en ellas crecen árboles aislados de *Polylepsis tomentella* y arbustos como *Parastrephia lepidophylla*, *Baccharis incarum*, *Adesmia* spp., entre otros.

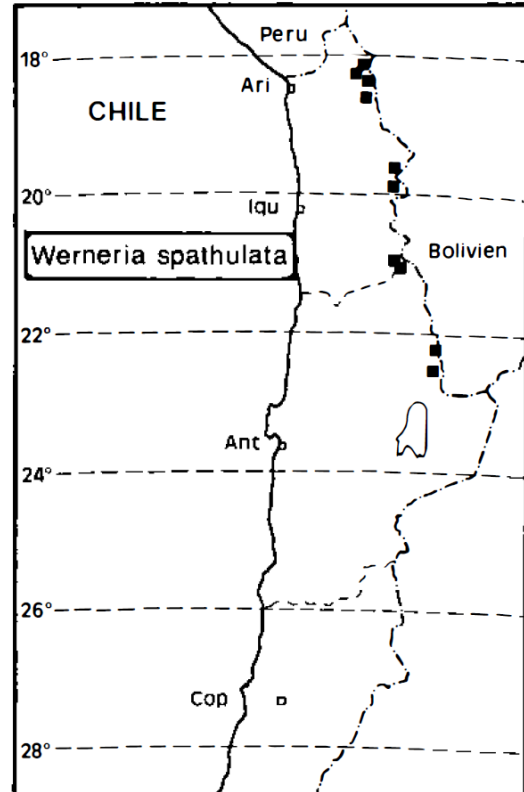
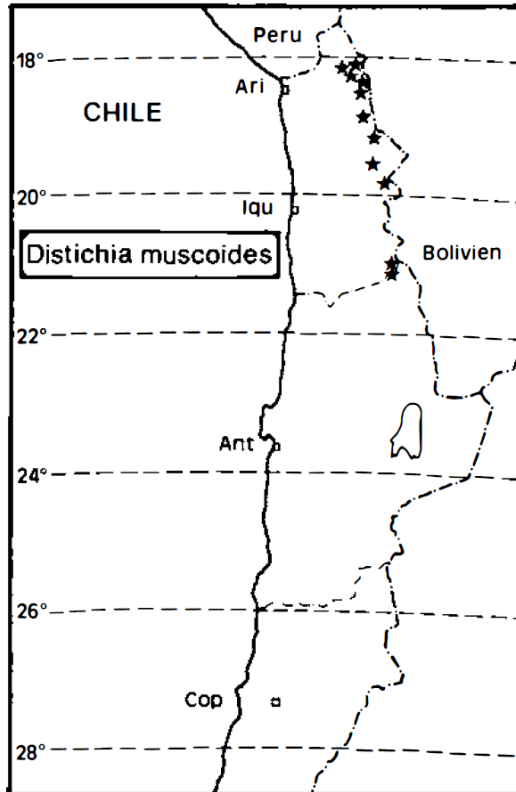


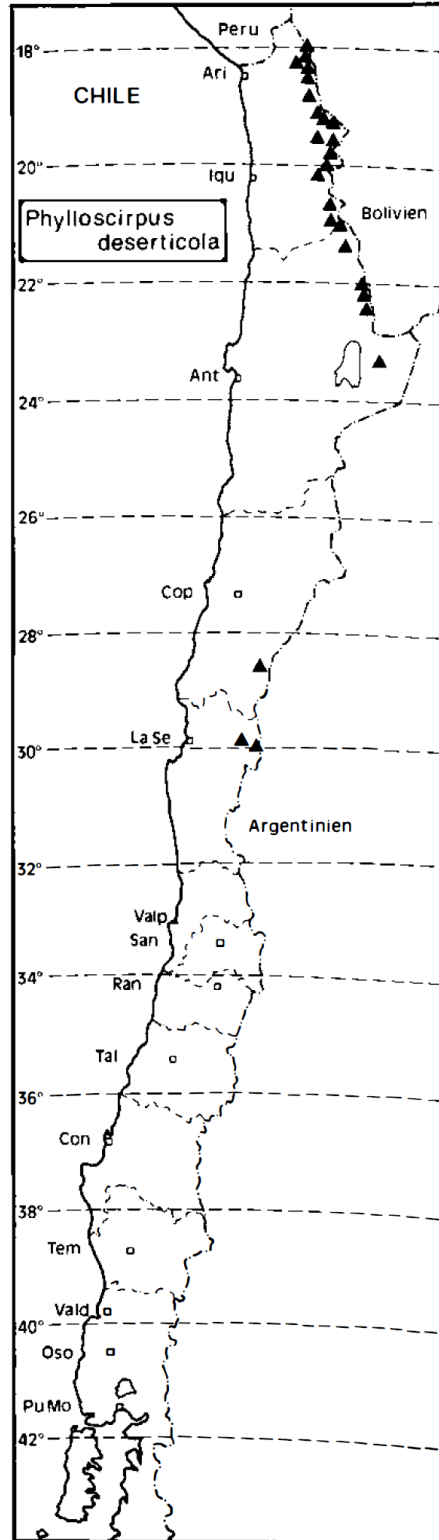
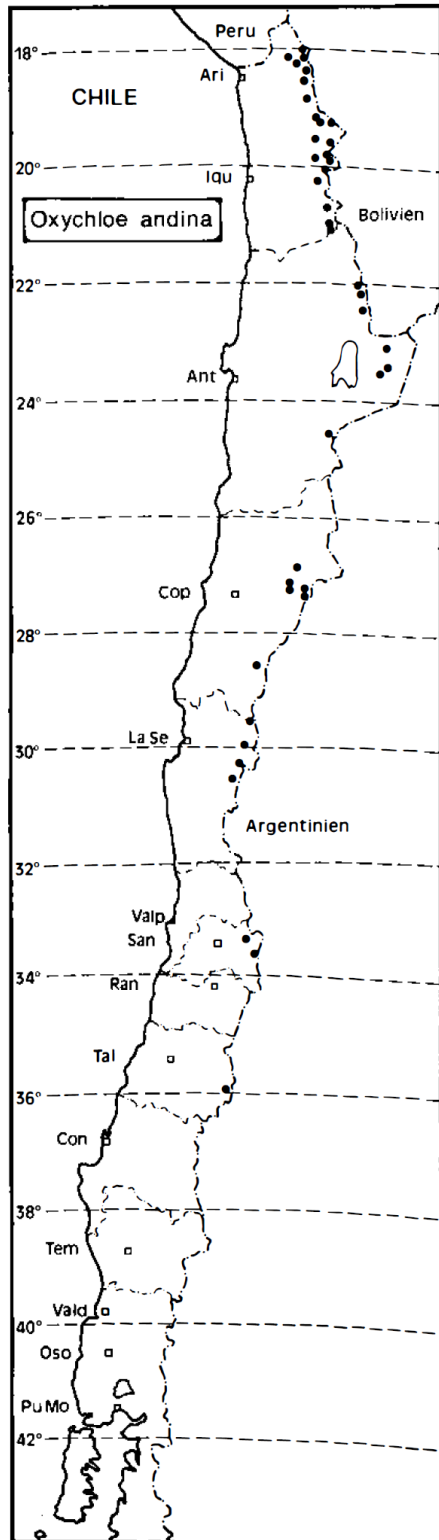
La ubicación y altitud sobre el nivel mar de los bofedales estudiados se resumen en Tabla 1. Las Figuras 2 a 5 ilustran la distribución geográfica de plantas típicas de las bofedales altoandinos del norte de Chile.

Tabla 1. Ubicación y altitud de los bofedales que fueron objeto de este estudio.

Nr.	Name	Breite	Länge	m/NN
60	zw. Parinacota und Putre	18° 09'	60° 29'	4400
59	Parinacota	18° 13'	69° 19'	4550
58	Gebirgsstock nördl. Parinacota	18° 09'	69° 13'	4750
57	Pamputa (südl. Lago Chungara)	18° 18'	69° 08'	4550
56	zw. Caquena und Parinacota	18° 07'	69° 13'	4660
55	Vega Caquena	18° 04'	69° 12'	4600
54	Quebrada Ancochalloana	18° 16'	69° 21'	4350
53	Río Chusiavida	18° 32'	69° 10'	4150
52	Ancayuconi	18° 33'	69° 09'	4000
51	Salar de Surire	18° 51'	69° 08'	4200
49	Arroyo Huinchuta	19° 11'	69° 55'	4120
46	Colchane	19° 17'	68° 40'	3700
45	Villa Blanca	19° 36'	68° 39'	3940
45a	Villa Blanca	19° 36'	68° 39'	3900
44	östl. Cariquima	19° 31'	68° 54'	4200
43	Quebrada Chichua	19° 32'	68° 56'	4200
42	Río Ocachucho (bei Cancosa)	19° 50'	68° 42'	4150
40	Río Piga (bei Collacagua)	20° 02'	68° 45'	4200
38	Salar de Coposa	20° 41'	68° 42'	3750
37	Collaguasi/Ujjima	20° 59'	68° 39'	4350–4450
35	oberhalb 34	21° 03'	68° 39'	4250
34	Quellbach des Río Loa	21° 04'	68° 38'	4150
29	Quebrada de Linzor	22° 13'	68° 01'	4000–4100
27	Río Incahuasi y Putana	22° 32'	69° 00'	4100–4170

Figuras 2-5: Distribución geográfica de las plantas típicas de los bofedales (plantas tipo cojín) en los Andes en el norte de Chile. 2: *Distichia muscoides*, una planta en cojín de los bofedales altoandinos del norte de Chile. 3. *Werneria spathulata*, una planta en cojín de los bofedales altoandinos del norte de Chile. 4. *Oxychloe andina*, una planta en cojín de los bofedales altoandinos del norte de Chile. 5. *Phylloscirpus deserticola*, una planta en cojín de los bofedales altoandinos del norte de Chile.





Los bofedales, que en el norte de Chile están principalmente formados por plantas de tipo cojín, cubren el suelo en las quebradas con mediana pendiente y en las cuencas más amplias de las zonas de nacimiento de los ríos o se forman aguas abajo de vertientes pequeñas que corren

durante todo el año. Donde era técnicamente posible, los pastores los ampliaron con ayuda de canales de riego. Por lo tanto, su área natural no siempre se reconoce de manera clara, especialmente porque la composición de las especies entre ambas situaciones es imposible de distinguir

(Fotografías 1-3-4-6).

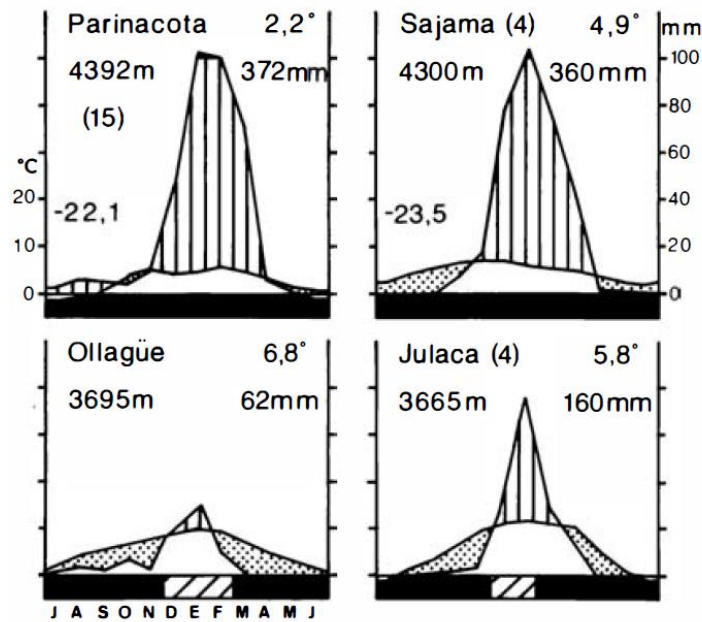
La distribución y la expansión de los bofedales dependen de la cantidad y de la homogeneidad de la descarga de la vertiente o del flujo de agua de los ríos y de los riachuelos. Estos a su vez, se están influidos por las precipitaciones y por la capacidad de retención de agua de las cuencas. Correspondiente con esto, los bofedales en el norte del área de estudio, donde las precipitaciones son anualmente entre 300-400 mm, son más frecuentes y grandes que en la parte sur, donde en promedio se registran entre 50-100 mm (Tabla 2.).

Tabla 2. Temperatura media anual y precipitaciones en algunas estaciones meteorológicas del Perú, Bolivia, Argentina y Chile ubicadas en ambientes similares a los de esta investigación (país, localidad, longitud, latitud, altitud, temperatura promedio (°C), amplitud térmica, mm de precipitaciones y Fuente)

Land	Station	Länge	Breite	m/NN	°C	Ampli- tude	mm/a	Quelle
Peru	Huichicocha	75° 36'	12° 35'	4700	–	–	717	GUTTE 1980
Peru	Pachachaca	75° 36'	11° 40'	3917	2,8	2,8	728	GUTTE 1980
Bolivien	Ulla-Ulla	69° 16'	15° 03'	4460	3,4	3,4	490	LAUER 1982
Bolivien	Hichu Kkota	68° 22'	16° 10'	4310	5,3	3,4	835	OSTRIA 1987
Chile	Parinacota	69° 19'	18° 13'	4392	2,2	7,5	371	TRONCOSO 1983
Bolivien	Sajama	68° 58'	18° 07'	4300	4,9	5,0	360	RUTHSATZ 1983
Chile	Ollagüe	68° 18'	21° 13'	3695	6,8	6,5	62	RUTHSATZ 1983
Bolivien	Julaca	67° 34'	20° 55'	3665	5,8	12,5	160	RUTHSATZ 1983
Argentinien	El Aguilar	65° 44'	23° 14'	4500	3,5	7,3	327	RUTHSATZ 1977
Argentinien	El Aguilar	65° 43'	23° 14'	4000	6,9	5,9	333	RUTHSATZ 1977

Donde las precipitaciones se infiltran rápidamente en grietas o rocas sueltas y se acumulan en acuíferos sobre capas impermeables, pueden ser abastecidos con agua de manantial durante todo el año humedales bastante grandes, incluso en localidades con menos de 100 mm anuales de precipitación. En el área del estudio esta situación tiene lugar en los valles de vertiente del río Loa (n° 34 y 35 en tab. 4) y cerca de Collaguasi arriba de la localidad de Ujina (n° 37), donde existen riolitas. Una situación parecida se observa en los bofedales de la cuenca del río Putana (n° 27), donde predominan los depósitos dacíticos de tobas, donde las precipitaciones deben alcanzar entre 100 y 140 mm por año.

