

GEOECOLOGIA DE LA ZONA MONTAÑOSA DEL SUR DEL PERÚ

Una Perspectiva de Adaptación Humana

Bruce P. Winterhalder • R. Brooke Thomas





GEOECOLOGIA DE LA REGION MONTAÑOSA DEL SUR DEL PERÚ

UNA PERSPECTIVA DE ADAPTACIÓN HUMANA

por

Bruce P. Winterhalder
Department of Anthropology
University of North Carolina
Chapel Hill, NC 27514
U.S.A.

y

R. Brooke Thomas
Department of Anthropology
University of Massachusetts
Amherst, MA 01003
U.S.A.

1982

Una contribución conjunta al Programa de Unesco
El Hombre y la Biosfera del Perú y de los
Estados Unidos, para su Proyecto 6:
Estudio del impacto de las actividades humanas
en ecosistemas de montaña y tundra

University of Colorado

Institute of Arctic and Alpine Research

Occasional Paper No. 38

ISSN 0069-6145

INSTAAR/OP-38

Tapa. A pesar de su ubicación como dominantes ecológicos, los grupos rurales se conciben a sí mismos como parte de un sistema integrado de elementos naturales y culturales. A muchas de las características y condiciones ambientales se les atribuye cualidades religiosas y humanas. En la portada, se está ofreciendo coca y alcohol a un espíritu de la montaña y se le solicita permiso para pasar por la cima.

Este trabajo fué publicado primero a nosotros "Geoecology of Southern Highland Peru: A Human Adaptation Perspective" by B.P. Winterhalder and R.B. Thomas. University of Colorado, Institute of Arctic and Alpine Research, Occasional Paper No. 27, 1978.

Permiso de publicación del University of Colorado, Institute of Arctic and Alpine Research, Occasional Paper No. 38, 1982.
Patente literaria, 1982, The Regents of the University of Colorado.
Todos los derechos reservados.

CONTENIDO

Relación de Ilustraciones	v
Relación de Tablas	vi
Prefacio	vii
Prólogo	xi
Reconocimientos	xiii
INTRODUCCION	1
GEOLOGIA	3
CLIMA	9
Precipitación	14
Temperatura	22
Otros Elementos Climáticos	27
SUELOS	32
ACCION Y ADAPTACION AMBIENTALES	36
FLORA	38
El Flanco Oriental	39
El Flanco Occidental	43
El Altiplano	44
FAUNA	53
INTERACCION DEL MEDIO AMBIENTE HUMANO	59
El Ecosistema de Nuñoa	60
Paisaje	62
Características Climáticas	62
Plantas Silvestres	64
Plantas Domésticas	71
Animales Domésticos	78
MODIFICACION HUMANA DEL MEDIO AMBIENTE	84
Degradación Ambiental	84
Adaptación Humana	87
Consecuencias del Cambio	89
REFERENCIAS	93

LISTA DE ILUSTRACIONES

Figura 1.	Mapa del <u>altiplano</u> y su ubicación dentro de América del Sur.	4
Figura 2.	Patrón generalizado del flujo de aire superficial y áreas de presión sobre América del Sur.	11
Figura 3.	Datos del clima para Chuquibambilla (Departamento de Puno, 70°43'W, 14°47'S, 3910 m).	15
Figura 4.	Datos del clima para el Distrito de Nuñoa (70°38'W, 14°28'S, 3974 m) para el período abril 1964 a junio 1966.	16
Figura 5.	Datos del clima para el población de Nuñoa en 1968 (3974 m).	17
Figura 6.	Inestabilidad de la precipitación y temperatura anuales.	19
Figura 7.	Zonificación vertical de los tipos de cultivos y de los climas helados en los Andes del Sur del Perú.	25
Figura 8.	Reducción de la presión barométrica (a), en presión parcial de oxígeno (b) y presión parcial de dióxido de carbono (c), con el aumento de altitud e incremento de la radiación cósmica ionizante con la altitud (d).	30
Figura 9.	Grandes grupos de suelos (sistema FAO) del área de Nuñoa.	34
Figura 10.	Geología del área de Nuñoa.	35
Figura 11.	Zonas de vegetación de los Andes Centrales.	40
Figura 12.	Sección transversal de los Andes centrales en el Ecuador, (arriba) y de los Andes tropicales en la latitud del Lago Titicaca.	41
Figura 13.	Plantas típicas del <u>altiplano</u> ilustrando las zonas de vida encontradas en la región montañosa del Sur del Perú.	48
Figura 14.	El Distrito de Nuñoa y sus alrededores.	61
Figura 15.	Tipos de subclimas del área de Nuñoa.	65
Figura 16.	Formaciones ecológicas del área de Nuñoa.	66
Figura 17.	Asociaciones vegetales del área de Nuñoa.	67
Figura 18.	Capacidad de uso de la tierra en el área de Nuñoa.	68

LISTA DE ILUSTRACIONES (cont.)

Figura 19.	Los manojos de pasto <u>ichu</u> (<u>Stipa</u> sp.) predominan en los pisos del valle (4000 m) del <u>altiplano</u> , mientras que pasturas más cortas abundan en elevaciones mayores, especialmente en los valles más pequeños. Encima yacen el desierto helado y los nevados.	70
Figura 20.	Límites de altitud de Cultivos, Vegetación Natural y Animales de Nuñoa.	70
Figura 21.	Muchas de las variedades de <u>quinua</u> (centro) y <u>cañihua</u> (derecha) no son afectadas por las nevadas intensas.	73
Figura 22.	La mayoría de los cultivos se hacen en la parte baja de las laderas de las montañas ya que están menos expuestas a las heladas.	75
Figura 23.	Para preparar campos de cultivo de papa, son necesarios grandes esfuerzos humanos.	75
Figura 24.	El estiércol animal se usa tanto para combustible como para fertilizante.	76
Figura 25.	La resistente papa amarga es sumergida en el río, entre cobertores de paja y rocas, para eliminar su sabor amargo.	76
Figura 26.	Durante la época de sequía, la baja humedad relativa y la alta insolación diurna, junto con las heladas temperaturas nocturnas, son las condiciones ideales para el deshidratado de la papa.	77
Figura 27.	Esta casa, con un corral adyacente, es típica de las familias rurales, quienes viven según un patrón de asentamiento disperso.	81
Figura 28.	La disponibilidad de pastura verde en la temporada de sequía, parece ser un factor importante que influye en el tamaño del rebaño.	81
Figura 29.	Diagrama simplificado del flujo de energía de la población rural de Nuñoa.	82

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Clasificación de las especies de pasturas de acuerdo a su calidad.	69
Tabla 2.	Fuentes de alimentación doméstica del Ecosistema de Nuñoa.	72

PREFACIO

Una versión abreviada de esta monografía fue preparada en primera instancia para una colección de apuntes sobre la adaptación humana en los Andes del Sur del Perú, titulado Man in the Andes: A Multidisciplinary Study of High-Altitude Quechua, editado por P.T. Baker y M.A. Little (1976). Para nuestra propia investigación y para un estudio general de los problemas teóricos y prácticos que rodean la ecología humana y su adaptación a los Andes, creímos que era necesario una discusión más extensa del medio ambiente físico y biótico. Los estudios antropológicos de estos temas son, a menudo, presentados con una imagen apenas bosquejada de su contexto ambiental. La información importante está contenida en una variedad de diferentes fuentes, que generalmente es inaccesible para el investigador no ambientalista y ciertamente inexistente en forma resumida. Por lo tanto, hemos tenido el cuidado de elaborar una introducción específica, dentro del marco general del medio ambiente de gran altitud de la zona Sur de los Andes Peruanos, desde una perspectiva ecológica y de adaptación humana.