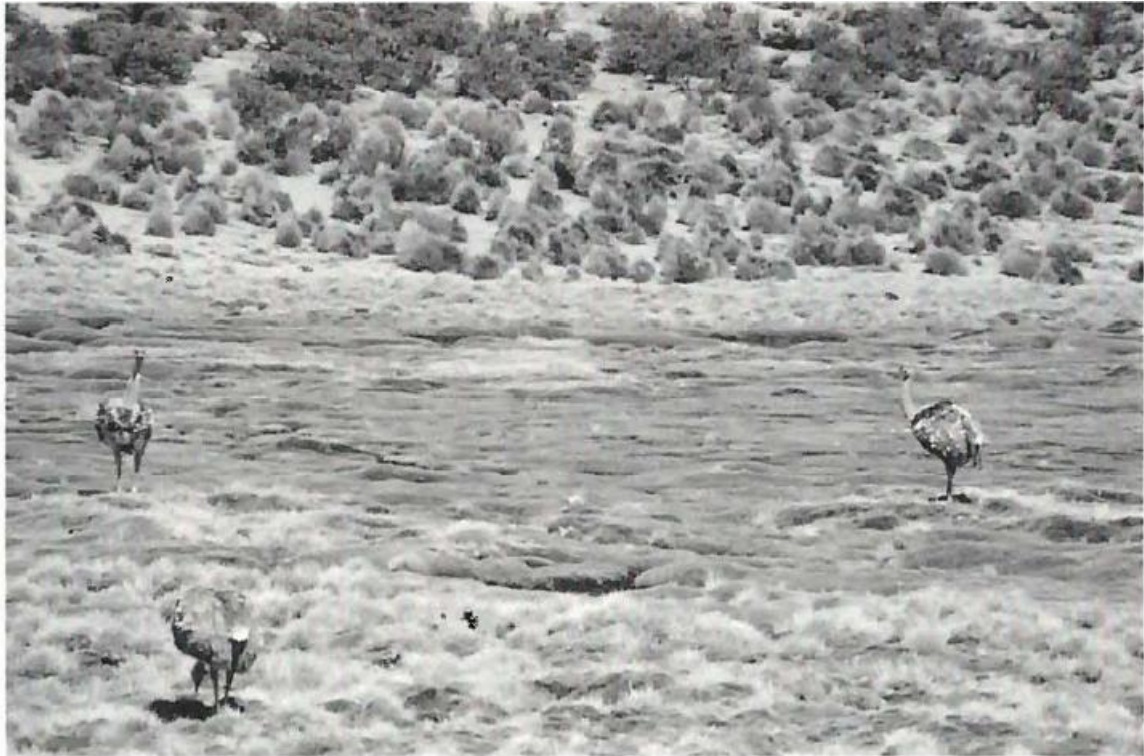
Figura 6. Climadiagramas de los Andes del norte de Chile, Parinacota y Ollagüe, y localidades adyacentes en Bolivia, Sajama y Julaca.



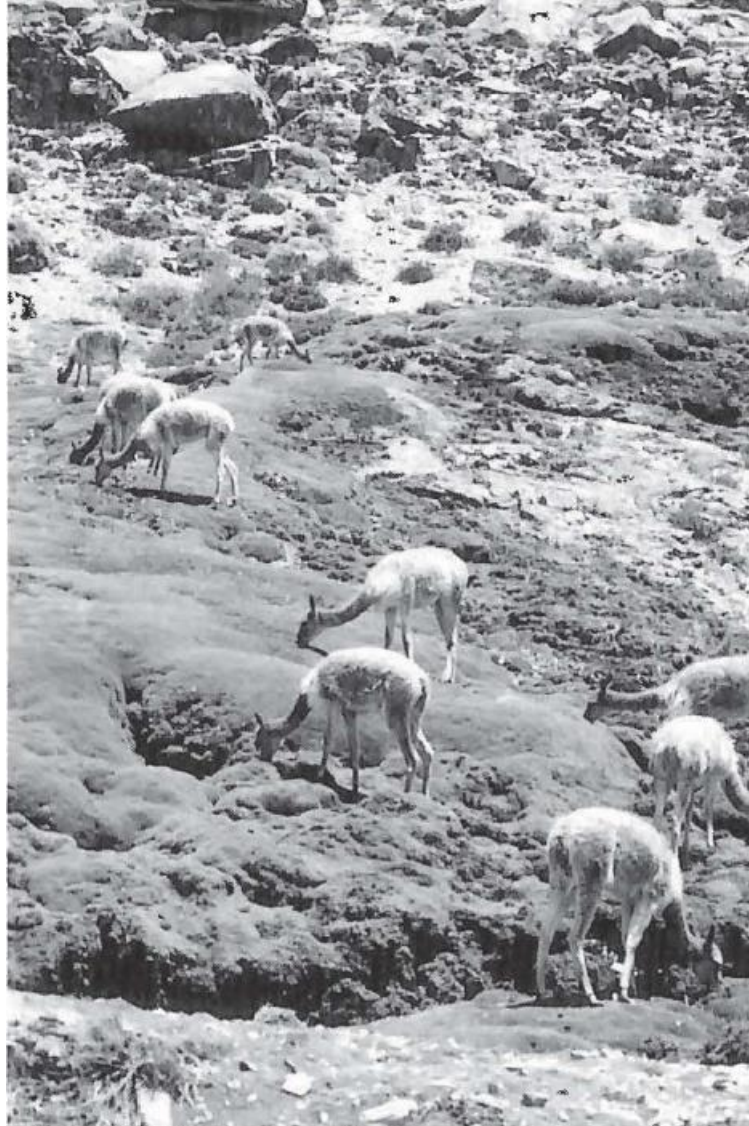
Fotografía 4. Bofedal en un cauce afluente del río Loa, al NW de la localidad de Ollagüe. En el centro del bofedal se observan los cojines de *Distichia muscoides* and *Oxychloe andina*, acumulaciones de sal (¿carbonatos?). El bofedal era pastoreado solo por vicuñas. Las gramíneas en mechón *Festuca rigescens* y *Deyeuxia eminens* están bien desarrolladas. El color amarillo (más claro) corresponde al mes de marzo (otoño). En las laderas se encuentran *Polylepis tomentella*, y arbustos como *Parastrephia quadrangularis*, *P. phylliciformis*, *Baccharis incarum*, entre otros.



Fotografía 5. Bofedal con cojines de *Distichia muscoides* entre las localidades de Caquena y Parinacota, a unos 4600 m s.m., donde pasta un grupo de ñandúes. Los cojines de *Oxychloe andina* crecen a lo largo de las líneas de irrigación. En el borde se observan intercaladas entre los cojines gramíneas en mechón pertenecientes a *Festuca rigescens* intensamente pastoreadas. A los pies de la ladera pedregosa crecen matas de *Festuca ortophylla* dañadas erosionadas en su lado derecho por el viento helado de la montaña. Sobre la ladera crecen arbustos de *Parastrephia lepidophylla* regadas a veces por filtraciones de agua en el subsuelo.



Fotografía 6. Un rebaño de vicuñas no domesticas pastorea un bofedal con cojines de *Distichia muscoides* en una ladera, al oeste de la localidad de Parinacota, a 4400 m s.m. Algunos arbustos en cojín de *Azorella compacta*, crecen atrás, entre las rocas.



La importancia de los factores climáticos para la vegetación de los bofedales

Existe muy poca información sobre las condiciones climáticas del altiplano en el norte de Chile, y los datos existentes se basan en pocos años de registro. Debido a las fluctuaciones de más del 100% del promedio entre un año a otro, su importancia es baja. Los datos registrados tanto por mineras y embalses como por municipios y la administración provincial, no son públicos y el acceso a ellos sólo se puede obtener con un gran gasto de tiempo. Los diagramas climáticos que se muestran en Figura 6 y los valores medios compilados en la Tabla 2, por lo tanto, deben ser suficientes para ilustrar las condiciones climáticas generales en el área de estudio, el altiplano inmediatamente adyacente de Bolivia y las áreas comparativas en Perú, Bolivia y Argentina, de

donde existen inventarios de vegetación de humedales altoandinos con especies de tipo cojín. Todas las estaciones se encuentran en la zona de lluvias tropicales y subtropicales de verano, con una estación de año más o menos húmeda, la que dura desde octubre/noviembre hasta marzo/abril.

Mientras que en el área de estudio peruano-central (departamento de Junín) producto de las precipitaciones significativamente más altas, no existe una estación del año caracterizada por falta de agua, esto sí sucede en otras zonas con humedales altoandinos.

Las fases secas de invierno son pronunciadas y, al menos ocasionalmente, efectivas para la vegetación de los bofedales solo en el norte de Chile y el noroeste de Argentina.

Simultáneamente con la disminución de las precipitaciones, que a menudo cae en forma de nieve a altitudes superiores a los 4500 m pero que se derrite pronto, las temperaturas descienden regularmente por debajo de 0° C por la noche; temperaturas de -10 hasta -15 °C son frecuentes. Cuando la descarga de la vertiente o la filtración de los bofedales disminuye, puede ocurrir que las superficies de los bofedales se congelen y se formen capas de hielo; estas no se descongelan durante algunas semanas, a veces, ni siquiera durante el día; sin embargo, raras veces alcanza a afectar a todo el cuerpo de los bofedales. En los lugares con mucho escurrimiento, todo el hielo se derrite en las horas del mediodía, incluso en los meses de invierno. Cuanto mejor sea el suministro de agua de las vertientes, menor será el riesgo de heladas y, por lo tanto, también el daño mecánico a los rizomas y brotes por congelación. A pesar del fuerte sol en las latitudes más bajas, las áreas de los bofedales saturadas de agua se calientan solo un poco durante el día. A esto se suma el fuerte efecto refrescante de los fuertes vientos que se dan localmente en los valles y en las laderas de las montañas durante el día. Sin embargo, todos los pastos tipo “pajas bravas” y los arbustos que sobresalen de la superficie del suelo son afectados, incluso más que las plantas en cojines planos y compactos. Sin embargo, si estos crecen entre las plantas de cojines compactos, al menos sus raíces deberían estar protegidas de los cambios extremos de temperatura. A pesar de la situación azonal de los humedales con plantas de tipo cojín, su balance hídrico, su “Wärmegenuss” (cantidad y tipo de radiación solar recibido) y el efecto de las heladas están claramente influidos por la variación climática al nivel regional; sin embargo, esto ocurre en menor medida que en la vegetación zonal circundante.

La influencia antropogénica en los bofedales

El pastoreo en el altiplano andino del norte de Chile se vuelve menos importante como medio de vida para la población local a medida que disminuyen las precipitaciones hacia el sur. Esto también reduce la densidad de los asentamientos humanos. Al mismo tiempo, sin embargo, aumenta la dependencia de la potencia productiva de los bofedales porque las formaciones semidesérticas zonales aportan poco forraje y, sobre todo, la cantidad de forraje varía mucho de un año a otro.

En los bofedales altoandinos, las llamas y alpacas son los animales de pastoreo más comunes. En los meses de verano suele haber algunas vacas y ovejas. El número de caballos, mulas, burdéganos y asnos está estrechamente relacionado con la densidad de población de la zona. Muchos de los bofedales se pastorean durante todo el año si es posible y necesario; sin embargo, el número de animales siempre es mayor durante la estación cálida que en durante el invierno. La intensidad del pastoreo depende de la productividad de la vegetación, de la proximidad a zonas densamente pobladas, de las conexiones de transporte y de las normas de uso. No hay humedal que no haya sido tocado por animales domésticos, al menos ocasionalmente o al menos, en un pasado más o menos reciente. Si los bofedales sólo son pastoreados por llamas y alpacas, el efecto debería ser relativamente similar al de los camélidos silvestres (vicuñas y guanacos) si efectivamente las densidades de población no son demasiado altas. Sin embargo, científicos (Flores-Ochoa 1977, Murra 1965) y pastores siempre señalan que los hábitos alimenticios y las necesidades nutricionales de las diferentes especies y razas son muy diferentes. Es indiscutible que la mayoría de las hierbas y juncos (*Juncus arcticus*) se consumen mucho más que las típicas plantas de cojín de *Distichia*, *Oxychlöe* y *Scirpus*. La intensidad del pastoreo en un humedal se puede estimar en cualquier época del año por la proporción de tallos y hojas de gramíneas, juncos y ciperáceas que sobresalen de las plantas en cojín; sin embargo, las plantas en cojín son los elementos definitorios de estos humedales. Además, como “malezas” producto del sobrepastoreo es probable que hayan expandido mucho sus áreas de distribución (Fotografías 3-4-5).

La mayoría de las gramíneas y de las graminoides que habitan los bofedales forman pajonales de borde o crecen con igual o mayor vitalidad en los pastizales periódicamente húmedos adyacentes a los bofedales (Ruthsatz 1977, Seibert y Menhofer 1992).

Los seres humanos al regar las laderas y las llanuras aluviales cercanas a los humedales han contribuido a la propagación de las plantas en cojín. La rápida (¿8-15 años?) y exitosa ampliación de las áreas de humedales por parte de los humanos, deja en claro que muchas de las plantas típicas de los bofedales, incluidas las plantas en cojín, pueden considerarse como pioneras en áreas con filtraciones húmedas sin vegetación y sin sombra en el altiplano andino. Desde mi propia observación puedo confirmar esto para *Oxychloe andina*, *Distichia filamentosa*, *D. muscoides*

(Fotografía 8) y *Trichophorum* aff. *atacamensis*. Según Seifert & Menhofer (1992), *Distichia muscoides* tiene menos capacidad para hacer esto. Ostria (1987a), por otro lado, también informa sobre plantas jóvenes de *Distichia* en suelo mineral escurrido. No hay duda de que la vegetación actual de la mayoría de los humedales altoandinos debe clasificarse como una comunidad vegetal que no es completamente natural.

Fotografía 7. Una pareja de gansos cordilleranos (guallatas) en una vega cerca de Parinacota. Cojines de *Distichia muscoides* (al centro) y de *Oxychloe andina* (adelante y atrás) se intercalan con gramíneas en mechones, muy pastoreadas, de *Festuca rigescens* y *Calamagrostis (Deyeuxia) chrysantha*. En la ladera rocosa, al fondo, crecen matas de *Festuca ortophylla* y arbustos de *Parastrephia lepidophylla*.



Fotografía 8. Gina Arancio y el Dr. Zoldan recolectan muestras de agua y de suelo en un bofedal ubicado al oeste de la localidad de Colchane (N° 49). Las depresiones oscuras están ocupadas por *Trichophorum* sp. y *Eleocharis* sp. y otras plantas pequeñas que son intensamente pastoreadas . Al fondo se observa un canal de irrigación.



MÉTODOS

Relevamientos de la vegetación

El enfoque de la investigación a gran escala de los humedales andinos en Chile se llevó a cabo mediante una descripción general más que mediante una descripción detallada de algunos bofedales individuales (Ruthsatz 1993). Por lo tanto, además de la creación de listas completas de las especies para todos los humedales examinados, los estudios de vegetación se llevaron a cabo en las comunidades típicas de las áreas de humedales centrales.

Las comunidades marginales de juncos y pajonales, en su mayoría pobres en especies, así como la vegetación de los lugares periódicamente húmedos en suelos minerales adyacentes, a menudo no se tomaron en cuenta para los relevamientos; pero de todas maneras se incluyen las especies de plantas que allí crecen. Por regla general, el sobrepastoreo de las áreas periféricas es tan severo, que dichas áreas no son adecuadas para relevamientos de vegetación. En el marco del tiempo disponible, las áreas de los humedales del norte de Chile aquí reportadas fueron estudiadas entre los meses de marzo y principios de abril. En ese momento, los humedales suelen estar muy pastoreados, por lo que algunas de las especies debían determinarse en un estado estéril; lo que en el caso de muchas gramíneas y ciperáceas genera dificultades insuperables. A esto se suma el hecho de que había habido pocas precipitaciones durante dos veranos seguidos por lo que la vegetación se había desarrollado poco y estaba aún más

consumida. En cada humedal que tenía áreas suficientemente grandes y diversas de comunidades de plantas en cojín, se llevaron a cabo – cuando era posible - varios relevamientos de vegetación utilizando el método Braun-Blanquet; aunque, el grado de cobertura de las especies se estimó con la mayor precisión posible y no se estimó según la escala de Braun-Blanquet. El área de relevamiento fue de 1 m²; puesto que a pesar de que los humedales más extensos cubrían toda una quebrada, los cambios en las especies dominantes, que finalmente determinan los diversos tipos de vegetación, tenían lugar en áreas pequeñas, por lo que trabajar con áreas más extensas de relevamiento habría encubierto dichas diferencias. La ubicación general y las características del humedal se registraron mediante bocetos y fotografías. Varios especialistas han ayudado a identificar grupos de especies difíciles y me gustaría aprovechar esta oportunidad para agradecerles nuevamente:

Dr. H. Baslev (Aarhus/Dinamarca): Juncaceae

Dr. P. Goetghebeur (Gent/Bélgica): Cyperaceae

Dr. J.B. Martínez-Laborde (Madrid/España): Brassicaceae

Dr. O. Matthei (Concepción/Chile): *Festuca*, *Stipa*

Dr. E. Nicora (Buenos Aires/Argentina): Gramineae

Dr. T.M. Pedersen (Kopenhagen/Dinamarca): Caryophyllaceae

Dr. K. Rahn (Kopenhagen/Dinamarca): *Plantago*

Ing Agr. Z. Rúgolo de Agrasar (Buenos Aires/Argentina): Gramineae

Dr. G.A. Wheeler (Minnesota/USA): *Carex*

Surgieron dificultades particulares, que aún no han sido resueltas, al intentar determinar las especies de ciperáceas (*Scirpus*, *Eleocharis*, *Carex*) y gramíneas (*Deyeuxia*, *Festuca*) estériles y musgos.

Muestreo y análisis químico de las muestras de agua

Siempre que fue posible, se tomaron muestras de agua de manantiales (Q), arroyos (B), canales de filtración (G) y lagunas encerradas en la ciénaga (T). Las muestras se filtraron y se sellaron en botellas de plástico. Los análisis de agua se llevaron a cabo 3-5 semanas más tarde en el laboratorio de Trier. Las mediciones de conductividad eléctrica realizadas *in situ* y en el laboratorio no revelaron diferencias importantes a pesar del largo tiempo de almacenamiento entre la toma de muestras y el análisis. Se omitió el análisis de bicarbonato y compuestos de nitrógeno o no se utilizaron sus resultados. El valor del pH medido *in situ* se utilizó como base para la presentación de los resultados. Los análisis se realizaron según los métodos hidroquímicos habituales en el AAS (cationes), en la HPLC (Cl⁻, SO₄⁻²) y en el calorímetro (PO₄⁻³).

RESULTADOS

Factores de medio

Los factores del medio son decisivos para generar la estructura y la diferenciación florística de la vegetación en los humedales altoandinos, las que pueden derivarse a partir de su distribución suprarregional y local, y de su estructura a escala local. Entre los factores de medio, el balance hídrico es el que tiene la mayor influencia. Se debe garantizar el suministro de agua de la zona de captación de las vertientes, arroyos y pequeños ríos que saturan los humedales de forma suficiente durante todo el año. Las fuertes fluctuaciones de las precipitaciones de verano determinan el flujo de agua de los manantiales durante todo el año. Con un promedio de menos de 400 mm por año, los períodos ocasionales de sequía son parte de las condiciones normales de vida de los humedales de esta zona. Si los años secos se repiten en rápida sucesión, partes de los humedales pueden secarse. No son muy raras las nevadas de invierno que son causadas por las corrientes de viento del oeste que se han desplazado mucho hacia el norte en esos años. Son temidos por los agricultores del altiplano ("viento blanco"), pero muchas veces permiten labrar los campos antes y con mayor certeza para el rendimiento de la cosecha y comenzar con el riego. Los años secos dañan la vegetación de los humedales en invierno cuando el cuerpo del humedal se congela durante mucho tiempo debido al suministro insuficiente de agua, así como en primavera y verano cuando la evaporación y los procesos de crecimiento activo se vuelven más efectivos a temperaturas más altas. A escala local, la estructura de cada humedal está determinada por el abastecimiento de agua de las subáreas. Las plantas en cojín pueden prosperar donde están saturadas con un flujo de agua suficientemente regular durante todo el año. Los pajonales se vuelven dominantes, en cambio, si durante períodos largos la acumulación de agua es muy grande y existe algún nivel de inundación o cuando el flujo en las vertientes o en las quebradas es demasiado rápido; finalmente, en las lagunas o cursos lentos se forman comunidades de plantas acuáticas.

Como resultado de las inundaciones que conducen a la sedimentación del suelo y de material rocoso sobre los cojines, estos se dañan gravemente y, con frecuencia, se destruyen y no pueden crecer lo suficientemente rápido sobre depósitos más gruesos. Donde tales inundaciones son la norma, como en las orillas de los ríos más grandes, dominan la vegetación las gramíneas y los juncos. En el margen de los humedales que son humedecidos periódicamente, pero que aún está cerca de las napas subterráneas, crecen pajonales blandos, que forman mosaicos alternando con los juncos rizomatosos.

Además del abastecimiento de agua, el equilibrio térmico de los humedales es de suma importancia para la composición de la cubierta vegetal. Como en todas las formaciones de alta montaña, las bajas temperaturas son un factor limitante y diferenciador. En contraste con la vegetación de las estepas y de los semidesiertos circundantes, las plantas en cojín de los

humedales y muchas de las plantas enanas que crecen entre ellas, están en gran medida protegidas de las heladas nocturnas en la zona de sus raíces durante el invierno. Sin embargo, la superficie del humedal se calienta menos durante el día que el suelo seco de las laderas circundantes. Todas las plantas de cojín y una gran proporción de la flora herbácea que las acompañan son, por lo tanto, notoriamente siempreverdes, por lo que permanecen activas durante todo el año exigiendo poco calor. Una excepción a esto son las gramíneas incluidas las que crecen en el propio humedal. La mayoría de sus brotes y hojas sobre el suelo mueren ya en otoño. Solo vuelven a brotar a fines de la primavera cuando aumentan las temperaturas diurnas. Las áreas de humedales centrales con escurrimiento uniforme, que están dominadas por plantas en cojín, están protegidas de las heladas extremas, pero es probable que su vegetación sea extremadamente sensible a las heladas. Las diferencias en la resistencia a las heladas entre las diferentes plantas de cojín podrían influir en los procesos competitivos entre ellas. En el norte de Chile, que está fuertemente influenciado por el volcanismo reciente, algunos de los humedales de vertientes son alimentados por aguas termales; incluso si el agua está solo moderadamente caliente, esto juega un papel importante en el balance de calor de la vegetación cerca de la fuente. Otro de los factores decisivos para la composición vegetal de los humedales altoandinos luego del balance hídrico y además del *Wärmegenuss* (cantidad y tipo de radiación solar) y la resistencia a las heladas es el aporte de nutrientes minerales. El aporte de nutrientes minerales está determinado por el contenido mineral del agua de los manantiales y de los arroyos; a pesar de que algunos los humedales se elevan hasta unos pocos metros por encima del área circundante, se trata de humedales puramente minerotróficos. Las áreas centrales también son alcanzadas por filtraciones de agua que contienen minerales. En el clima semiárido o, como mucho, semihúmedo de los Andes del norte de Chile, no se desarrollan humedales ombrotóxicos abastecidos solamente por el agua de la lluvia; por ello, el término inglés *cushion-bog* solo debe utilizarse para describir los humedales costeros del sur de Chile (Ruthsatz & Villagrán 1991) y posiblemente para los humedales de la categoría del páramo en el norte de Sudamérica (Cleef 1981, Bosman et al. 1993). Sin embargo, la composición cualitativa y cuantitativa de la carga de iones en el agua de infiltración obviamente juega un papel decisivo en el éxito competitivo de las plantas en cojín que dominan los humedales. Se debe hacer una distinción entre los requerimientos de nutrientes y la resistencia a las deficiencias de nutrientes, contaminantes y altas concentraciones de sal. Se sabe desde hace mucho tiempo que el contenido de bases del agua del humedal se puede correlacionar bien con la vegetación predominante. Nuestros análisis de agua proporcionan información concreta al respecto. Las Figuras 7 y 8 muestran el contenido de iones, valores de pH y conductividad eléctrica de las muestras de agua tomadas de humedales.

Si se ordenan las muestras del área de distribución de *Distichia muscoides* en el norte de Chile de acuerdo con el aumento de la conductividad eléctrica, entonces queda clara la conexión de

esta planta cojín con humedales pobres en electrolitos; con una sola excepción (n° 53) los valores de conductividad eléctrica en los humedales dominados por *Distichia muscoides* alcanzan a 300 μS o son inferiores; *Oxychlöe andina* está presente en todos los humedales y por lo tanto tiene una amplitud ecológica mucho más amplia en relación al contenido mineral del agua de infiltración. Los dos humedales al noreste del salar de Atacama (n°. 27 y 29) no albergan ningún cojín de *Distichia*, pero si algunas especies de la flora típica acompañante como *Plantago tubulosa*, *Werneria spathulata* e *Hypochaeris taraxacoides*.

Figura 7. Características químicas del agua de los humedales altoandinos del norte de Chile. I. conductividad eléctrica; pH, valor; cloruros y sulfatos en mg/l.

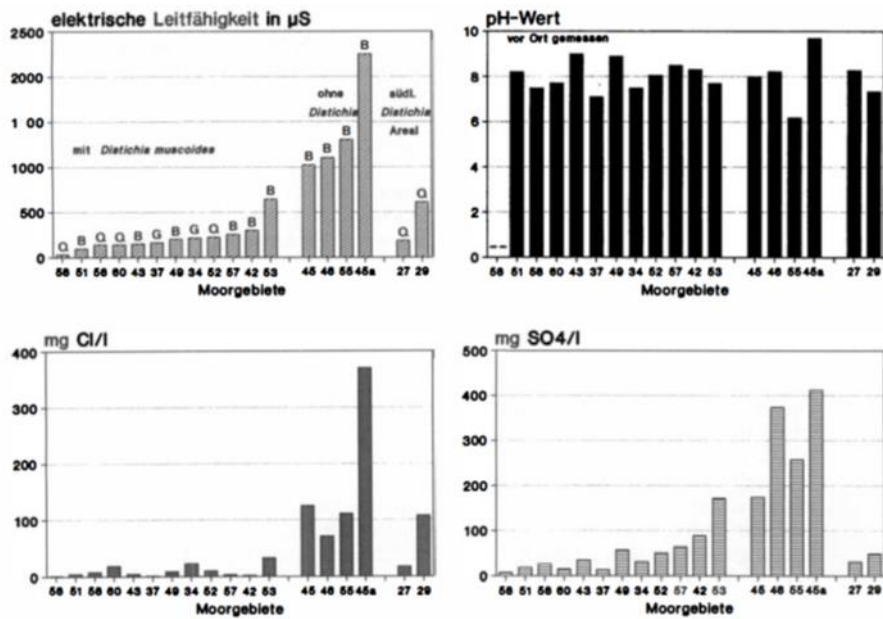
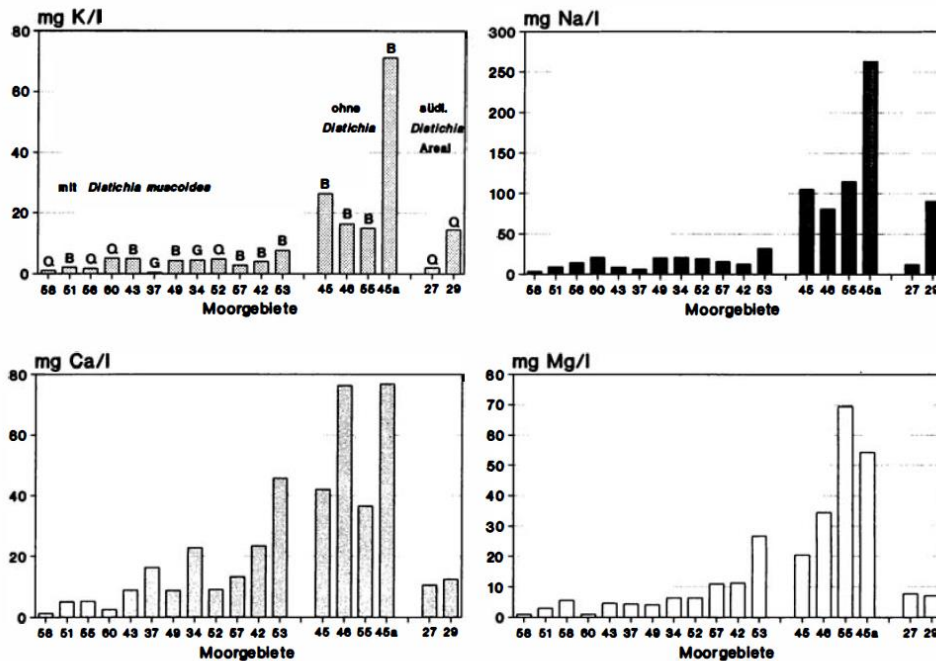


Figura 8. Características químicas del agua de los humedales altoandinos del norte de Chile.

Contenido en cationes: potasio, sodio, calcio y magnesio.



Los valores de pH de las aguas del humedal no muestran ninguna tendencia; la mayoría de los valores medidos en el campo están entre los pH 7 y 9; esta medición única de pH solo puede servir como una indicación de la falta de agua ácida de manantial y de filtración. Los altos valores de conductividad eléctrica de 100 y más $\mu\text{S}/\text{cm}$ se correlacionan mucho con el contenido de cloruro, sulfato, sodio, magnesio y potasio de las aguas. Es probable que las sales más comunes sean NaCl , CaSO_4 y MgSO_4 , pero también KCl puede tener proporciones más altas (n°. 45 y 45a): Esto da la impresión de que el suministro de minerales de los humedales con plantas en cojín es generalmente bueno. Solo los humedales números 58 y 60, y posiblemente el número 51, pueden considerarse extremadamente pobres. La muestra de agua del humedal 58 proviene de un arroyo de vertiente rodeado de *Distichia filamentosa*. La muestra n° 60 se tomó del humedal extenso de Parinacota, y el humedal n° 51 era un humedal de vertiente en una ladera del salar de Surire con una cubierta vegetal muy irregular. El hierro, el manganeso y otros cationes no se pudieron detectar en las muestras, lo que no sorprende dado a los altos valores de pH. Los niveles de nitrato y carbonato no se utilizaron debido al pretratamiento de filtración a presión y al largo tiempo de transporte. Una comparación de los niveles de iones y los valores de pH del agua de los humedales del altiplano colombiano (Bosmann et al. 1993) muestra que las aguas de los humedales examinados allí tienen tanto valores de pH (5,3) como conductividad eléctrica (10-22 $\mu\text{S}/\text{cm}$) significativamente más bajos, *Plantago rigida* fue la planta cojín definitoria de esos humedales y solo *Gentiana prostrata*, crece en ambos tipos de humedales; esos humedales parecen ser más similares a los con plantas

de tipo cojín de la Patagonia occidental en el sur de Chile, tanto en su ecología como en su composición de especies (Ruthsatz & Villagrán 1991).