Nuestro enfoque es ampliamente ecológico. Consideramos el medio ambiente de Gran Altura como un ecosistema en el cual la población humana es un componente dominante pero interactivo. Nuestro objetivo, como antropólogos, es comprender las respuestas de adaptación humana a este medio, pero creemos que es esencial un entendimiento más amplio de las características físicas de la zona, que afectan su flora y su fauna. El conocimiento a este nivel contribuye al entendimiento de la compenetración humana con el ecosistema local y de la forma en la cual la relación entre la población humana y dicho ecosistema ha co-evolucionado. Una caracterización más precisa de la adaptación humana debe tener en cuenta los detalles del medio ambiente existente y presentarlos en una terminología generalizable y debe también apreciar los aspectos históricos y dinámicos del medio que afectan a los humanos.

Conceptos teóricos en ecología y antropología han determinado grandemente la estructura de este informe. Sin embargo, en un sentido práctico e inmediato, su importancia radica en otro aspecto. Los ambientes de zonas montañosas son fácilmente degradados y debido a varias razones están sufriendo actualmente un rápido deterioro. Una discusión generalizada sobre las características de ecosistemas de altura y las adaptaciones humanas--tan ecológicamente comprensible como nos sea posible hacerla--es cada vez más necesaria. Parte de nuestro objetivo es enfatizar dónde, y hasta qué grado, nuestro conocimiento de hechos esenciales es rudimentario. Sin embargo, el objetivo radica también en el reconocimiento de que deberán adoptarse decisiones prácticas antes de que los datos básicos se conozcan suficientemente y, a este respecto, sería útil un resumen organizado, aún cuando sea incompleto. Los problemas del movimiento cuesta abajo de materiales y la lenta recuperación de la flora y fauna perturbada en ecosistemas de altitud, están siendo agravados por el uso cambiante del medio ambiente y el crecimiento de poblaciones humanas. Muchas de estas poblaciones están dependiendo de la integridad del medio ambiente local para su subsistencia. Una ausencia de alternativas claras para su sustento agudiza la situación.

Debemos dejar claramente establecido que la magnitud de los problemas teóricos y prácticos arriba señalados no es en ningún sentido proporcional a la cabalidad o generalidad con que nosotros podamos tratar el tema. Desafortunadamente, esta es una modesta contribución. Intenta proporcionar una orientación estructurada en lo que se conoce y, por implicancia, a lo que debe aprenderse, lo cual es el aspecto mucho más importante. Reconocemos lo incompleto de este trabajo, por lo menos en tres aspectos:

- (1). No tenemos acceso a la mayoría de la literatura publicada fuera de los Estados Unidos. Por ejemplo, sólo ocasionalmente hemos podido usar como fuente de información la creciente literatura producida por los científicos andinos. La publicación conjunta Perú/Estados Unidos El Hombre y la Biosfera (MAB) de esta monografía en

Inglés y Español, es parte de un esfuerzo para reducir las barreras lingüísticas, institucionales y geográficas en el intercambio de información, habilidad, ideas y prioridades.

(2). No hemos usado enteramente la literatura de etnobotánica o etnoecología que reconoce explícitamente el extenso conocimiento que de su propio medio tienen los nativos andinos. Esta es una fuente de conocimiento ecológico sofisticado y los antropólogos han comenzado a producir literatura en este campo.

(3). Finalmente, reconocemos que la investigación sobre temas ecológicos en las montañas tropicales recién está empezando. Los estudios de ecología humana son igualmente recientes, aunque por razones históricas y disciplinarias la literatura antropológica es comparativamente más amplia.

Esperamos que esta monografía sirva de base para el inicio de estudios más detallados. Ella resume la información ya existente y, al mismo tiempo, provee una estructura conceptual y terminológica como guía de trabajos futuros. Como antropólogos, nuestro enfoque se centra en las respuestas de adaptación, principalmente en el campo de la conducta, sociedad y cultura aprendidas. Hemos usado esta perspectiva para generalizar las respuestas de adaptación de numerosas especies al medio ambiente de alta montaña. Por ello, nuestra intención es complementar, más que excluir, al más tradicional enfoque genético o fisiológico de los biólogos. La estructura general de la adaptación del comportamiento aprendido es mucho menos comprendida que el genético o fisiológico, y es precisamente aquí donde un antropólogo biólogo puede contribuir a un entendimiento sintético de adaptación en una región.

A través de la monografía, hemos tenido un fuerte apoyo en la excelente información reunida por la Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales (ONERN). Numerosas personas y organizaciones nos han entusiasmado y ayudado en la publicación de este informe: Don José Lizarraga Reyes, Director de ONERN y Presidente del Comité Nacional El Hombre y la Biosfera (MAB-PERU); Gisbert Glaser del Programa

UNESCO-MAB en París, que respaldó la traducción de la edición en español, y Ann Stites del Instituto de Investigación Artica y Alpina (INSTAAR, Universidad de Colorado), que proporcionó ayuda editorial para la publicación de ambas ediciones. El Comité Nacional MAB de los Estados Unidos, a través del Departamento de Estado de los Estados Unidos, aportó fondos para la publicación bilingüe. Finalmente, estamos enormemente reconocidos a Jack Ives, Director del INSTAAR y Presidente del U.S. MAB 6A, (Impacto de actividades humanas en ecosistemas de montaña y tundra) quien, en gran parte, hizo posible esta publicación.

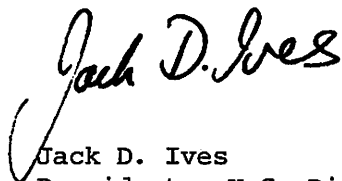
B.P.W. y R.B.T.

PROLOGO

La publicación de esta monografía como Ponencia Ocasional del Instituto de Investigación Artica y Alpina es el producto de una serie de felices circunstancias y coincidencias surgidas principalmente de la participación del Profesor Paul Baker, de la Pennsylvania State University, y de mí, en el desarrollo del Programa El Hombre y la Biosfera (MAB) de Unesco, en su Proyecto 6: Estudio del impacto de las actividades humanas en ecosistemas de tundra y montaña. Ambos asistimos a los encuentros primarios celebrados en Salzburgo (1973), Lillehammer (1973), La Paz (1974) y Kathmandu (1975) y esta experiencia acrecentó nuestro conocimiento de las dificultades para salvar la brecha en la investigación de las ciencias naturales y humanas. Esta cuestión condujo a un taller de trabajo especial celebrado en Boulder, Colorado (1974), del cual surgió la formación de la Junta Directiva del MAB 6 de los Estados Unidos y la aceptación de una recomendación al Comité Nacional del MAB, de los Estados Unidos, de que cualquier desarrollo de un programa activo de investigación estadounidense en esta área reconocería una especial responsabilidad para fomentar estudios interdisciplinarios de las montañas tropicales de Sud América. Claramente entendimos que esto no era suficiente. El desafío de sintetizar y publicar la enorme cantidad de trabajos ya existentes y de asegurar el acceso a éstos a los más importantes tomadores de decisiones, siempre será nuestro. El patrocinio de la presente monografía de Bruce P. Winterhalder y R. Brooke Thomas fue, por lo tanto, un esfuerzo multi-facético y es muy apropiado que sea también publicada en español, como resultado de una acción conjunta del MAB 6 del Perú y de los Estados Unidos.

Finalmente, la identificación de temas y objetivos comunes entre el Proyecto Unesco MAB 6 y la Comisión de la Unión Internacional Geográfica de Geoecología de Montaña convierte esta monografía en una contribución altamente apropiada al trabajo de esta última. Espero que esta publicación inspire a otros en el sentido de que futuros intentos lleven a una visión integral de los más importantes problemas del medio ambiente de montaña. Esto debería promover la formulación de un programa más efectivo que asegure la protección y la utilización de tierras montañosas, no sólo como

perspectivas magníficas en sí, sino como habitats esenciales para algunos de los más dignos y vitales miembros de la raza humana.