Como ya se mencionó en la descripción del uso de los humedales (sección 2.4), la intensidad, y probablemente también el tipo de pastoreo por animales domésticos, juega un papel decisivo en la proporción de gramíneas, juncáceas y ciperáceas en la cubierta vegetal. Con un pastoreo intensivo durante todo el año, estos grupos de especies que son los más importantes para el sustento de los animales domésticos, pueden ser desplazados casi por completo en favor de las plantas en cojín y su flora acompañante. Pero también es probable que el pastoreo determine la competitividad de las plantas que crecen en los espacios entre las hojas y brotes de las plantas en cojín. Sin embargo, poco se sabe sobre esto en detalle. El pastoreo con llamas y alpacas, así como el de los camélidos silvestres, tienen diferentes efectos de fertilización en áreas pequeñas debido a la costumbre de estas especies de dejar sus excrementos solo en ciertos lugares, sin embargo, esto no parece afectar la distribución de las plantas en cojín ni la de la flora acompañante. La influencia de los animales silvestres, en particular los camélidos, las aves y los roedores, pero también de los insectos, los arácnidos y otros animales pequeños continúa desempeñando un papel importante como factor biótico natural en la estructura y en la composición específica la vegetación de los humedales, aunque, sin duda, el tipo y la extensión de estos está fuertemente influenciados por los humanos y sus rebaños de animales domésticos. El daño diferenciado a las plantas es causado por los hábitos alimenticios de los herbívoros o por la infestación de plagas en las diferentes especies. En varios humedales, particularmente en el norte de Chile, se observó la infestación de los cojines de *Oxychlöe* por el ácaro, “arañita roja” (nº. 56, 34, 46 entre otros, Fotografía 9); en el momento de nuestra visita en la segunda quincena de marzo ya habían cubierto de 3 a 12 m² (nº. 34) de los cojines de esta especie con sus telarañas y parecían extenderse aún más en los bordes, ya que las densidades de población más altas se observaban allí, el centro de los cojines afectados comenzó gradualmente a volverse de color oliva a marrón y obviamente las plantas estaban gravemente dañadas. En la amplia vega de Caquena (No. 56), al norte de Parinacota, muchos cojines de *Oxychlöe*, en su mayoría circulares, de un tamaño de 30 a 50 m² estaban muertos y en parte ya abandonados por los ácaros. Según un pastor de la zona, la infestación con esta plaga se observa especialmente después de años de sequía, sin embargo, las plantas dañadas parecen arraigar nuevamente en los años siguientes a partir de nuevos estolones. Otro parásito de *Oxychlöe* fue observado en la Vega (nº 45) cerca de Villa Blanca, una oruga de mariposa con rayas negras y rojas, que aparecía en grandes poblaciones y había dañado severamente los cojines de *Oxychlöe*. Por otro lado, se han observado daños por herbivoría de roedores (Marquet et al. 1993), particularmente en *Trichophorum* (*Scirpus*) aff. *atacamensis* (por ejemplo, nº. 29), en algunos lugares también en los cojines de *Oxychlöe*. Si los cojines solo fueron comidos superficialmente, este daño a los cojines solo debería tener un efecto a corto plazo, pero también podría cambiar la situación

competitiva. Probablemente sean más efectivos en años climáticamente desfavorables (secos y helados) que en períodos lluviosos. Las plantas con flores polinizadas por insectos dependen de las poblaciones de los insectos que las polinizan y, en el caso de casi todas las plantas, su propagación es promovida por animales silvestres y domésticos o incluso solo se da con ellos; sin embargo, las plantas en cojines predominantes, las gramíneas, las ciperáceas y los juncos son anemófilas. Por el contrario, la dispersión de semillas por aves y por los rebaños de herbívoros migratorios es de una importancia crítica en estos humedales.

Fotografía 9: Cojín de *Oxychloe andina* atacado por el ácaro “arañita roja” en un bofedal de Ujina (N°37) a 4350 m s.m. Cabezuelas de una *Werneria* florecen entre las hojas del *Oxychloe andina*.



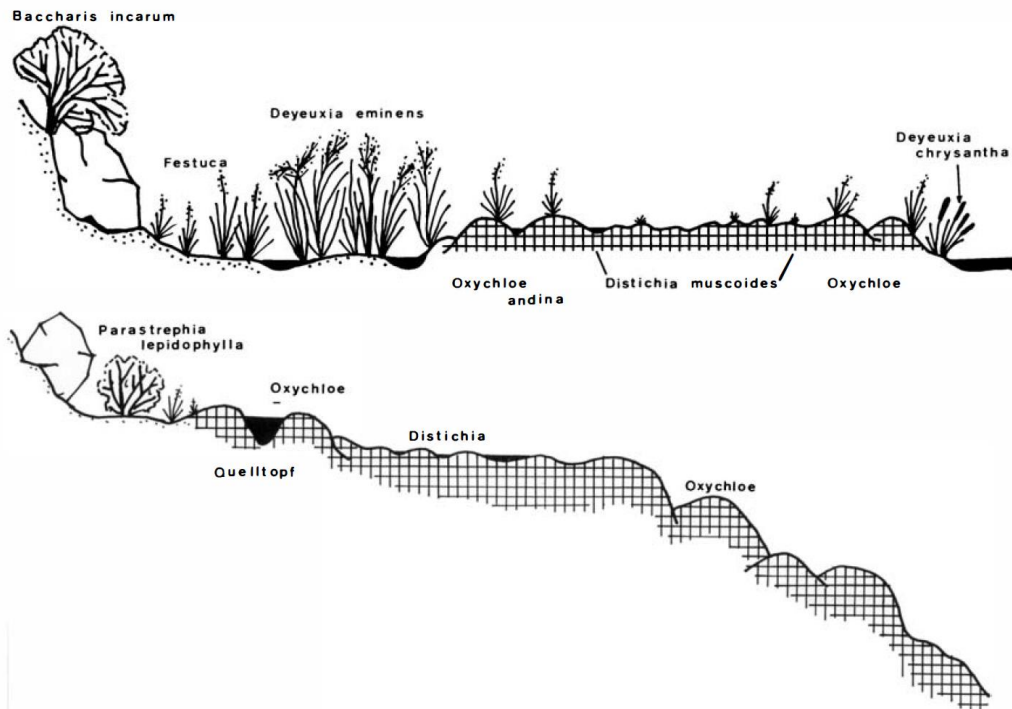
La vegetación de los humedales altoandinos en el norte de Chile

Síntesis

La cubierta vegetal de los humedales da cuenta de los cambios a escala local de las condiciones del lugar y forma complejos de tipos de vegetación muy característicos. Al respecto las formaciones de vegetación que aparecen regularmente se muestran en la tabla siguiente:

Formaciones vegetales	Ubicación en el humedal
1. Formación dominada por plantas en cojín o pulvinadas	Centro del humedal
2. Formación de pajonal blando	Margen de los humedales (quebradas)
3a. Formaciones de aguas poco profundas	Depresiones poco profundas inundadas dentro del humedal
3b. Formaciones con preponderancia de plantas flotantes	Lagunas, lagunas interiores, quebradas con escurrimiento lento
3c. Pastizal sumergido	Lagunas interiores
4. Pastizal de junco enano	Zonas de sedimentación
5. Formación de pajonal duro	Márgenes de los humedales con alternaciones de saturación hídrica

Fig. 9. Secciones transversales y longitudinales esquematizadas de un pequeño humedal de plantas en cojín. Cuanto más amplias sean los humedales y más utilizados por el ser humano, más diversos y complejos son los cambios en el mosaico de las formaciones vegetales.



En Tabla 3 se enumeran las especies principales de estas formaciones. Dado que la mayoría de las formaciones vegetales son comunidades están dominadas por una o pocas especies, no es demasiado difícil identificar los tipos de vegetación en términos fitosociológico; sin embargo, se forman transiciones entre la mayoría de las unidades. Mis estudios sobre los humedales en los Andes chilenos y esta publicación se ocupan únicamente en las comunidades dominadas por las plantas cojín.

Tabla 3. Formaciones vegetales tipo y su composición florística en los humedales altoandinos del norte de Chile. La numeración corresponde con la de la tabla de síntesis.

1. Polsterpflanzendecken

<i>Distichia muscoides</i>	<i>Trichophorum* aff. atacamensis</i>
<i>Distichia filamentosa</i>	<i>Trichophorum* aff. hieronymi</i>
<i>Oxychloe andina</i>	<i>Scirpus deserticola</i>

* früher zur Gattung Scirpus gestellt

2. Grasröhrichte an Still- und kleinen Fließgewässern

<i>Deyeuxia chrysantha</i>	<i>Deyeuxia chrysostachya*</i>
<i>Deyeuxia eminens*</i>	

* Die Unterscheidung der beiden Arten ist im sterilen Zustand schwierig. Gegebenenfalls erreicht nur eine der Arten die nördlichsten Moore Chiles.

3. Wasserpflanzenformationen

3a. Flachwasser-Pflanzenteppiche

<i>Lachemilla diplophylla</i>	<i>Hypsella reniformis</i>
<i>Lilaeopsis macloviana</i>	<i>Nasturtium officinale</i>
<i>Ranunculus cymbalaria</i> s.l.	<i>Mimulus depressus</i>
<i>Ranunculus uniflorus</i>	<i>Triglochin striata</i>

3b. Schwimmpflanzendecken

<i>Myriophyllum quitense</i>	<i>Lemna cf. minima</i>
<i>Ranunculus cymbalaria</i> s.l.	<i>Azolla filiculoides</i>
<i>Potamogeton strictus</i>	<i>Ranunculus uniflorus</i>

3c. Unterwasserrasen

<i>Chara chilensis</i>	Cyanobakterien
------------------------	----------------

4. Zwergbinsenrasen auf Sedimentationsflächen

<i>Juncus stipulatus</i> s.l.	<i>Eleocharis</i> spec.
<i>Eleocharis albibracteata</i>	

5. Horstgrasbestände wechselfeuchter Moorränder

<i>Festuca cf. deserticola*</i>	<i>Festuca dolichophylla*</i>
---------------------------------	-------------------------------

* Die Festuca-Arten waren im sterilen und stark abgeweideten Zustand kaum ansprechbar.

6. Zwergkrautfluren zwischen Polsterbulten und am Moorrand

(Degradations- oder Pionierformationen nach Überbeweidung der Horstgrasfluren?)

<i>Werneria pygmaea</i>	<i>Phylloscirpus acaulis</i>
<i>Hypsella reniformis</i>	<i>Lachemilla pinnata</i>
<i>Plantago tubulosa</i>	<i>Calandrinia compacta</i>
<i>Arenaria serpens</i>	

7. Salzpflanzenfluren am Rande von Mooren in subariden Gebieten oder im Einflußbereich stark salzhaltiger Quellen

<i>Distichlis humilis</i>	<i>Salicornia pulvinata</i>
<i>Distichlis</i> spec.	<i>Puccinellia</i> spec.
<i>Baccharis acaulis</i>	

Las comunidades vegetales de plantas en cojín

Distribución y ecología de las plantas de cojín dominantes

Las plantas en cojín, especialmente las dos juncáceas, *Oxychlöe andina* y *Distichia muscoides*, son las especies principales de los humedales del altiplano andino (Fotografías 10 a 14). Mientras que *Distichia* alcanza su límite meridional en la ladera occidental de los Andes, más o menos en el límite de las regiones chilenas de Tarapacá y Antofagasta a unos 20° de latitud sur (Figura 2), los humedales dominados por *Oxychlöe* (Figura 3) se encuentran incluso en los Andes de Santiago (33° de latitud sur) y llegan a la laguna del Maule (36° latitud sur); sin embargo, estas últimas podría ser parte de la distribución de otra especie como, por ejemplo, *Oxychlöe bisexualis*. Ambas especies se distribuyen más al sur en las laderas orientales más lluviosas de los Andes en Argentina. El límite sur aún no se ha estudiado adecuadamente. Hacia el norte, el área de distribución de *Distichia muscoides* se extiende hasta Colombia (Cleef 1981, información escrita de Balsley 1992), *Oxychloe andina* sólo se ha registrado hasta el centro de Perú (Ayacucho) (Balslev 1992, información escrita, Brako & Zarucchi 1993). *Distichia filamentosa* tiene un área de distribución que según los conocimientos previos se divide en varias subáreas: noreste de Bolivia (Seibert & Menhofer 1992, Ostria 1987 y b), noreste de Chile en la frontera con Perú y Bolivia (Kalin Arroyo et al. 1982, Ruthsatz 1993) y noroeste de Argentina (Cabrera 1958). Las ciperáceas formadoras de cojines de los géneros *Scirpus*, *Phylloscirpus* y *Trichophorum* aún no están lo suficientemente estudiadas ni sistemáticamente ni en su distribución geográfica; la forma típica de *Scirpus* o *Trichophorum atacamensis* es la de cojín duro debido a sus hojas fuertemente escleromorfas, no existe en la parte menos árida de los Andes chilenos y probablemente sólo aparece en lugares saturados de agua salina; muy parecida a ella, pero con hojas más blandas y sin la punta cartilaginosa endurecida en el extremo de la hoja, es una especie denominada en este trabajo *Trichophorum* aff. *atacamensis*, menos propensa a formar cojines densos y duros, y crece de forma herbácea e invade allí donde hay pequeños huecos entre las hojas y los brotes de los cojines de *Distichia* y *Oxychlöe*; sin embargo, como sus hojas son más blandas, sólo podrá hacerlo donde las otras especies sean por alguna razón menos vigorosas. *Trichophorum* aff. *atacamensis* es capaz de colonizar depresiones más húmedas, es decir, ocasionalmente inundadas; probablemente sea menos sensible a las heladas y, por lo tanto, es menos posible que se dañe con las heladas en invierno; según mis investigaciones (Ruthsatz 1993), *Trichophorum* aff. *atacamensis* también alcanza la latitud de Santiago (33° latitud sur) en el lado chileno de los Andes. Existe, además, una forma más pequeña, que aparentemente también es más ramoneada por los animales; en este trabajo se denomina como *Trichophorum* aff. *hieronymi*, y en la comparación con los relevamientos de vegetación de Perú y Bolivia se asemeja a *Scirpus hieronymi*; sin embargo, la identidad de esta especie aún no está clara e incluso se discute su existencia en Chile; algunos autores la

consideran un sinónimo de *Scirpus atacamensis* (Brako & Zarucchi 1993), tal como especies como *Eleocharis albibracteata* y *Juncus stipulatus*, esta especie crece en depresiones húmedas donde se depositan ocasionalmente sedimentos finos y forma un césped denso con sus hojas diminutas; también puede crecer entre las ramillas de otras plantas en cojín, pero es sin duda la menos competitiva; es posible que esta especie tenga su distribución principal en los humedales montañosos ricos en lluvias de los Andes Centrales y alcance su límite sur en la ladera occidental con los otros elementos de la flora de esta formación alrededor del río Putana y los humedales de sus arroyos laterales a unos 22° 30' de latitud sur. *Scirpus deserticola* (ahora colocada en el género *Phylloscirpus*) tiene una distribución en el área de estudio (Figura 3) similar a *Trichophorum* aff. *hieronymi*, sin embargo, es evidente que puede saltarse la zona extremadamente árida de los desiertos de Atacama, incluso en la alta montaña, su registro más meridional conocido hasta ahora son los bofedales de la Región de Atacama, a aproximadamente 28° 43' (Kalin Arroyo et al. 1984). Su distribución principal probablemente alcance también a los altiplanos de Perú y de Bolivia; sin embargo, localmente en los humedales andinos tiende a colonizar el borde con humedad alternante, donde forman céspedes bajos de varios metros cuadrados; la misma especie se encuentra dentro de los cojines de *Distichia* y *Oxychloe*, como “rellenador” de huecos o “epífita de cojín” (Rauth 1988), donde ocasionalmente señala las partes que más se secan. Sólo *Oxychlöe andina* y *Distichia muscoides* tienen la capacidad de almacenar agua y de elevarla hasta cierto punto por encima del nivel de las aguas subterráneas. En este caso, la conexión con el manantial rico en minerales, la pendiente o el agua subterránea no se interrumpe, sino que se establece mediante un flujo de agua ascendente puesto en marcha por la presión o por la evaporación. Incluso las precipitaciones estivales pueden contrarrestarlo sólo durante un corto período de tiempo. Las hojas de *Oxychlöe* y *Distichia*, sin embargo, están dirigidas hacia arriba para que el agua de lluvia pueda filtrarse entre ellas y no escurra sobre el cojín. Sin embargo, las depresiones poco profundas de cojines de *Distichia* pueden llenarse de agua sin dañar las partes del cojín que están cubiertas por él. Las almohadillas de *Oxychlöe* se abultan más y suelen mostrar una estructura superficial más gruesa. Ambas juncáceas continúan creciendo en las puntas de los brotes y mueren gradualmente desde la base como también ocurre en las especies de *Sphagnum* que forman las turberas; el tamaño de las hojas varía mucho en función de las condiciones del lugar; las más grandes superan varias veces a las más pequeñas; estas y otras observaciones dan cuenta de una potente capacidad de propagación vegetativa de ambas especies; y la rápida colonización de las zonas de los bordes irrigados de los humedales sugiere una conclusión similar (véase el capítulo 2.4). Durante la visita a los humedales del norte de Chile de principios del otoño de 1992, se observaron parches vigorosos de fructificación de *Oxychlöe* y *Distichia*; ambas especies son dioicas, anemófilas -aunque la polinización por las moscas quizá también puede desempeñar un papel- y sus frutos de color rojo anaranjado brillante (*Oxychlöe*) y

amarillo claro (*Distichia*) parecen estar adaptadas a la dispersión por las aves. Se observó el asentamiento de las plántulas de *Oxychlöe* en varios sitios. Ambas especies tienen, por tanto, características que las hacen idóneas como colonizadoras pioneras de lugares con filtraciones de agua. Además, en condiciones ecológicas favorables, son extremadamente intolerantes con otros colonizadores de esos lugares. Las zonas de cojines en expansión tienen brotes y hojas densamente empaquetados para que ninguna otra especie pueda invadirla vegetativamente desde un lado. Además, la colonización de las "epífitas" sólo parece ser posible si los cojines están debilitados por condiciones desfavorables como la sequía, la exposición a las heladas, la acumulación de sal o las plagas, produciéndose huecos más grandes en los que las semillas pueden germinar y las plantas jóvenes pueden crecer. Por lo tanto, la riqueza de especies de los humedales de cojín no es un parámetro de la comunidad, sino una medida de su vitalidad actual. Aunque *Oxychlöe andina* y *Distichia muscoides* son indudablemente más abundantes que las especies de *Trichophorum* en sus hábitats óptimos, en mis observaciones, *Oxychlöe* es obviamente la especie más competitiva cuando se comparan las dos juncáceas. Probablemente, *Oxychlöe* puede propagarse más rápidamente de forma vegetativa mediante brotes rastreros, además, forma cojines más gruesos y posiblemente también produce más frutos o con mayor frecuencia. Sus cojines también parecen ser menos permeables al agua que entra por los lados. Puede embalsar el agua de los manantiales que emergen de las laderas formando muros, rodear los manantiales que se encuentran en zonas de humedales y así elevar gradualmente el nivel del agua en el estanque del manantial por encima del nivel general del humedal, y embalsar repetidamente el agua de los arroyos y de las filtraciones en los valles (de tipo U formado por glaciares) de pendiente suave, formando barreras. Esto crea grupos de lagunas internas que alternan con comunidades de plantas acuáticas y pajonales, de manera similares a los pantanos nórdicos (*ripped fens* o *Strangmoore*). El último fenómeno descrito, sin embargo, sólo se ha observado en el norte de Chile, al sur de la distribución de *Distichia*, donde cubre áreas grandes. En un caso, en el salar de Coposa (Fotografía 15), los cojines de *Oxychlöe* crecieron en forma de un césped oscilante en un lago abierto al borde de una fuente termal. Gracias a esta capacidad de acumular agua, las plantas de *Oxychlöe* aseguran un suministro constante de agua. Su especial rendimiento de crecimiento en las proximidades de los manantiales está relacionado con las temperaturas uniformes del agua que prevalecen allí y con un suministro de minerales asegurado, con lo que incluso en las fases secas, no se espera que las concentraciones de sal sean demasiado elevadas. *Oxychlöe* es moderadamente tolerante a la sal, pero evita los lugares con napas subterráneas someras, que tienden a volverse salinas durante los períodos secos. *Distichia muscoides*, a su vez, es posible que se desplace a lugares húmedos con menor contenido de minerales simplemente por su menor capacidad de crecimiento causado por una mayor sensibilidad al enriquecimiento salino del agua o del suelo; bofedales extensos dominados por *Distichia muscoides* cubren el fondo de las quebradas con cursos de agua

claramente pobres en minerales o se desarrollan bajo manantiales de laderas pobres en electrolitos. Si *Oxychlöe andina* y *Distichia muscoides* se encuentran en el mismo complejo de humedales, lo que ocurre a menudo, *Oxychlöe* siempre se instala en la vanguardia de los respectivos horizontes de manantiales ricos en minerales, directamente a lo largo del curso del arroyo, en los tramos de valle con mayor pendiente. A menudo, los mantos de *Distichia muscoides* se encuentran entonces formando islas en las zonas elevadas, rodeadas por los cojines de *Oxychlöe* (Figura 9). Una segunda especie de *Distichia* que forma humedales en cojín es *D. filamentosa*, la que también prefiere los humedales más altos del extremo norte de Chile, de forma similar a lo que Seibert & Menhofer (1992) y Ostria (1987a) describen para el norte de Bolivia. Probablemente es más resistente a las heladas que las otras plantas en cojín, pero, al igual que *Oxychlöe*, también rodea las vertientes de los manantiales y cubre la zona anterior a las aguas de infiltración que emergen de las laderas. En el complejo del humedal investigado en Parinacota, una extensa vegetación de cojines de *Distichia muscoides* seguía unos 20-30 m más abajo del área cubierta por *Distichia filamentosa*, la que fue sustituida por cojines de *Oxychlöe* en la ladera con pendiente más pronunciada. En la zona de transición, ambas especies crecían juntas.

La influencia del pastoreo en la vegetación de los bofedales alto-andinos no puede subestimarse. Es cierto que, en los humedales no pastoreados, las gramíneas, las ciperáceas y *Juncus articus* cubren una superficie mucho mayor y crecen allí de forma mucho más exuberante de lo que corresponde al aspecto actual de la mayoría de los humedales. También es probable que interfieran con el predominio de las plantas en cojín en las zonas marginales más húmedas de forma alterna en las proximidades de las lagunas más someras y en las zonas menos permeables del centro; un factor importante en ello es el aumento de la intensidad de la sombra que afecta a las plantas en cojín, extremadamente dependientes de una alta radiación solar.

No se ha publicado casi nada sobre el cambio de la flora acompañante debido al pastoreo, aunque la población local puede ciertamente evaluar el valor nutricional o la palatabilidad o toxicidad de las hierbas en relación con los diversos animales de pastoreo. Sólo tuve acceso a una tesis inédita sobre el valor forrajero de los humedales altoandinos del norte de Chile y sus especies vegetales. En él, Troncoso-San Martín (1983) describe con gran detalle las condiciones del lugar, los tipos de vegetación y las condiciones de pastoreo de la gran zona de humedales cercana a Parinacota, que forma parte del parque nacional Lauca donde asigna los siguientes niveles de valor forrajero a las plantas de bofedal:

Muy buenas: *Deyeuxia chrysantha*, *Werneria pygmaea*, *Werneria spathulata*.

Buenas: *Distichia muscoides*, *Werneria pinnatifida*, *Carex maritima*, *Scirpus macrolepis*
(= *acaulis*?)

Moderado: *Oxychloe andina*, *Hypochoeris taraxacoides*, *Gentiana prostrata*, *Deyeuxia jamesonii*, *Festuca rigescens*, *Poa sp.*, *Scirpus sp.*

Baja: *Lachemilla diplophylla*, *Hypsella reniformis*, *Lilaeopsis macloviana*,
Ranunculus sp.

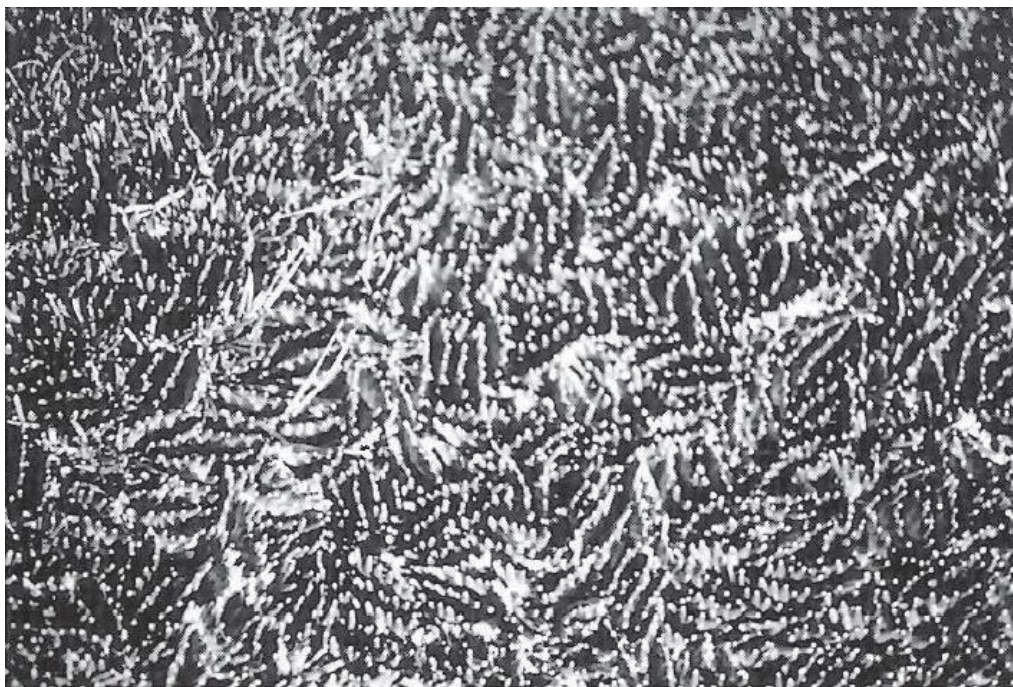
También señala que, según la intensidad del pastoreo, la proporción de plantas forrajeras disminuye en el mismo orden que su valor forrajero.

La comparación entre las condiciones de emplazamiento observadas y los presuntos requisitos de las plantas dominantes hace que *Oxychlöe andina* parezca ser la especie más competitiva en condiciones favorables, a la que le sigue *Distichia muscoides*; las dos especies de *Trichophorum*, *T. aff. atacamensis* y *T. aff. hieronymi*, sólo pueden llegar a ser las especies dominantes en depresiones y canales con humedad alternante, que en ocasiones también son inundados. En cambio, en el caso de *Phylloscirpus deserticola*, esto ocurre en las zonas marginales de los bofedales que se secan más regularmente. En la zona de estudio, *Distichia filamentosa* es más escasa y coloniza las superficies húmedas de las laderas de los pedregales sobre los 4700 m de altitud, en cuencas ubicadas a los pies de montañas altas y abruptas que estuvieron cubiertas por glaciares

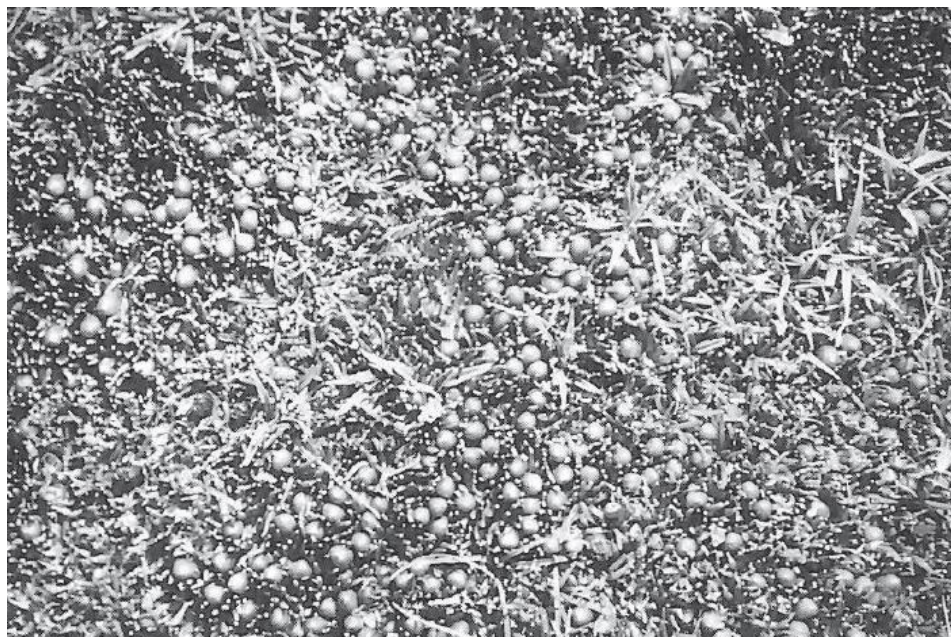
Fotografía 10. Cojín de *Distichia muscoides* con su parte central anegada, bofedal de Caquena-Parinacota a 4660 m s.m. (N° 56). Las depresiones rellenas por el agua tienen una profundidad de 10-25 cm. En los márgenes del cojín crecen un césped muy pastoreado de *Trichophorus aff. atacamensis*.



Fotografía 11. Detalle de un cojín de *Distichia muscoides*. Las hojas más estrechas pertenecen a *Trichophorus aff. atacamensis*.



Fotografía 12. Detalle de un cojín con frutos de *Distichia muscoides*. En el interior del cojín crecen rosetas de dos ejemplares de *Carex* y otras de *Werneria pygmaea*, estériles o florecidas (todo reducido aproximadamente a la mitad del tamaño real).



Fotografía 13. Un cojín de *Oxychloe andina* con flores (unos 7/8 del tamaño real).



Fotografía 14. *Oxychloe andina* en fruto (a un 7/8 de su tamaño real). En la parte de adelante de la fotografía se observan algunos frutos (cipselas) de *Werneria heteroloba*.



Fotografía 15. Cojines de *Oxychloe andina* van invadiendo el margen plano de la pequeña laguna formada por una vertiente termal en el salar de Coposa (Región de Tarapacá) (N° 38). En el fondo de la fotografía se observan superficies de bofedal muertas y salinizadas. El bofedal es actualmente pastoreado solo por vicuñas razón por lo que las gramíneas se han recuperado.



Clasificación florística de las asociaciones

Mientras que en los bofedales andinos del extremo norte de Chile, entre los 18° y los 22° de latitud sur, que aún se encuentran en la zona de influencia de las lluvias tropicales-subtropicales de verano fue relativamente fácil seleccionar áreas típicas para los relevamientos de las superficies dominadas por *Distichia filamentosa*, *Distichia muscoides* u *Oxychlöe andina* y distinguirlas florísticamente entre sí (Tabla 4), los parches o las áreas puras de especies de

Trichophorum y *Phylloscirpus deserticola* fueron mucho más escasas; en la mayoría de los casos, se intercalaban en las zonas ocupadas por juncáceas en proporciones variables.

El intento de encontrar especies exclusivas en la flora acompañante de las plantas de cojín fue en gran medida vano. En la zona de estudio, *Werneria spathulata* parece estar casi exclusivamente asociada a cojines de *Oxychlöe* lo que no se confirma en los bofedales de Bolivia (Seibert & Menhofer 1992) ni de Perú (Gutte 1980, Rivas Martínez & Tovar 1982). La asociación algo más estrecha de *Plantago tubulosa*, *Hypochaeris taraxacoides* y *Aa paludosa* en bofedales donde también aparece *Phylloscirpus deserticola*, entre otras plantas en cojín, está relacionada con el hecho de que todas estas especies probablemente tienden a aparecer en sitios que se secan temporalmente de forma superficial; sin embargo, esto último también se aplica a *Deyeuxia* cf. *velutina*, que no siempre aparece junto con el grupo de especies mencionado; por otro lado, *Lachemilla diphylla* se comporta de forma similar a *Plantago tubulosa*, pero sólo aparece con grados de cobertura más altos, donde los cojines permanecen bien irrigados durante un periodo de tiempo más largo. Sin embargo, dadas las extremas condiciones de vida en las que tienen que sobrevivir todas las comunidades vegetales del altiplano, el azar difícilmente puede desempeñar un papel importante en la combinación de especies, sobre todo porque la mayoría de las especies de la flora acompañante son perennes y viven firmemente ancladas entre los brotes de las plantas de cojín. Sería necesario un estudio más intensivo de la zonificación dentro de los humedales y una variación de las formaciones vegetales en cojín evidenciada por un número mucho mayor de relevamientos del área de estudio para poder describir la estructura de las eventuales asociaciones con suficiente precisión. Además, faltan análisis sobre el balance hídrico de las subzonas y el efecto de la intensidad del pastoreo en la presencia y ausencia de especies vegetales individuales.