A handwritten signature in cursive script that reads "Jack D. Ives". The signature is written in black ink and is positioned above the printed name and title.

Jack D. Ives
Presidente, U.S. Directorio MAB 6A
Presidente, Comision IGU Geoecologie
de Montana
Agosto, 1978

RECONOCIMIENTOS

Deseamos expresar nuestra gratitud a las numerosas personas que nos ayudaron en la recopilación de información en Nuñoa y zonas adyacentes. Entre éstas, especialmente deseamos agradecer a Antonio Santos Aragón, Víctor Barreda M., Charles Hoff y Michael Little. Carlos Zamora J. nos mencionó y consiguió los informes de ONERN/CORPUNO del Departamento de Puno; del mismo modo, Oliver Pearson y Carol Pearson Ralph nos suministraron un manuscrito inédito sobre ecología de vertebrados de esta zona: hemos utilizado ambos estudios como un sólido punto de apoyo para nuestra obra.

Margaret Boothroyd y Bernd Lambert, cuya ayuda fue invalorable para la preparación del manuscrito; Erica Melack hizo la mayoría de los mapas e ilustraciones. También estamos reconocidos a las siguientes instituciones que nos ayudaron en diversas etapas de la investigación: el Programa de Estudios Latinoamericanos de la Cornell University, la Pennsylvania State University, la State University of New York at Binghamton, la Wenner-Gren Foundation y el National Institute of Mental Health. El señor Winterhalder recibió ayuda en la forma de Beca para Graduados de la National Science Foundation. Finalmente, quedamos permanentemente agradecidos a Paul Baker y a John Murra, ya que su obra sobre adaptación humana y vida andina nos inspiró muchas de las ideas presentadas aquí.

INTRODUCCION

La Cordillera de los Andes se eleva abruptamente desde el Océano Pacífico por un lado y de la Cuenca del Amazonas por el otro. La costa occidental de las montañas, enfriada por la Corriente Peruana o de Humboldt, que fluye hacia el Norte, es un desierto con vegetación rala de loma. En contraste, el flanco oriental, con su calor y lluvias ecuatoriales, es una selva tropical. Entre las montañas y los valles intermontañosos, se encuentra un conglomerado de habitats que varía desde el desierto hasta la selva húmeda o lluviosa y desde el costero hasta el alpino. Dos aspectos son esenciales en cuanto a los Andes: la juventud de estas montañas y su solidez, tanto vertical como geográficamente. La complejidad de suelos inmaduros y con reciente desarrollo biogeográfico es el resultado de una topografía accidentada y de la proximidad de diversas zonas ecológicas. Estas condiciones están enfatizadas por el contraste con la ampliamente estable Cuenca del Amazonas.

Esta monografía es una descripción del medio ambiente montañoso del Sur del Perú. Se tomarán en consideración la Geología, el Clima, los Suelos y la Flora y Fauna Natural y Domesticada. Inicialmente, nuestra descripción incidirá en los Andes Centrales como región y en los complejos gradientes de clima y vegetación que atraviesan esta área del noroeste al sudeste y del nordeste al sudoeste. Estos gradientes conforman el contexto ambiental para el estudio más detallado de la limitada área geográfica que rodea la población de Nuñoa (Provincia de Melgar, Departamento de Puno), claro ejemplo de una región montañosa o del altiplano.

Desde que una discusión completa de nuestro tema es prácticamente imposible, hemos intentado seccionar la información que podemos presentar. Se enfatizará en el texto la compleja serie de factores interactuantes que se combinan para formar un medio ambiente múltiple y heterogéneo en tiempo, espacio y forma. Abundancia de datos descriptivos se encontrará

en números y gráficos. Hemos intentado también balancear la presentación de datos promedio, que dan una idea general de un medio ambiente, con información sobre la variabilidad de ese medio. Los extremos relativos de las variables ambientales son frecuentemente críticos en los estudios de adaptación. Donde los factores ambientales sean considerados como decisivos, nos interesaremos en su frecuencia, intensidad, duración y regularidad, así como en el efecto de estos parámetros sobre la variedad de respuestas de adaptación conocidas para plantas y animales. Esta reseña del medio ambiente de altura y de la adaptación biótica general a la zona alta montañosa establece el contexto para el tratamiento detallado de la adaptación humana.

GEOLOGIA

Los Andes son parte de un gran sistema montañoso, las Cordilleras del Nuevo Mundo, que se extiende a lo largo del borde occidental de los dos continentes americanos, desde Alaska a la Antártida. Los Andes, en sí, tienen 7250 km de largo; el sistema de Cordilleras más largo mide más de 15,000 km. Dentro de Sud América, los Andes forman un enorme signo de interrogación invertido, curvándose desde la costa norte de Venezuela alrededor de la margen occidental del Continente, sigue hacia el Sudoeste a través de Colombia y Ecuador, luego al Sudeste a través del Perú y continua recto al Sur todo a lo largo de Chile. La extensión de los Andes en la Antártida se conoce como la Península Palmer (Darlington, 1965). Angostas en el Norte y Sur del Continente, las diversas cadenas de los Andes se separan en el Perú Central y Meridional, Bolivia Oriental y Chile Septentrional, para configurar amplios valles y planicies a gran altitud, comúnmente conocidos como altiplano (Figura 1). En este trabajo, seguiremos la definición de Pearson (1951) y consideraremos al altiplano como las porciones sin árboles de los Andes Centrales que rodean el Lago Titicaca y el Lago Poopo, a más de 3660 m de altitud. El término Quechua "puna," que significa tierra elevada, también se usa para el área definida como altiplano, aunque algunos autores usan este término para cubrir áreas más amplias o zonas de vida (ver Pearson, 1951).

Jenks (1956) y ONERN/CORPUNO Vol. II (1965) han publicado un informe general de la Geología Andina y nuestra descripción se basa en estos autores. La historia geológica de los Andes Centrales empieza en la Era Paleozoica con un hundimiento bajo el agua (el geosinclinal pre-Andino) de la cuenca ubicada a lo largo del Oeste de Sud América, donde están hoy los Andes. Durante la Era Mesozoica, este geosinclinal acumuló depósitos marinos y continentales y sufrió varios períodos menores de actividad tectónica y formación de montañas conocida como orogenia. El período Cretáceo medio fue una época de formación montañosa en todo el

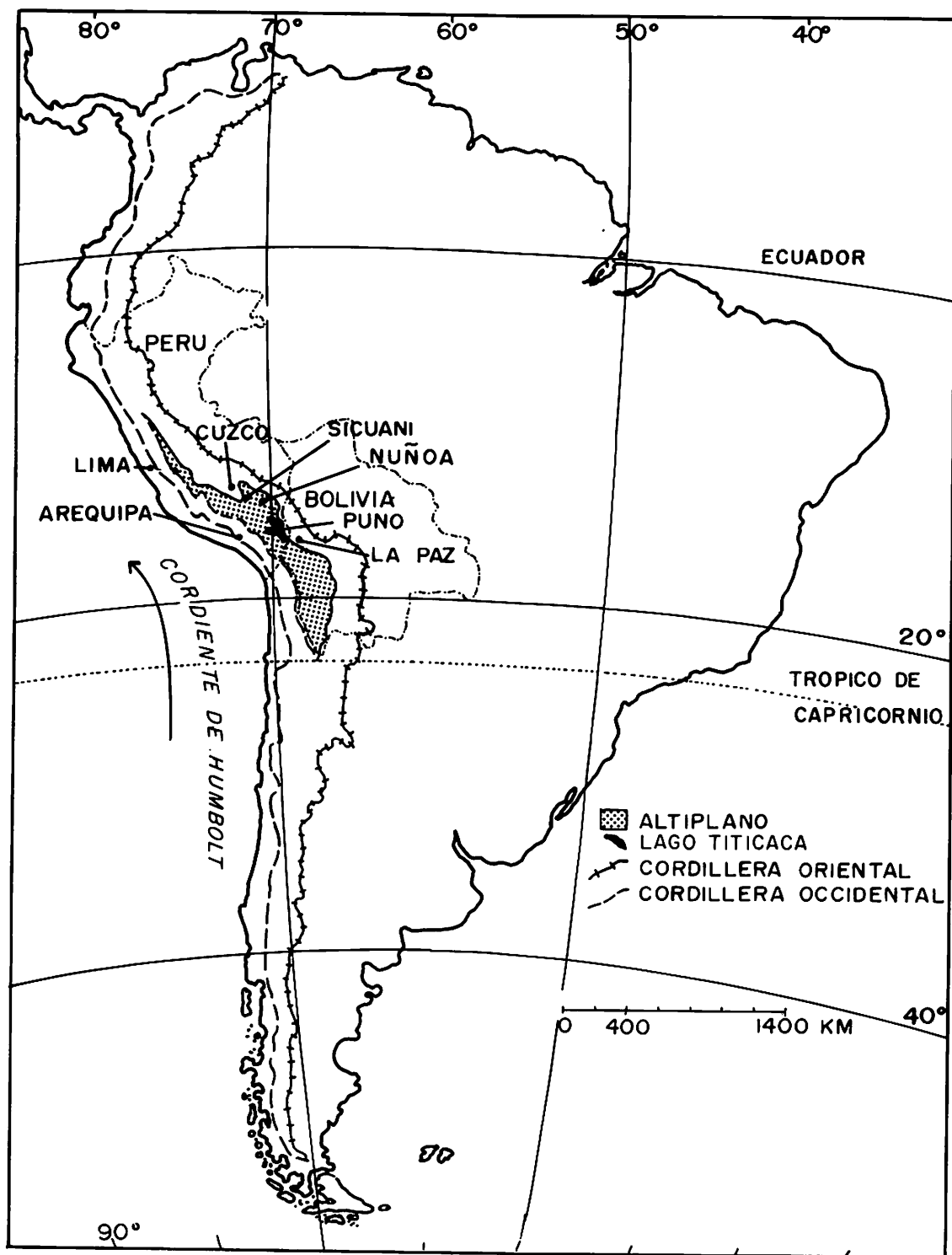


Figura 1. Mapa del altiplano y su ubicación dentro de Sud América. (Reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976).

mundo (la Orogenia de Laramine) y el geosinclinal andino sufrió elevación, deformación (Pliegue Incaico) y la intrusión de materiales volcánicos en sus porciones occidentales. El gran batolito Andino, una intrusión masiva de rocas ígneas que hoy sostiene la cadena occidental (Cordillera Occidental), se formó durante esta orogenia. Hacia el Este, rocas geosinclinales se comprimieron lateralmente, formando la plegada estratigrafía que eventualmente emergería como la cadena oriental (Cordillera Oriental). En la cuenca del Lago Titicaca, situada entre el batolito y los plegamientos orientales, se siguieron acumulando sedimentos hasta el Mioceno o Plioceno. El volcanismo (Grupo Puno No. 2) a lo largo de la margen oriental del geosinclinal y una orogenia en el Terciario reciente fueron seguidos por un período de quietud durante el cual la erosión redujo a la región Andina a una superficie madura cercana al nivel del mar (Superficie Puna). Debajo de este paisaje, yace el complejo de formaciones sedimentarias, metamórficas y volcánicas que constituyen hoy la estructura de los Andes.

La formación de las montañas actuales comenzó con el levantamiento de la Superficie de la Puna durante el Plioceno y el Pleistoceno. El levantamiento se desarrolló en tres etapas (Junín, Chacra y Canon) separadas por períodos de calma. En el Perú Central, la Superficie de Puna se elevó a una altura general de 4880 m con "monadnocks," formaciones de aspecto montañoso de material resistente a la erosión, que alcanzan alturas de 6550 m. En el Perú meridional, picos de altitud similar son generalmente volcanes formados sobre lavas planas en la elevada y menos sólida superficie de la Puna. El proceso normal de fallas bruscas y extensos plegamientos, ocurrido durante la elevación de los Andes, dió origen a la cuenca del Titicaca y de otras cuencas interiores. Durante el Pleistoceno Inferior, el altiplano fue cubierto por un vasto lago (Lago Boliviano) que drenó con la elevación final de los Andes para formar el Lago Titicaca. La ubicación exacta en el tiempo de este evento no está clara. Simpson (1968) ubica la última elevación de los Andes en el final del Pleistoceno. Jenks (1956),

citando evidencia de que solamente las fases glaciales más recientes del Pleistoceno afectaron los Andes, sostiene también que la elevación fue posterior. Vuilleumier (1971), no obstante, menciona evidencias de por lo menos tres glaciaciones importantes en el Perú y ubica la elevación final de los Andes Centrales al comienzo del Plio-Pleistoceno. De todos modos, del Pleistoceno Antiguo al Reciente fue un período volcánico activo (el Sillapaca).

James (1973) ubicó la evolución del sistema montañoso andino dentro del marco de la tectónica de placas. Resumiendo, los Andes Centrales resultaron de la destrucción de la Placa oceánica de Nazca, que se extiende hacia el Este desde la Cordillera del Pacífico Este, bajo la margen continental de la Placa Sudamericana, proceso que empezó en el Jurásico. La penetración de la placa oceánica debajo de Sud America creó la Trinchera Perú-Chile e inició el volcanismo que formó la mayoría de la estructura de la Cordillera Occidental. Además, las presiones laterales resultantes de la interacción de las placas de Nazca y Sud América, así como la generada por la intrusión masiva de materiales volcánicos en la Cordillera Occidental, generaron las fuerzas que arrugaron y elevaron las rocas geosinclinales Mesozoicas que forman gran parte de la Cordillera Oriental. Estos dos procesos, desarrollados por el volcanismo y las presiones laterales, se intensificaron hace cerca de 15 millones de años atrás cuando grandes intrusiones de magma engrosaron la corteza inferior de los Andes, promovieron los grandes volcanes del sistema montañoso del Oeste y, mediante el crecimiento progresivo de cadenas volcánicas hacia el Este, trituraron y elevaron los materiales geosinclinales del sistema montañoso oriental. Durante este período de formación, se acumularon materiales sedimentarios entre las cadenas en el área hoy conocida como el altiplano.

Congruente con esta reciente interpretación, Jenks (1956) reconoce tres "provincias estructural-morfológicas" en los Andes Centrales: la Cordillera Occidental (el sistema montañoso Oeste), el altiplano, y la Cordillera Oriental (sistema montañoso Este). La Cordillera

Occidental está compuesta de sedimentos Mesozoicos plegados y suavemente metamorfoseados del geosinclinal Andino, reposando sobre el batolito Andino. Las partes más altas de este sistema montañoso son volcanes de fines de la época Terciaria a la época Reciente. Aquí se incluyen los "grandes volcanes del Cuaternario" tales como el Coropuna y El Misti. El altiplano, una planicie ondulada con "monadnocks" de la Era Devónica, Cretácea o Terciaria, está formado por vastas acumulaciones de depósitos Cretáceos y material volcánico Terciario que llenan la cuenca del Titicaca. La Cordillera Oriental, al Este de la cuenca del Titicaca, está formada principalmente por rocas Paleozoicas plegadas, falladas y metamorfoseadas con intrusiones Cretáceas y Terciarias de material volcánico. En general, el geosinclinal Andino es ahora asiento de una gran cadena montañosa fuertemente comprimida y con unidades rocosas ígneas y estratigráficas subdivididas y perfectamente diferenciadas (Putzer, 1968).