No obstante lo expresado, está claro que las comunidades vegetales de estos humedales suelen estar dominadas por unas pocas especies o incluso por una sola. Por lo general, pueden subdividirse en formaciones con infiltración hídrica permanente o de sequía temporal. Las formaciones típicas se encuentran donde la competencia y el ritmo de crecimiento de la especie de identificación es tan grande que no tolera "epífitas de cojín" entre sus brotes. Dichos parches no figuran en la Tabla 4.

En el centro de Tabla 4 se yuxtaponen los relevamientos de las asociaciones de *Distichia muscoides* (relev. 4-21) y *Oxychlöe andina* (relev. 22-52). A la izquierda se encuentran los relevamientos de las zonas de humedales dominados por *Distichia filamentosa* (relev. 1-3), que estaban en contacto directo con cojines de *Distichia muscoides*. En la derecha de la tabla siguen los relevamientos de las zonas de humedales dominados por especies de *Trichophorum* (relev. 53-60) y por *Phylloscirpus* (relev. 61-64). Las zonas de humedales con *Distichia muscoides* pueden dividirse en una formación más anegada con *Poa perligulata*, *Werneria heteroloba*, *Lilaeopsis macloviana* y *Deyeuxia chrysantha* (relev. 4-7), así como una formación al menos

temporalmente más seca con mayores porcentajes de cobertura de *Phylloscirpus* y *Plantago tubulosa* (relev. 17-21). En medio, hay sectores donde los cojines de *Trichophorum* aff. *atacamensis* pueden mantenerse entre los brotes de *Distichia*.

Tabla 4. Vegetación de los humedales altoandinos del norte de Chile, entre las latitudes 18 y 22 S

Pflanzengesellsch.	---1--- -----2a--- -----2b----- -----2c----- -----3a----- -----																															
Laufende Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Moor-Nr.	58	58	58	56	57	57	56	56	56	34	34	51	43	43	51	159	49	42	49	37	157	57	27	45	37	127	37					
Aufnahme-Nr.	1	2	3	3	1	4	3	6	5	7	1	2	1	1	2	2	1	2	2	1	4	1	4	2	6	1	5					
Meereshöhe	47	47	46	46	45	45	46	46	46	41	41	42	42	42	42	45	41	41	41	43	45	45	41	39	43	41	43					
	50	50	50	160	60	50	50	160	60	60	50	50	00	00	00	00	150	20	50	20	50	150	50	00	40	50	170	50				
südl. Breite, Grad	18	18	18	18	18	18	18	18	18	21	21	18	19	19	18	18	19	19	19	20	18	18	22	19	20	22	20					
südl. Breite, Min.	9	9	9	7	7	13	13	7	7	7	3	3	51	31	31	51	18	11	54	11	59	17	17	32	36	58	132	58				
Exposition	-	-	-	N	N	NE	NE	-	N	-	SE	SE	E	SE	SE	NE	-	SE	-	NE	NO	NO	-	8	-	1	0	NE				
Neigung in Grad	-	-	-	1	3	1	1	1	8	-	1	1	2	5	5	2	-	-	2	-	3	1	2	-	1	-	1	2	15			
Deckung Vegetat.(%)	85	100	100	198	98	100	100	180	100	98	85	90	100	100	100	100	100	100	100	100	90	100	100	100	90	90	100	100				
Deckung Streu (%)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	15	10	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-				
Deck. Bod./Wasser(%)	15	-	-	1	2	2	-	-	120	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
Deckung Moose (%)	-	-	-	-	-	8	-	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	5	20	-	5	-	-					
Artenzahl/Aufn.	10	9	6	8	11	9	6	12	12	9	7	7	8	8	9	8	10	8	12	7	7	15	8	7	7	5	8	4				
<i>Distichia filamentosa</i>	75	80	85				
<i>Distichia muscoides</i>	.	.	1	98	99	95	95	25	95	80	60	60	90	80	75	85	70	70	70	50				
<i>Poa perigulata</i>	1	5	1	1	1	1	1	10	+				
<i>Werneria heteroloba</i>	12	13	10	8	10				
<i>Werneria solivaefolia</i>	50	+				
<i>Oxychloe andina</i>	15	75	85	85	80	95	85	95				
<i>Werneria spatulata</i>	3	.	20	25	+	10	.	10				
<i>Trichoph. aff. atac.</i>	10	25	30	55	50	60	15	30	40	25	20	.	.	.	20	1	10	20		
<i>Trichophorum spec.</i>	.	.	.	1	+	.	.	8	1	10	20	40			
<i>Scirpus deserticola</i>	10	20	15	8	5	2	3	5	2	5	5	.	30	35	30	5			
<i>Plantago tubulosa</i>	+	1	+	1	5	5	5	+	8	5	25	15	10	30			
<i>Lachemilla diplophyll.</i>	10	3	3	1	3	2			
<i>Hypochoeris taraxac.</i>	10			
<i>Aa paludosa</i>			
<i>Lilaeopsis macloviana</i>	8	8	.	2	+	1	3	2			
<i>Deyeuxia chrysantha</i>	.	.	.	3	1	5	20	.		
weitere Kennarten der Polsterpflanzen-Moore:																																
<i>Hypsella reniformis</i>	5	5	.	3	2	.	.	+	1	+	+	.	1	+	1	3	+	5	1	+	25	20	.	1	.			
<i>Werneria pygmaea</i>	3	2	.	5	5	2	.	5	3	2	.	.	.	8	5	8	8	15	3	1	1	.		
<i>Luziliopsis argentina</i>		
Begleiter von Moorrändern, aus Sümpfen, Salzseen und Tümpeln :																																
<i>Festuca cf. deserticola</i>	3	1	1	.	1	.	.	2	1	3	.	+	1	2	.	.	15	10	5	5	3	8	1			
<i>Carex aff. gayana</i>	.	.	.	8	2	+	2	30	2	8	+	+	.	1	+	1	.	+	15	3	1	.		
<i>Arenaria serpens</i>	25	25	.	.	2	.	.	5	+	1	.	.	.	1	+	15			
<i>Gentiana prostrata</i>		
<i>Deyeuxia cf. velutina</i>	.	15	5	.	3	1	.		
<i>Juncus stipulatus</i>	5	.	1	5	.		
<i>Carex spec.</i>	1	12	10	2	.	1		
<i>Ranunculus uniflorus</i>	3	.	1	.
<i>Puccinellia spec.</i>	
<i>Astragalus cf. bustil.</i>	5	
<i>Werneria cf. apiculata</i>	
<i>Eleocharis spec.</i>	
<i>Eleocharis cf. albibr.</i>	

Außerdem: *Phylloscirpus acaulis* in Nr.19:1, 61:1; *Salicornia pulvinata* in Nr.55:+, 56:8; *Ranunculus cymbalaria* in Nr.57:5; *Agrostis spec.* in Nr.25:+

Al. Distichion muscoidis Gutte**As. Distichietum filamentosae**

ass. nov (relev. 1-3)

2. Distichietum muscoidis (relev. 4-21)
 - 2a. Formación con *Lilaeopsis andinae* (relev. 4-7)
 - 2b. Formación típica (sin relevamientos)
 - 2c. Formación con *Trichophorum* sp. (relev. 8-17)
- 2d. Formación con *Phylloscirpus deserticola* (relev. 18-21)
3. Asociación de *Trichophorum* sp. (relev. 53-60)
4. Asociación de *Phylloscirpus deserticola* (relev. 61-64)

Oxychloion andinae all. Nov.**Oxychloetum andinae** (relev. 22-52)

- 5a. Formación con *Lilaeopsis macloviana* (relev. 22-26)
 - 5b. Formación típica (sin relevamientos)
 - 5c. Formación con *Trichophorum* sp. (relev. 27-39)
- 5d. Formación con *Phylloscirpus deserticola* (relev. 40-52)

La separación de una alianza distinta, el *Oxychloion andinae* parece absolutamente necesaria, ya que los humedales de plantas en cojín dominadas por *Oxychlöe andina* van mucho más al sur que los de *Distichia muscoides*. El sur de la zona aquí descrita carece de todas las especies características y acompañantes frecuentes de la asociación *Distichion muscoides* y se unen otras especies de distribución más meridional. Sin embargo, por el momento, podría situarse en la clase **Plantagini rigidae - Distichietea muscoidis** Rivas Martínez & Tovar 1982.

Las zonas de los humedales dominadas por las dos especies de *Trichophorum* y *Phylloscirpus deserticola* (relev. 53-58, 59 + 60, 61-64), en cambio, pueden situarse en la asociación de *Distichia muscoides* como comunidades dominantes por su flora acompañante, cuya distribución principal es en el altiplano tropical húmedo andino. Sin embargo, debe mantenerse abierta la posibilidad de introducir subdivisiones, de forma similar a como lo proponen Seibert & Menhofer (1992).

Comparaciones con la fitosociología de los humedales de plantas de cojín descritas para el altiplano central

Los intentos de comparar con los relevamientos de vegetación disponibles de los humedales de plantas en cojín en el altiplano central resultan extremadamente difíciles. Por lo general, a quien trabaja con este tipo de comunidades vegetales, no le resulta fácil identificar de forma fiable las especies en terreno, ni recoger material de identificación completo y bien desarrollado. En muchos casos, los especialistas que trabajan con ciertos grupos de especies están sobrecargados de trabajo o las monografías correspondientes aún no se han completado. Además, la nomenclatura de las especies no está armonizada entre los países andinos implicados. Por lo tanto, mi intento de comparar los registros de vegetación publicados en una visión general tiene algunas deficiencias en este sentido. En particular, este tipo de problemas se observan para la mayoría de las especies de las ciperáceas, *Scirpus s.l.* y *Eleocharis*), y de las poáceas, *Deyeuxia (Calamagrostis)*, *Festuca* y *Poa*. Sin embargo, son precisamente las especies de estos géneros las que son muy características de los humedales. Por lo tanto, el resumen recopilado en la Tabla 5 también pretende invitar a la crítica, ¡de la que agradecería ser informada personalmente!

De los trabajos realizados en los humedales de cojín en Perú, Bolivia y el noroeste de Argentina, sólo se incluyeron aquellas unidades de vegetación que pueden considerarse en gran medida típicas para la clase de **Plantagini rigidae - Distichietta muscoidis** Rivas Martínez et Tovar 1982. Se excluyeron, en la medida de lo posible, las formaciones procedentes de la zona de transición a las estepas de alta montaña adyacentes o de las comunidades vegetales salinas. Dado que en cada caso sólo se han descrito pequeñas secciones de los humedales altoandinos cuya distribución en su mayor parte es continua, las especies conocidas de estos países para sitios comparables se indicaron en una columna antes de los grupos de relevamiento de cada país, los que se resumieron con la ayuda de los porcentajes de frecuencia de las especies. La bibliografía utilizada para ello se resume en el capítulo 4.4. Informaciones adicionales de trabajos especiales se incluyeron siempre cuando la comparabilidad de la nomenclatura parecía existir. La discrepancia entre la detección de especies en las respectivas partes del país y su ausencia en los relevamientos de vegetación apunta a incoherencias de nomenclatura, pero probablemente, sobre todo, a un estudio insuficiente de la vegetación de los humedales. Además, el tamaño del área muestral de los relevamientos varía considerablemente, a veces incluso con el mismo autor. Sin embargo, la visión comparativa deja claro que, aparte de las propias plantas de cojín, el número de taxones comunes justifica la agrupación de las diferentes turberas de plantas de cojín en una sola clase:

Ch *Distichietum muscoides*
 Ch *Oxychloe andina*
 Ch *Werneria pygmaea*
 Ch *Hypochaeris taraxacoides*
 Ch *Hypsela reniformis*
 Ch *Castilleja fissifolia* (incl. *C. pumila*)
 Ch *Luciliopsis argentina*
 B *Gentiana prostrata*
 entre otros.

El **Plantaginetum rigidae** sólo se extiende hasta el sur de Perú y Bolivia, pero está en estrecho contacto con el **Distichietum muscoidis**, que aparece en todas las zonas de comparación. Un **Oxychloetum andinae** también está presente en toda el área de estudio de los Andes centrales, pero no fue claramente documentado en todas partes con relevamientos de vegetación. El **Plantaginetum tubulosae** corresponde a una formación de **Distichietum muscoidis** en partes bajas del área de estudio, que es pobre en plantas de cojín o está libre de ellas. Fue descrita por Seibert & Menhofer (1992), pero también puede ser separado de mi material de relevamientos del noroeste de Argentina (Ruthsatz 1977). Es muy probable que esta comunidad también exista en el norte de Chile, pero no se la ha registrado. La delimitación de las unidades de vegetación que he separado como sociedades de *Phylloscirpus deserticola* y *Trichophorum* sp. no puede realizarse satisfactoriamente con los relevamientos disponibles. Estas comunidades, dominadas por plantas ciperáceas de hojas blandas, sólo se separaron como comunidad propia para Chile. Aunque la Tabla 5 parece indicar especies características y diferenciales típicas de la zona, nuevas investigaciones en los humedales altoandinos del norte y centro de los Andes deberían demostrar una distribución probablemente más extensa.

La Tabla 5 muestra claramente que, además de las juncáceas, ciperáceas y plantagináceas que dominan los humedales, las principales acompañantes son las poáceas, *Deyeuxia* (o *Calamagrostis*), *Festuca* y *Poa*, las asteráceas, *Hypochaeris*, *Werneria* y *Lysipomia*, las gencianáceas (*Gentiana*, *Gentianella*, *Halenia*), las campanuláceas (*Hypsella*, *Orithrophium*), las escrofulariáceas (*Bartsia*, *Castilleja*, *Ourisia*, *Euphrasia*), las ranunculáceas (*Caltha*, *Ranunculus*) y las rosáceas (*Lachemilla*). Esto no cambia mucho si se consideran también los humedales de *Plantago rigida* y *Distichia muscoides* descritas para Colombia. (Cleef 1981). Sin embargo, además de una serie de peculiaridades locales y de especies restringidas al norte de Suramérica y a Centroamérica, también aparecen allí especies con poca continuidad que sólo reaparecen en el centro o incluso en el sur de Chile o en el sur de Argentina. Entre ellas se encuentran especies como *Oreobolus obtusangulus* s.l. y *Nertera granadensis* s.l.

La similitud florística de los humedales de plantas en cojín de la zona tropical-húmeda altoandina es muy alta. Hay muchos indicios de que las condiciones del lugar para la vegetación de los humedales deben ser bastante uniformes y, que, el intercambio de diásporas también debe ser muy eficaz en la actualidad.

Tabla 5. Comparación entre las comunidades de humedales altoandinas dominadas por plantas en cojín (Plantagini-Distichietea muscoides Rivas Martínez-Tovas, 1982) en Perú, Bolivia, Chile y Argentina.