La topografía superficial de estas provincias estructurales es el resultado de procesos geológicos más recientes. La erosión y la deposición, la actividad glacial y tectónica, el fallamiento y el volcanismo están todos en actividad. Las Cordilleras se caracterizan por sus valles profundos en forma de V y U, que indican una fuerte erosión fluvial y glacial intensificada por el rápido levantamiento y el fallamiento de las montañas. Las grandes deslizamientos de barro y rocas son una constante y a veces trágica advertencia de la inestabilidad tectónica de estas montañas. Al Noreste del Lago Titicaca, se observa valles glaciales que bajan hasta 4,000 m y los autores han visto valles en forma de U y estriaciones glaciales casi a la misma altitud cerca de Nuñoa. Los drenajes de las montañas erosionadas hacia las cuencas intermontañas y el Lago Boliviano han nivelado el altiplano con depósitos aluviales y lacustres. El material lavado de las glaciaciones del Pleistoceno y de las terrazas lacustres y fluviales del primitivo Lago Boliviano han contribuido a esta nivelación. Los ríos continúan llenando el Lago Titicaca con sedimentos, aunque muchos de sus valles no han sido erosionados tan profundamente como para

llegar a los niveles que tenían antes de llenarse con sedimentos glaciales. Todos estos procesos se han combinado para producir un paisaje rugoso y joven, exponiendo una variedad de tipos de rocas estratigráficas y de material ígneo que están sufriendo fuerte erosión en las montañas y depositción en las zonas más bajas.

CLIMA

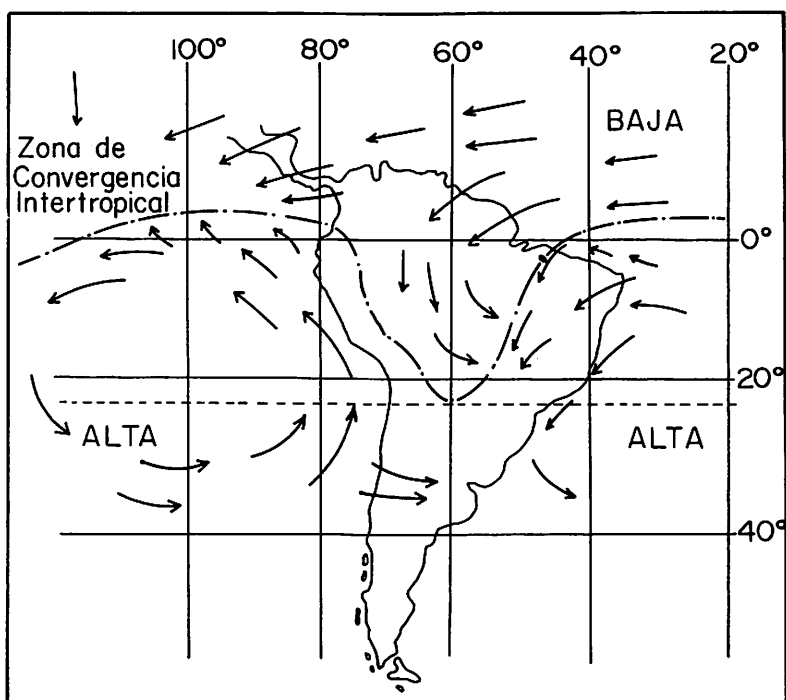
Los patrones de circulación, la posición astronómica sobre la tierra y las características de la superficie, tales como altitud y exposición, constituyen las más importantes variables que afectan el clima (Eidt, 1968). En relación con estos factores externos están los elementos climáticos tales como temperatura, precipitación, presión atmosférica y cobertura de nubes. Los Andes Centrales, ubicados en la división de las dos principales masas de aire de las latitudes tropicales y poseedores de una topografía rugosa y de gran altitud, crean una situación única para la combinación de las variables mencionadas por Eidt. Estas serán tratadas con algún detalle antes de pasar a los elementos climáticos. Nuestra descripción en esta sección se basa en información suministrada por Garbell (1974), ONERN/CORPUNO Vol. I (1965) y Eidt (1968).

Los Andes penetran profundamente en la capa atmosférica en que ocurre la mayoría de los fenómenos atmosféricos (la tropósfera) y se extienden desde el norte del Ecuador hasta 50°S. Por esta razón las montañas cortan las grandes masas de aire del hemisferio suroccidental (Schwabe, 1968). Al Oeste de los Andes, está el anticiclón del Pacífico Sur (una masa de aire de alta presión con circulación de vientos contraria a las agujas de reloj) centrada sobre el Trópico de Capricornio durante la estación del solsticio Norte.* Un desplazamiento correspondiente del anticiclón del Atlántico Sur desde el Trópico de Capri-

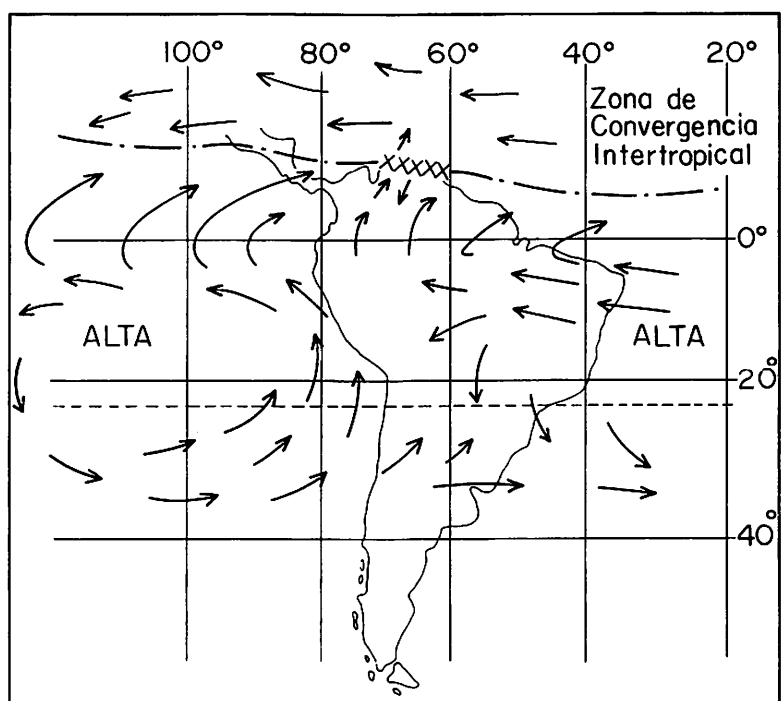
*Para evitar la confusión al usar terminología de estaciones que es diferente en los hemisferios Norte y Sur, hablaremos generalmente de estaciones solsticias. La estación solsticio Norte (marzo 21 a setiembre 20) es el período cuando el sol está al Norte del plano del ecuador terrestre, y el solsticio Sur (setiembre 21 a marzo 20) es el período cuando el sol está al Sur del plano ecuatorial. Como referencia, las estaciones climáticas del Sur son: Primavera, setiembre 21 a diciembre 20; Verano, diciembre 21 a marzo 20; Otoño, marzo 21 a junio 20; Invierno, junio 21 a setiembre 20.

cornio hasta 28°S ocurre lejos de la costa de Brasil durante la estación del solsticio Sur (Figura 2). Como estos dos anticiclones se mueven hacia el Sur, una masa de aire de baja presión tibia y húmeda (ciclón) se forma sobre la Cuenca del Amazonas y la zona de convergencia intertropical (ITCZ) migra hacia el Sur sobre el continente hasta que queda a lo largo del flanco oriental de los Andes (acapite). La distribución asimétrica de la precipitación sobre los flancos oriental y occidental de los Andes Centrales y la estacionalidad de la precipitación sobre el altiplano peruano encuentra su explicación en la posición de estas masas de aire con relación a las montañas. En la costa, el aire calmo del borde oriental del anticiclón del Pacífico Sur y la Corriente de Humboldt, que contiene humedad en una inversión fría a nivel del mar, actúan juntas para evitar la generación de tormentas. Estos dos factores son responsables de la condición desértica de esta región (Sick, 1968). Más energía y dinámica en el clima regional puede ser también la causa del peculiar clima seco costero, posición defendida por Lettau (1976), quien descarta la influencia local de vientos planetarios a lo largo de la costa peruana. En contraste, el flanco oriental de los Andes es un área de precipitaciones orográficas de ciclo anual. El aire húmedo del anticiclón del Atlántico Sur es impulsado sobre el continente y se enfría y expande a medida que asciende las laderas inferiores de las montañas. Esto reduce su capacidad para retener humedad, por lo que se produce la lluvia (Johnson, 1976). Este mismo aire, si atraviesa el altiplano y desciende las laderas occidentales de los Andes, tiene efectos opuestos. Mientras el aire desciende por las laderas, su presión barométrica y su temperatura se acrecientan, por lo que ambos factores aumentan su capacidad para retener agua. La precipitación es rara y estos vientos cálidos y secos pueden realmente aumentar la desecación por la evaporación de la humedad de las plantas y del suelo. El desierto costero es entonces un área de "sombras de lluvia" en relación al anticiclón Atlántico.

De Abril a Setiembre, los vientos húmedos del anticiclón del Atlántico Sur son desviados tierra adentro por un área pequeña de baja



a.



b.

Figura 2. Patrón generalizado del flujo de aire superficial y áreas de presión sobre América del Sur. (a) Estación de solsticio Sur (febrero). (b) Estación de solsticio Norte (julio). ITCZ - Zona de Convergencia Intertropical (Intertropical Convergence Zone) - Trópico de Capricornio. (Reproducción de ONERN/CORPUNO Vol. I, 1965 y Garbell, 1974.)

presión sobre el Gran Chaco, pero no penetran a la altitud de las cuencas intermontañas andinas. Durante este período (que corresponde a la estación seca de montaña), el altiplano está dominado por un flujo de aire borrascoso y turbulento que luego tiende a calmarse, proveniente de la atmósfera superior que cubre al Brasil. Consecuentemente, recibe poca o ninguna precipitación. Esta situación cambia con el desplazamiento hacia el Sur del frente intertropical (ITF, conocido también como la zona de convergencia intertropical, ITCZ) durante la época del solsticio Sur. El movimiento del ITF y la actividad del frente climática intensifican la dispersión de masas de nubes y de la precipitación en los desfiladeros y quebradas de la Cordillera Oriental y sobre el altiplano (Garbell, 1947; Troll, 1968). La precipitación en las tierras altas alcanza un pico en Enero y Febrero, cuando el frente está en su posición más meridional y las áreas térmicas de baja presión de la Cuenca del Amazonas están en su mayor desarrollo (Johnson, 1976).

La posición del ITF también ayuda a explicar la reducción de la precipitación anual a medida que uno se desplaza hacia el Sur desde Colombia y Ecuador hacia el Perú y Bolivia. Debido a la fuerte insolación en los Andes, son frecuentes las corrientes térmicas ascendentes. Si hay suficiente humedad en la columna ascendente de aire, se producirá la precipitación. En Colombia y Ecuador, países próximos al ITF durante todo el año, estas tormentas convectivas producen precipitaciones de ciclo anual. La lluvia es más intensa durante dos épocas, Marzo a Mayo y Octubre a Diciembre, que coinciden con dos pasajes del ITF y del sol sobre la región. Desplazándose hacia el Sur a lo largo de los Andes, lejos de la continua influencia del ITF, hay menos humedad para la formación de tormentas convectivas. La precipitación anual decrece y se concentra en una sola estación húmeda, como sucede en el altiplano meridional peruano. El comienzo de esta estación húmeda avanza desde el Ecuador rápidamente hacia el Sur y gradualmente al Oeste, en una serie de pulsaciones durante los meses de Setiembre y Octubre, con variaciones considerables de año a año (Johnson, 1976). El retroceso de la estación húmeda hacia el Norte es generalmente más abrupto. Las porciones boliviana y chilena del alti-

plano, que están distantes de la prolongación más meridional del ITF, casi no reciben lluvias. Esta área es un desierto conocido como la Puna de Atacama.

Además de disminuir la precipitación total y aumentar la estacionalidad de su distribución, Johnson (1976) ha notado un tercer factor que varía a lo largo del eje de los Andes Centrales: la variabilidad de los totales de la precipitación anual aumenta hacia el Sudeste. Johnson resalta que el coeficiente de dispersión, una medida de la variación a cada lado del promedio que abarca el 67% de las observaciones de la precipitación anual, es de 14% en Oroya, 11% en Cerro de Pasco y 10% en Yauricocha, todas ellas ciudades centrales peruanas. Alejándose hacia el Sur la variación aumenta, como se evidencia en los coeficientes de dispersión del Cuzco (27%), La Paz (19%) y Oruro (28%). Generalmente, es cierto que las variaciones del clima son mayores en las áreas climáticas limítrofes, dentro de las cuales puede ser considerado el altiplano en relación a la actividad del ITF.

Queda por discutir una importante masa de aire: la polar, fuera del extremo de Sud América. Aunque distante de los Andes Centrales, esta región es importante en la formación de los fenómenos climáticos que afectan el continente hasta bien adentrado al Norte. Uno de estos fenómenos importantes de la zona montañosa es el friaje (Garbell, 1947). El friaje es una rafaga de aire frío polar marítimo que se origina en las inmediaciones de la Península Antártica hacia el Este de la región polar inferior. Esta masa de aire de alta presión se mueve hacia el Norte a través de Sud América causando intensas heladas. Una descripción más completa del friaje se hará en la sección sobre temperatura.

La latitud tropical y la gran altitud son otros dos importantes factores que afectan el clima en los Andes Centrales. Su influencia ha sido discutida por Troll (1968), quien hace una distinción entre "climas de temperatura estacional" y "climas de temperatura diurna." El altiplano está dentro de la segunda categoría. La variación estacional de la temperatura es leve, como lo es en otras regiones tropicales. En mayores altitudes, sin embargo, la variación de la temperatura

diurna es significativa. La intensa radiación solar a través de una atmósfera tenue produce temperaturas cálidas en la tarde. La pérdida de calor en la noche, favorecida por una baja densidad atmosférica, baja presión de vapor y una ausencia general de nubes, reduce la temperatura nocturna hasta el punto de congelación o por debajo. El rango de variación de la temperatura se reduce algo durante la estación húmeda nubosa, pero más importante aún para la vida de animales y plantas en grandes altitudes es el hecho de que las heladas pueden ocurrir en cualquier época del año y generalmente es así cuanto mayor es la altitud.

Las variables más importantes que afectan el clima en los Andes Centrales son, entonces, la posición geográfica y la gran elevación de las montañas interactuando con grandes masas de aire y, en segunda instancia, la latitud interactuando con la altitud. Los gradientes decrecientes de la precipitación van desde el Noroeste al Sudeste, a lo largo, y del Noreste al Sudoeste, a través de las montañas. Los cambios estacionales de la temperatura son moderados, pero la variación diurna de la temperatura y la frecuencia de las heladas son importantes; ambas aumentan con la altitud. El altiplano del Sur del Perú, que podría simplemente ser calificado como frío y seco, yace en la intersección de estos gradientes, cerca de los extremos. Está ligeramente por debajo de los desiertos helados y nieves perennes de las montañas más altas y algo al Norte de los desiertos de las altas montañas de Bolivia.

Con estos antecedentes, volvemos ahora a la discusión sobre los elementos climáticos mencionados por Eidt (1968): precipitación, temperatura, viento y cobertura de nubes. También nos referiremos a la humedad relativa, presión de vapor y radiación solar. La topografía, exposición, distancia a los lagos y otras características físicas cobran importancia cuando examinamos el área geográficamente pequeña del altiplano.