Laufende Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Land	Peru	Peru	Peru	Peru	Boli	Boli	Boli	Boli	Boli	Boli	Boli	Chil	Chil	Chil	Chil	Chil	Arge	Arge	Arge	Arge	
Pflanzengesellschaft	Plri	Plri	Dist	Dist	Plri	Dist	Dist	Oxyc	Pltu	Pltu	Komp	Difi	Dist	Oxyc	Scsp	Sede	Dist	Oxyc	Oxyc	Pltu	
Autor	R.M.	Gutt	Gutt	R.M.	Menh	Menh	Menh	Menh	Menh	Menh	Ostr	Ruth	Ruth	Ruth	Ruth	Ruth	Ruth	Wern	Ruth	Ruth	
Meereshöhe, maximale	4750	4550	4700	4850	4640	4620	4960	4840	4480	4750	5020	4750	4660	4660	4660	4200	4350	4400	4350	4300	
Meereshöhe, minimale	3830	4200	4250	4140	4450	4350	4450	4380	4330	4150	4310	4750	4120	3700	3750	3700	4250	4400	4350	4020	
Neigung	? 2-15	0-20	?	?	0-5	0-15	0-10	0-10	0-5	0-5	?	0	0-8	0-15	0-8	0-2	8-20	-	10	0-28	
Artenzahl	7-10	16-23	8-19	6-9	5-14	8-15	4-10	5-10	3-22	4-15	>41	6-10	6-12	4-18	4-11	6-9	9-13	17	14	7-14	
Aufnahmezah	11	7	22	11	6	17	15	6	10	14	6	3	19	31	7	4	4	1	1	17	
Aufnahmefläche in m2	4-20	8-16	2-26	2-19	?	?	?	?	?	?	130	1	1	1	1	1	10	?	10	10	
Ch1:	P:				B:							C:					A:				
<i>Plantago rigida</i>	*	100	100	95	9	100															
<i>Distichia muscoides</i>	*			100	100	*	100	100	50		17	67	*	1	100	10	20	*	4	1	59
<i>Plantago tubulosa</i>	*		14	1			86	60	50	100	79	50	*		79	29	29	2	3	1	88
<i>Scirpus aff. hieronymi</i>	?		86	91	?		12	13							37	65	29	?			6
<i>Scirpus aff. atacamamensis</i>	*				*									1	63	65	86	1	*	1	6
<i>Oxychloe andina</i>	*	9			18	*			100			50	*		16	100	14			1	1
<i>Scirpus desarticola</i>	*				*	17	82	40	33	50	36	*	3	63	45	43	4	*	1		77
<i>Distichia filamentosa</i>	?				*		18	20				33	*	3							
Ch2:																					
<i>Werneria pygmaea</i>	*	27	100	73	100	*	12	20		50	86	100	*	2	68	19	14	*	3	1	100
<i>Castilleja fissifolia</i>	*	27	100	18	27	*	12				17	*		x				*			6
<i>Hypochoeris taraxacoides</i>	*	18	100	14	27	*	41	40	67	20	14	83	*	5	42			3	*		65
<i>Hypsella reniformis</i>	*	73	57	64	*						14	*	2	79	39	43	2	*	3	1	94
<i>Lucilopsis argentina</i>	?		86	77	*		29	27	50			33	*		10			*			1
D1:																					
<i>Gentianella carneorubra</i>	*	18	14	64	9																
<i>Carex ecuadorica</i>	?	36																			
<i>Poa aequigluma</i>	*	18			*																
<i>Deyeuxia fuscata</i>	*	9																			
<i>Deyeuxia preslii</i>	*	27			18																
<i>Bartsia diffusa</i>	*		100	64	*																
<i>Gentianella limoselloides</i>	*		86	14	*																
<i>Deyeuxia spicigera</i>	*		43	50	*																
<i>Carex macloviana</i>	?		57	23	?																
<i>Poa spicigera</i>	*		29		9			6													
<i>Stylites and. + gemmifera</i>	?			86																	
<i>Cerastium behmianum</i>	*				27	*															

Tab. 5. (cont.)

Laufende Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
D2:																				
<i>Deyeuxia jamesonii</i>	*	64	86	77	91	*		17			17									
<i>Oritrophium limnophilum</i>	*		86	100	18	*	6				50									
<i>Festuca rigescens</i>	*	36	14				7	33	50	14										
<i>Altenst. cf. weberbaueri</i>	*		86	68	9	?	12		20											
<i>Aciachne pulvinata</i>	*		14	18	*	50	24		20	14	17									
<i>Deyeuxia ovata</i>	*				9	65		20	17		17									
<i>Ourtisia muscosa</i>	?		29	23	*						100	*	x							
D3:																				
<i>Luzula racemosa</i>	*	36	71	18	27	*	17	24	7	33	20		17	*						
<i>Lachemilla diplophylla</i>	*	46		23	45	*	94		33	10	86	50	*	32	19					
<i>Lachemilla pinnata</i>	*	36	14		9	*	17	6		50	50	67	*			x	x	*		
<i>Deyeuxia chrysantha</i>	*				27	*					50	*		16	13					
<i>Moose</i>	-		100	82		83	24	40	17		21	?		16	3					
D4:																				
<i>Eleocharis tucumanensis</i>	-			?		35	13		100	100										
<i>Lysipomia pumila</i>	?					24	13		20	14	17									
<i>Gentiana brandtiana</i>	*					6			10	7		*								
<i>Isoetes ovalifolia</i>	?			?			27		10	7										
<i>Scirpus rigidus</i>	*					17			20		83									
<i>Erigeron fosulatus</i>	*					17			20	7										
<i>Werneria marcida</i>	*						20													
D5:																				
<i>Carex incurva</i>	-			?		24	73		60	57		*	1	21	7		*		1	
<i>Werneria spathulata</i>	-					76	40	30			33	*		5	55	29				
<i>Werneria solivaefolia</i>	-					18		17			67	*		5	16					
<i>Werneria heteroloba</i>	-							33			67	*	2	16	7					6
<i>Werneria apiculata</i>	-					17					33	*			13					
<i>Caltha sagittata</i>	-						65	7	33		57	*					2			
<i>Lilaeopsis macloviana</i>	-										33	*		16	16	14	2	*	1	
<i>Aa paludosa</i>	-										50	?			29					12
D6:																				
<i>Festuca cf. desarticola</i>	-											3	47	93	70		1	*		
<i>Ranunculus uniflorus</i>	-													16	29					
<i>Deyeuxia cf. velutina</i>	-											1	11	36			?	?		24
<i>Carex aff. gayana</i>	-													68	39	71	2	*	2	
<i>Ranunculus cymbalaria</i>	-														14		1	*		18
D7:																				
<i>Euphrasia piossekkii</i>	-																	*	3	
<i>Gentianella pseudocrassula</i>	-																	*	3	
<i>Eleocharis spec.</i>	-																	*	4	

Aspectos geográficos de la flora de los humedales tropicales altoandinos de Sudamérica

Se han hecho varios intentos de analizar y tipificar las áreas de la vegetación andino-alpina, incluyendo las plantas de humedales, tanto desde el norte (Weber 1958; Raven 1963; Cleef 1978; Cleef & Chaverri 1992, entre otros) como desde el sur (Raven 1963; Moore & Chater 1971; Moore 1972, entre otros), así como considerando todos los Andes (Graf 1986, entre otros). Sin embargo, a excepción de los trabajos de Moore y Raven, sólo se han tratado como taxones las familias y los géneros. Todavía es imposible recopilar información completa y fiable sobre la distribución de las plantas de los humedales a lo largo de los Andes, debido a la falta de las correspondientes floras territoriales y nacionales, a la dificultad de acceder a trabajos especiales o al hecho de que la nomenclatura todavía no se ha armonizado. Sin embargo, en Tabla 6 he recopilado la información de la cual dispongo, sobre la presencia de plantas típicas de los humedales de la zona central de los altos Andes y sus frecuentes acompañantes. Se han omitido las especies de aguas abiertas y de zonas marginales de humedales con humedad alterna, así como las especies con una distribución local probablemente muy restringida y las de clasificación sistemática dudosa. Además, de un gran número de artículos especiales sobre la sistemática de los distintos taxones, el resumen de Ta tab. 6 se basó en la siguiente bibliografía.

Centro y norte de Sudamérica: Balsev 1979; Cleef 1981; Cleef & Chaverri 1992; Lozano & Schnetter 1976; Sanchez & Rangel 1990; Rahn 1975; Vareschi 1970; Weber 1958. *Perú:* Brako & Zarucchi 1993; Tovar 1973, 1993; Weberbauer 1945, Yuong 1993. *Bolivia:* Fiebrig 1910; Foster 1958, 1965; Herzog 1923; Ostria 1987a; Seibert & Menhofer 1992. *Chile:* Kalin Arroyo et al. 1982, 1984; Marticorena & Quezada 1985; Villagrán et al. 1981. *Argentina:* Cabrera 1958, 1978-1983; Correa 1969-1988; Böcher et al. 1963, 1968, 1972; Haumann 1918; Ruthsatz 1977, 1993.

Tabla 6. Distribución de las especies de plantas características de los bofedales altoandinos y su flora acompañante a lo largo y más allá de los Andes.

(n: norte; c: centro; s: sur)

Name	Eur	Asi	NAm	Mex	Ven	Kol	Ecu	Per	Bol	Chi	Arg
Gruppe 1:											
<i>Gentiana prostrata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Juncus arcticus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Limosella australis</i>	+	+	+	.	.	+	.	+	+	+	+
<i>Triglochin striata</i>	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ranunculus cymbalaria</i> s.l.	+	(+)	+	+	+	+	+
<i>Carex incurva</i>	+	+	+	?	+	+	+
<i>Carex macloviana</i>	+	+	+	+?	+?	c-s	c-s
<i>Carex microglochin</i>	+	+	+	.	.	.	+	+	+?	c-s	c-s
Gruppe 2:											
<i>Carex gayana</i>	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Luzula racemosa</i>	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Colobanthus quitensis</i>	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cotula mexicana</i>	.	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Gruppe 3:											
<i>Arenaria serpens</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Calandrinia acaulis</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	n-c
<i>Castilleja fissifolia</i> s.l.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Werneria pygmaea</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Agrostis breviculmis</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nertera granadensis</i>	.	.	.	+	+	+	+	.	.	c-s	s
<i>Hypsella reniformis</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Juncus stipulatus</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lilaeopsis macloviana</i>	.	?	.	?	?	+	+	+	+	+	+
<i>Calamagrostis eminens</i>	.	.	.	+	?	?	+	+	+	+	+
<i>Oreobolus obtusangulus</i>	.	.	.	+	+	+	+	.	.	c-s	c-s
Gruppe 4:											
<i>Caltha sagittata</i>	+	+	+	+	+
<i>Calamagrostis rigescens</i>	+	+	+	+	n-c
<i>Oxychloe andina</i>	s	+	n-c	n-c
<i>Eleocharis albibracteata</i>	+	+	+	+
<i>Phylloscirpus acaulis</i>	+	+	+	+
<i>Ranunculus uniflorus(w)</i>	s	+	+	+
Gruppe 5:											
<i>Plantago tubulosa</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	+	n	n
<i>Pernettya prostrata</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	n
<i>Bromus lanatus</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	n	n
<i>Luzula vulcanica</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	n	.
<i>Plantago rigida</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	.
<i>Oritrophium limnophilum</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	.
<i>Agrostis haenkiana</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	.
<i>Hypochoeris sessiliflora</i>	.	.	.	+	+	+	+	+?	+	.	.
<i>Aciachne pulvinata</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	+
<i>Aa paludosa</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	n	n
<i>Distichia muscoides</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	n	n
<i>Eleocharis stenocarpa</i>	.	.	.	+
<i>Lysipomia sphagnophila</i>	+	+	.	.
<i>Lachemilla mandoniana</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.
<i>Ourisia muscosa</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	n	.
<i>Festuca dolichophylla</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	n-c
<i>Azorella diapensioides</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	n
<i>Werneria apiculata</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	+	n	n
<i>Lachemilla diplophylla</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	+	n	.
<i>Lachemilla pinnata</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	+	n	n

Tab. 6. (cont.)

Name	Eur	Asi	NAM	Mex	Ven	Kol	Ecu	Per	Bol	Chi	Arg
Gruppe 6:											
<i>Calamagrostis jamesonii</i>							+	+	+		.
<i>Gentianella limoselloides</i>							+	+	+		.
<i>Scirpus rigidus</i>							+	+	+		.
<i>Deyeuxia heterophylla</i>							+	+	+		.
<i>Lysipomia pumila</i>							?	?	+		.
<i>Erigeron rosulatus</i>							+	+	+		n
Gruppe 7:											
<i>Bartsia diffusa</i>								+	+	.	.
<i>Calamagrostis ovata</i>								+	+	.	.
<i>Calamagrostis spicigera</i>								+	+	.	.
<i>Cerastium behmianum</i>								+	+	.	.
<i>Poa aequigluma</i>								+	+	.	.
<i>Pycnophyllum filiforme</i>								+	+	.	.
<i>Festuca rigescens</i>								+	+	n?	n?
<i>Hypochoeris taraxacoides</i>								+	+	n	n
<i>Luciliopsis argentina</i>								?	+	n	n
<i>Perezia pygmaea</i>								+	+	n	n
<i>Poa perligulata</i>								+	+	n	n
<i>Calamagrostis chrysantha</i>								+	+	n	n
<i>Werneria heteroloba</i>								+	+	n	n
<i>Werneria spathulata</i>								+	+	n	n
<i>Werneria solivaefolia</i>								+	+	n	n
Gruppe 8:											
<i>Scirpus deserticola</i>	+	n	n-c
<i>Distichia filamentosa</i>	n	n	n
<i>Calamagrostis velutina</i>	+	n-c
<i>Festuca deserticola</i>	n	n
<i>Scirpus aff. atacamensis</i>	n-c	n-c

Grupo 1: un grupo de especies sorprendentemente grande tiene un área de distribución que comprende toda la cordillera de los Andes, América Central y del Norte, así como Europa y partes de Asia en ambientes similares: *Gentiana prostrata*, *Juncus arcticus* s.l., *Limosella australis*, *Triglochin striata*, *Ranunculus cymbalaria* s.l., *Carex incurva*, *Carex macloviana*, *Carex microglochin*.

Grupo 2: cuatro especies habitan desde Tierra del Fuego hasta México y en parte en América del Norte, *Carex gayana* s.l., *Luzula racemosa*, *Cotula mexicana* y *Colobanthus quitensis*.

Grupo 3: otro grupo, más grande, alcanza su límite septentrional en Venezuela y Colombia, *Arenaria serpens*, *Calandrinia acaulis* s.l., *Castilleja fissifolia* s.l., *Werneria pygmaea*, *Agrostis breviculmis*, *Nertera granadensis* *, *Hypsela reniformis*, *Juncus stipulatus*, *Lilaeopsis macloviana*, *Calamagrostis eminens* y *Oreobolus obtusangulus*.

Algunas especies de estos tres grupos tienen lagunas de distribución más o menos grandes en los altos Andes centrales (*), allí donde las heladas y la sequía se manifiestan con mayor intensidad.

Grupo 4: este grupo de especies probablemente no supera, hacia el norte de Chile, la cordillera norte del Perú y falta en Ecuador. Tampoco estas especies alcanzan los Andes patagónicos de

Chile y de Argentina (*): *Caltha sagittata*, *Calamagrostis rigescens**, *Oxychloe andina**, *Eleocharis albibracteata*, *Phylloscirpus acaulis*, *Ranunculus uniflorus*.

Los siguientes grupos de especies incluyen la mayoría de las aquellas que son las características de los bofedales de los Andes centrales. O bien alcanzan su límite meridional en Bolivia o bien, todavía pueden colonizar los lugares húmedos azonales de los humedales del norte de Chile y del norte de Argentina. También se han encontrado algunas de esas especies en el centro de Chile y en el centro de Argentina.