Precipitación

La distribución estacional de la precipitación pluvial en el altiplano se evidencia en las Figuras 3a, 4a y 5a. Las lluvias empiezan en Setiembre u Octubre, alcanzan su pico de intensidad en Enero o Febrero

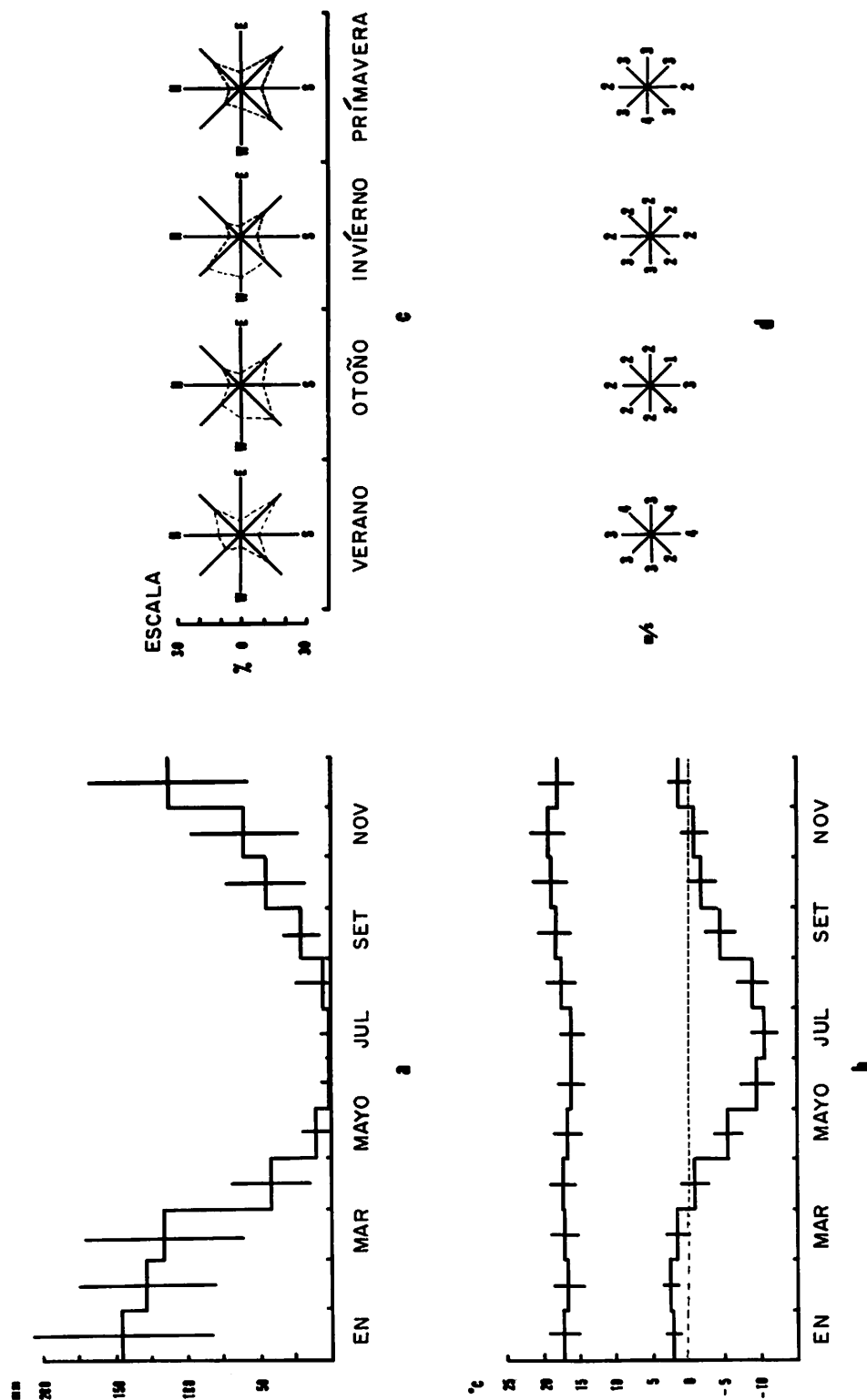


Figura 3. Datos climáticos para Chuquibambilla (Departamento de Puno, $70^{\circ}43'W$, $14^{\circ}47'S$, 3910 m), una estación del altiplano ubicada a 100 km al noroeste del Lago Titicaca y cerca de 35 km al Sudoeste de Nuñoa. (a) Precipitación media por mes para el período de 1931 a 1972. Las líneas verticales representan la desviación estándar por encima y por debajo de los valores medios. La precipitación media anual es de 830.4 mm. (b) Temperaturas medias mensuales mínimas y máximas ($^{\circ}C$) para el período de 1931 a 1972. Las líneas verticales representan la desviación estándar por encima y por debajo de los valores medios. La temperatura media máxima anual es de $17.3^{\circ}C$; la media mínima anual de $-3.0^{\circ}C$; la variación es de $20.7^{\circ}C$. (c) Frecuencia de viento desde una dirección dada en cada una de las cuatro estaciones. (d) La velocidad promedio ($m\ s^{-1}$) de los vientos representados en (c). Tanto (c) como (d) son los promedios de 7 años de observaciones. (a y b son cortesía del Dr. Antonio Santos Aragón, Servicio Meteorológico de la Granja Modelo de Puno, Chuquibambilla; c y d de ONERN/CORPUNO, Vol. 1, 1965; reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976).