Grupo 5: este grupo de especies tiene un tipo de areal que en parte aún incluye a México. Se incluyen aquí, *Plantago tubulosa*, *Pernettya prostrata*, *Luzula vulcanica* y *Bromus lanatus*; pero la mayor parte de ellas alcanza solo a los Andes de Venezuela o Colombia, *Plantago rigida*, *Oritrophium limnophilum*, *Agrostis haenkiana*, *Hypochoeris sessiliflora*, *Aciachne pulvinata*, *Aa paludosa*, *Distichia muscoides*, *Eleocharis stenocarpa*, *Lysipomia sphagnophila*, *Lachemilla mandoniana*, *Ourisia muscosa*, *Festuca dolichophylla*, *Azorella diapensioides*, *Werneria apiculata*, *Lachemilla diplophylla*, *Lachemilla pinnata*.

Grupo 6: este pequeño grupo contiene especies cuya su distribución va desde el norte de Argentina o de Bolivia hasta Ecuador: *Calamagrostis jamesonii*, *Gentianella limoselloides*, *Scirpus rigidus*, *Calamagrostis heterophylla*, *Lysipomia pumila* (¿) y *Erigeron rosulatus*.

Grupo 7: el área de distribución de estas especies es aun más restringido ya que probablemente no cruzan desde Perú hacia el norte: *Bartsia difusa*, *Calamagrostis ovata*, *Calamagrostis spicigera*, *Cerastium behmianum*, *Poa aeguigluma*, *Pycnophyllum filiforme*, *Festuca rigescens*, *Calamagrostis (Deyeuxia) chrysantha*, *Hypochoeris taraxacoides*, *Luciliopsis argentina*, *Perezia pygmaea*, *Poa perligulata*, *Werneria heteroloba*, *Werneria spathulata* y *Werneria solivaefolia*.

Grupo 8: las especies de este grupo parece tener su principal distribución en los humedales de Bolivia, norte de Chile y norte de Argentina: *Scirpus deserticola* (*Phylloscirpus*), *Distichia filamentosa*, *Calamagrostis (Deyeuxia) velutina* (hasta Argentina central), *Festuca deserticola* (¿), *Scirpus* aff. *atacamensis* (hasta Chile central).

Aunque la flora de los bofedales altoandinos incluye un número de especies que se encuentran en otros humedales a lo largo de toda la cadena andina, las plantas en cojín que dominan estas formaciones tienen claramente una distribución tropical a subtropical. *Plantago rigida* y *Distichia muscoides* parecen estar ligadas a lugares permanentemente húmedos por filtración, sólo moderadamente susceptibles a las heladas y, sobre todo, saturados de agua pobre en minerales. Tienen una rica flora acompañante, que cambia gradualmente de norte a sur, con especies de distribución similar pertenecientes a los géneros *Werneria*, *Hypochoeris*, *Lysipomia*,

Aa/Altensteinia, *Oritrophium*, *Ourisia*, *Lachemilla*, varias gentiáceas, poáceas, etc. La mayoría de estas especies alcanzan su límite sur en el norte de Chile y en el norte de Argentina. Desde el punto de vista climático, coincide aproximadamente con el límite meridional de la zona tropical de lluvias de verano. Algo menos sensible a las heladas es probablemente la *Distichia filamentosa*, que se eleva a lo más alto en todas partes, pero se limita a las cordilleras que rodean la meseta central andina. Cruzando los Andes centrales hacia el sur se encuentran las juncáceas formadoras de cojines *Oxychlöe andina* y *Patosia clandestina* (Ruthsatz 1993) así como las ciperáceas del género *Scirpus* (ahora colocadas en *Trichophorum*). Su frontera meridional coincide aproximadamente con las zonas del centro de Chile y del centro de Argentina, donde se mantienen regularmente capas de nieve más gruesas durante períodos más largos en invierno. Sin embargo, a diferencia de los elementos tropicales húmedos, toleran mayores concentraciones de sal en el agua de infiltración o incluso dependen de un mejor suministro de minerales. Mientras que en el norte de su área de distribución todavía están acompañados por la flora tropical-andina, en el sur, elementos patagónicos ya pueden colonizar el mismo humedal junto a ellos. Así, aunque los humedales altoandinos de plantas pulvinadas tienen claramente un carácter azonal en cuanto a su ubicación y una parte de su flora, el resto de su flora acompañante muestra las características zonales de las condiciones climáticas imperantes en cada caso. En general, se tiene la impresión de que, a pesar de su aislamiento local, no existen actualmente barreras de distribución efectivas para las plantas de los humedales altoandinos. Su aparición parece estar determinada esencialmente por las condiciones ecológicas imperantes y sus correspondientes características.

AGRADECIMIENTOS:

Quiero agradecer especialmente a los dos incansables ayudantes durante el trabajo de campo, la Sra. G. Arancio de La Serena y el Dr. J. Zoldan de Trier, a la Sra. D. Krieger y al Sr. Backes, que realizaron los análisis de laboratorio, y a la Sra. D. Kalusche de la secretaría por su paciencia durante la preparación del manuscrito. El trabajo de campo fue financiado por la DFG y fue posible en el lugar gracias al permiso para trabajar en parques nacionales de Conaf/Chile. Me gustaría agradecer a ambas instituciones su apoyo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BALSLEV, H. (1979): 208. Juncaceae. Flora of Ecuador 11: 1-45; Kopenhagen.

BÓCHER, T.W., HJERTING, J.P. & RAHN, H. (1963, 1968, 1972): Botanical studies in the Atuel Valley Área, Mendoza Province, Argentina. Dansk Bot. Ark. 22 (1): 1-125, 22 (2): 121-185, 22 (3): 191-358; Kopenhagen.

- BOSMAN, A.F., VAN DER MOLEN, P.C., YOUNG, R. & CLEEF, A.M. (1993): Ecology of a paramo cushion mire. - *J. Veget. Sci.* 4: 633-640; Uppsala.
- BRAKO, L. & ZARUCCHI, J.L. (1993): Catalogue of the flowering plants and Gymnosperms of Perú. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, Vol. 45: 1286 S.; St. Louis, Missouri.
- CABRERA, A.L. (1957): La vegetación de la Puna Argentina. *Rev. Invest. Agríc.*, 11 (4): 317-412; Buenos Aires.
- (Ed.) (1978-1983): Flora de la provincia de Jujuy. *Colección Científica del I.N.T.A.*; Buenos Aires.
- CLEEF, A.M. (1978): Characteristics of neotropical paramo vegetation and its subantarctic relations. *Erdwiss. Forsch.* 11: 365-390; Wiesbaden.
- (1979): The phytogeographical position of the neotropical vascular páramo flora with special reference to the Colombian Cordillera Oriental. In: Larsen, K., Holm-Nielsen, L.B. (eds.): *Tropical Botany*, p. 175-184; London, New York, San Francisco.
- (1981): The vegetation of the paramos of the Columbian Cordillera Oriental. *Diss. Bot.* 61: 1-320; Vaduz.
- CLEEF, A.M. & CHAVERRI, A.P. (1992): Phytogeography of the paramo flora of cordillera de Talamanca, Costa Rica. In: Balslev, H. & Luteyn, J.W.: *Páramo. An Andean Ecosystem under Human Influence*, p. 45-60; Academic Press, London etc.
- CORREA, M.N. (Ed.) (1969-1988): Flora Patagónica (República Argentina). *Colección Científica del I.N.T.A.*; Buenos Aires.
- FIEBRIG, K. (1910): Ein Beitrag zur Pflanzengeographie Boliviens. *Pflanzengeographische Skizze aufgrund einer Forschungsreise im andinen Suden Boliviens.* *Bot. Jahrb.* 45: 1-68; Stuttgart.
- FLORES OCHOA, J. (Ed.) (1977): *Pastores de la puna.* Instituto de Estudios Peruanos Ediciones, Lima.
- FOSTER, R.C. (1958): A catalogue of the ferns and flowering plants of Bolivia. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, No. 184: 1-223; Cambridge, Mass.
- (1965): Studies in the flora of Boliva. III. Ciperaceae 1. *Rhodora* 67 (770): 97-138; Boston.
- GRAF, K. (1986): Klima und Vegetationsgeographie der Anden. *Physische Geographie* 19:147S. Zürich.
- GUTTE, P. (1980): Beitrag zur Kenntnis zentralperuanischer Pflanzengesellschaften II. Die hochandinen Moore und ihre Kontaktgesellschaften. *Feddes Repert.* 91: 327-336; Berlín.
- HAUMANN, L. (1918): La végétation des hautes cordillères de Mendoza. *Anal. Soc. Cient. Arg.* 86: 121-188, 225-348; Buenos Aires.

- HERZOG, T. (1923): Die Pflanzenwelt der bolivianischen Anden und ihres östlichen Vorlandes. Die Végétation der Erde **XV**: 257 S. Leipzig.
- KALIN-ARROYO, M.T., MARTICORENA, C. & VILLAGRÁN, C. (1984): La flora de la cordillera de los Andes en el área de Laguna Grande y Laguna Chica, III. Región, Chile. Gayana Bot. 41: 3-46; Concepción.
- KALIN-ARROYO, M.T., VILLAGRÁN, C., MARTICORENA, C. & ARMESTO, J. (1982): Flora y relaciones biogeográficas en los Andes del norte de Chile (18°-19° S.). En: Veloso, A. & Bustos, E. (Eds.): El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile (Arica, Lat. 18°28' S.) 1: 71-92; Montevideo.
- LAUER, W. (1982): Zur Óko-Klimatologie der Kallawaya Region (Bolivien). Erdkunde 36: 223-247; Bonn.
- LOZANO, G. & SCHNETTER, R. (1976): Estudios ecológicos en el páramo de Cruz Verde, Colombia II. Las comunidades vegetales. Caldasia 11 (54): 53-68; Bogotá.
- MARQUET, P.A., CONTRERAS, L.C., SILVA, S., TORRES-MURA, J.C. & BOZINOVIC, F. (1993): Natural history of *Microcavia niata* in the High Andean zone of northern Chile. - J. Mammal. 74: 136-140.
- MARTICORENA, C. & QUEZADA, M. (1985): Catálogo de la flora vascular de Chile. Gayana Bot. 42: 1-155; Concepción.
- MOORE, D.M. (1972): Connections between cool temperate floras, with particular reference to southern South America. In: Valentine, D.H. (Ed.): Taxonomy, Phytogeography and Evolution, p. 115-138; London, New York.
- MOORE, D.M. & CHATER, A.O. (1971): Studies of bipolar disjunct species I. *Carex*. Bot. Not. 124:317-334.
- MURRA, J.V. (1965): Herdsand herders in the Inca State. In: Leeds, A. & Vayda, A.P. (Eds.): Man, culture and animals, p. 185-215; A A AS, Washington D.C.
- OSTRIA, C. (1987a): La végétation d'une vallée alto-andine (Hichu Kkota), Cordillère Orientale (Bolivie). 180 S.; Dissertation, Paris.
- (1987b): La végétation d'une vallée alto-andine (Hichu Kkota, Cordillère Orientale, Bolivie), I. Données générales. Bull. Soc., Bot. France 134, Lettres Bot. (4/5): 385-397.
- RAHN, K. (1975): Plantaginaceae. - Flora of Ecuador 4: 25-38; Kopenhagen.
- (1985): *Plantago* sect. Carpophorae, a taxonomic study. - Nord. J. Bot. 5: 143-151; Kopenhagen.
- RAUH, W. (1988): Tropische Hochgebirgspflanzen. Wuchs und Lebensformen. 206 S. Berlin, New York.
- RAVEN, P.H. (1963): Amphitropical relationships in the floras of North and South America. Quart. Rev. Biol. 38: 151-177.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. & TOVAR, O. (1982): Vegetatio Andinae, I. Datos sobre las

comunidades vegetales altoandinas de los Andes Centrales del Perú. *Lazaroa* 4: 167-187; Madrid.

RUTHSATZ, B. (1977): Pflanzengesellschaften und ihre Lebensbedingungen in den andinen Halbwüsten Nordwest-Argentiniens. *Diss. Bot.* 39: 1-168; Vaduz.

-(1983): Der Einfluss des Menschen auf die Vegetation semiarider bis arider tropischer Hochgebirge am Beispiel der Hochanden. - *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 96: 535-576; Stuttgart.

-(1993): Flora und ökologische Bedingungen hochandiner Moore Chiles zwischen 18°00' (Arica) und 40°30' (Osorno) südl. Br. *Phytocoenologia* 23: 157-199; Berlín, Stuttgart.

RUTHSATZ, B. & VILLAGRÁN, C. (1991): Vegetation pattern and soil nutrients of a Magellanic moorland on the Cordillera de Piuchué Chiloé Island, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 64: 461-478; Santiago.

SÁNCHEZ, R. & RANGEL, J. (1990): Estudios ecológicos en la Cordillera Oriental colombiana V. Análisis fitosociológico de la vegetación de los depósitos turbosos paramunos de los alrededores de Bogotá. - *Caldasia* 16 (77): 155-192; Bogotá.

SEIBERT, P. (1993): Die Vegetation des Wohngebietes der Kallawaya und des Hochlandes von Ulla-Ulla in den bolivianischen Anden. Nachtrag zu Seibert, P. & Menhofer, X. (1992): *Phytocoenologia* 20: 145-276, 289-438. *Phytocoenologia* 22: 275-278; Berlín, Stuttgart.

SEIBERT, P. & MENHOFER, X. (1992): Die Vegetation des Wohngebietes der Kallawaya und des Hochlandes von Ulla Ulla in den bolivianischen Anden. Teil II. von Menhofer, X. *Phytocoenologia* 20: 289-438; Berlin, Stuttgart.

TOVAR, O. (1973): Comunidades vegetales de la reserva nacional de Vicuñas de Pampa Galeras, Ayacucho, Perú. *Publ. Mus. Hist. Nat. J. Prado, B. (Bot.)* 27: 1-93; Lima.

-(1993): Las Gramíneas (Poaceae) del Perú. - *Ruizia (Monografías del Real Jardín Botánico)* 13: 1-480; Madrid.

TRONCOSO-SAN MARTÍN, R. (1983): Caracterización ambiental del ecosistema bofedal de Parinacota y su relación con la vegetación. Tesis de licenciatura en Ciencias Agrícolas; Universidad de Chile, Santiago.

VARESCHI, V. (1979): Flora de los páramos de Venezuela. - 429 S.; Universidad Los Andes. Mérida.

VILLAGRÁN, C., ARMESTO, J.J. & KALIN ARROYO, M.T. (1981): Vegetation in a high Andean transect between Turi and Cerro León in Northern Chile. *Vegetatio* 48: 3-16. Den Haag.

WEBER, H. (1958): Die Páramos von Costa Rica und ihre pflanzengeographische Verkettung mit den Hochanden Südamerikas. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl.* 3:1-78; Mainz.

WEBERBAUER, A. (1945): El mundo vegetal de los Andes peruanos. - 775 S.; Ministerio de Agricultura, Lima.

WERNER, D.J. (1974): Landschaftsökologische Untersuchungen in der argentinischen Puna.

- Deutsch. Geographentag Kassel 1973, Tagungsber. u. wiss. Abh., S. 508-528.

YOUNG, K.R. (1993): National park protection in relation to the ecological zonation of a neighbouring human community: An example from northern Perú. Mountain Res. Dev. 13: 267-280; Berkeley.

Citar el artículo original como:

Ruthsatz, B. 1995. Vegetation und Ökologie tropischer Hochgebirgsmoore in den Anden Nord-Chiles. Phytocoenologia 25 (2): 185-234. Berlin-Stuttgart.

Citar esta traducción como:

Ruthsatz, B. 1995. Vegetación y ecología de los bofedales tropicales altoandinos del norte de Chile. Phytocoenologia 25 (2): 185-234. Traducción: G. Kottirsch & L. Cavieres. 2022.

En: Chloris Chilensis, Año 25 (1): 165-214.

URL: www.chlorischile.cl