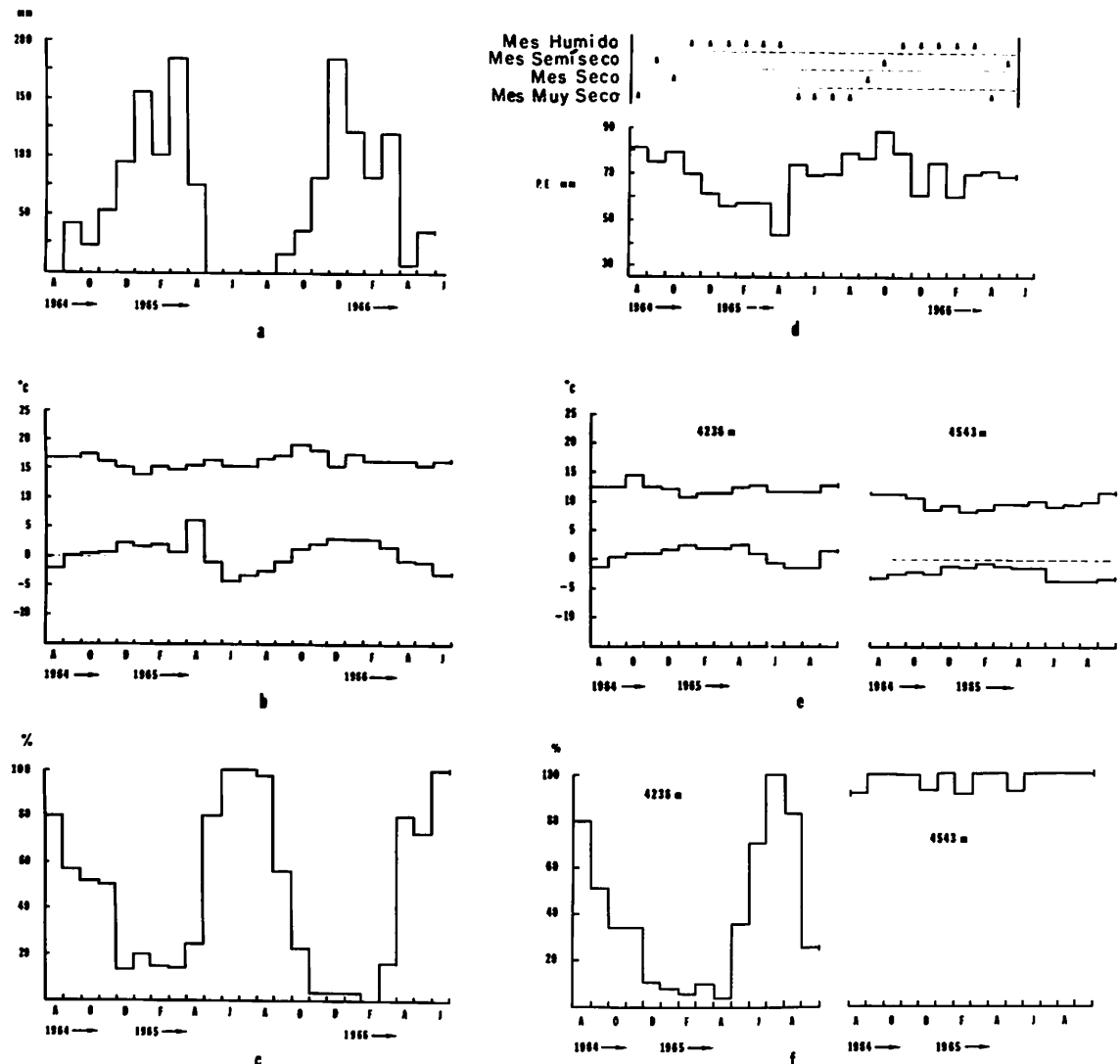


Figura 4. Datos del clima para el Distrito de Nuñoa ($70^{\circ}38'W$, $14^{\circ}28'S$, 3974 m) para el período de Abril 1964 a Junio 1966. (a) Precipitación mensual. El promedio anual de precipitación es de 710.3 mm. (b) Temperaturas mensuales medias máxima y mínima. La máxima del período de 2 años es de $16.4^{\circ}C$ y la media mínima es de $4.0^{\circ}C$. (c) La frecuencia de las temperaturas diarias bajo $0^{\circ}C$ en un mes dado. (d) Evaporación potencial (P.E.) para la estación de Nuñoa, calculada por el método de Crowe (1971). Esta medida toma en cuenta la precipitación mensual, la temperatura y los cambios de insolación por estación y con la latitud. La relación entre P.E. y la lluvia real (P) determina la caracterización climática dada en la parte superior del gráfico (mes húmedo $P.E. < P$; mes casi seco $P.E. > P$ pero $< 3P$; mes seco $P.E. \geq 3P$ pero $< 6P$; mes realmente árido $P.E. \geq 6P$). (e) La temperatura media máxima y media mínima para las estaciones climáticas de Nuñoa a 4236 m y 4543 m. A 4236 m: media máxima para el período $12.2^{\circ}C$; media mínima $0.7^{\circ}C$; variación $12.9^{\circ}C$. A 4543 m: media máxima para el período $9.8^{\circ}C$; media mínima $-2.3^{\circ}C$; variación $12.1^{\circ}C$. (f) La frecuencia de las temperaturas diarias bajo $0^{\circ}C$ en un mes dado a 4236 m y 4543 m. (Datos de Baker *et al.*, 1968; reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976).

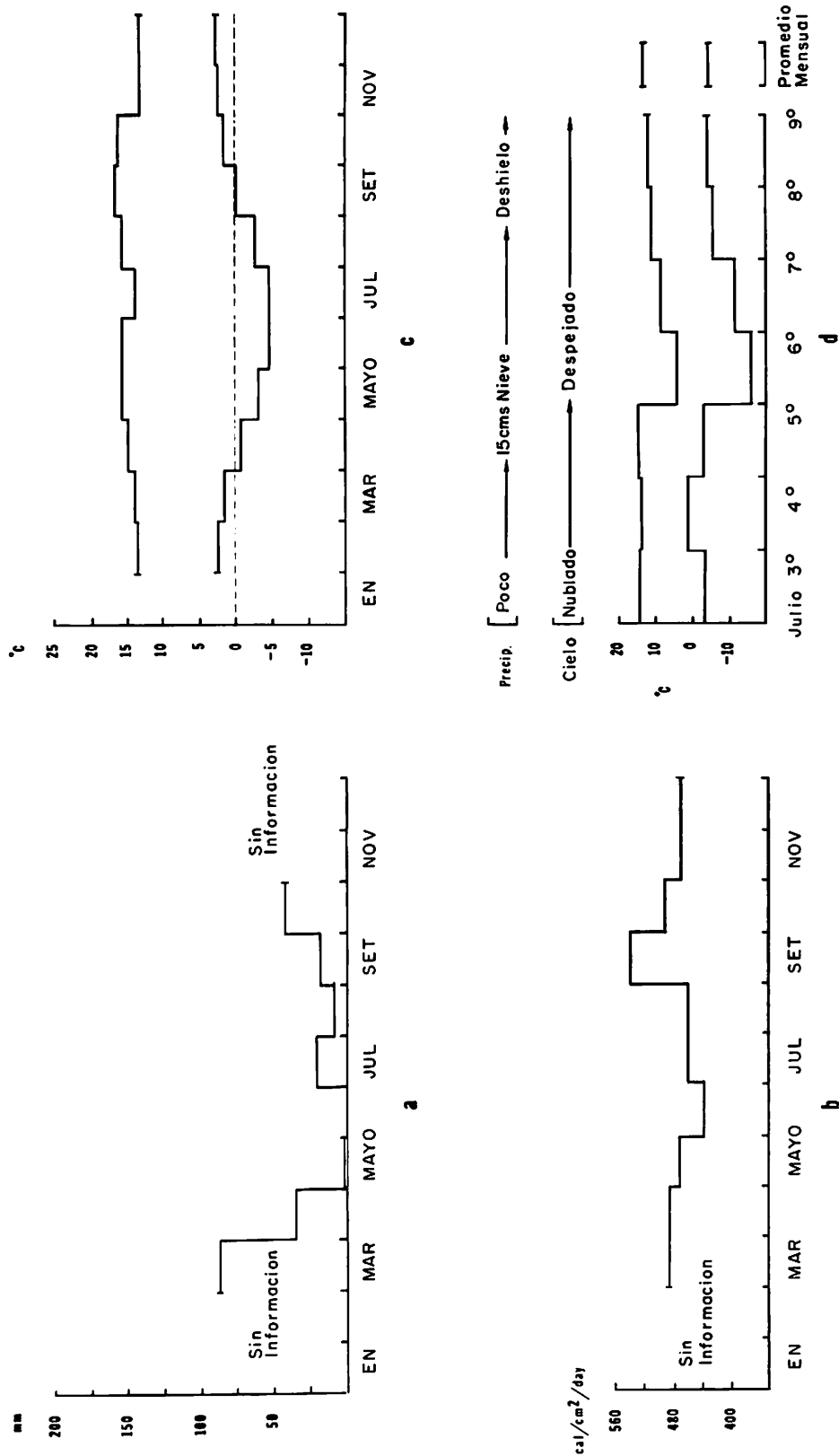


Figura 5. Datos climáticos para la ciudad de Nuñoa en 1968 (3974 m). (a) Precipitación. (b) Insolación solar ($\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{dia}^{-1}$) medido por un piroheliógrafo de Belfort. La insolación media anual para el período dado es de $468 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{dia}^{-1}$. (c) Temperaturas media máxima y media mínima por mes. (d) La semana de julio 3, 1968, representando una helada dinámica o fría. El pasaje del frente polar (julio 5 y 6) está acompañado por fuertes nevadas y caídas bruscas de temperatura. A diferencia del patrón normal de zonas montañosas, la nieve sobre el suelo dura varios días. (Datos de Thomas, sin publicar; reproducidos con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

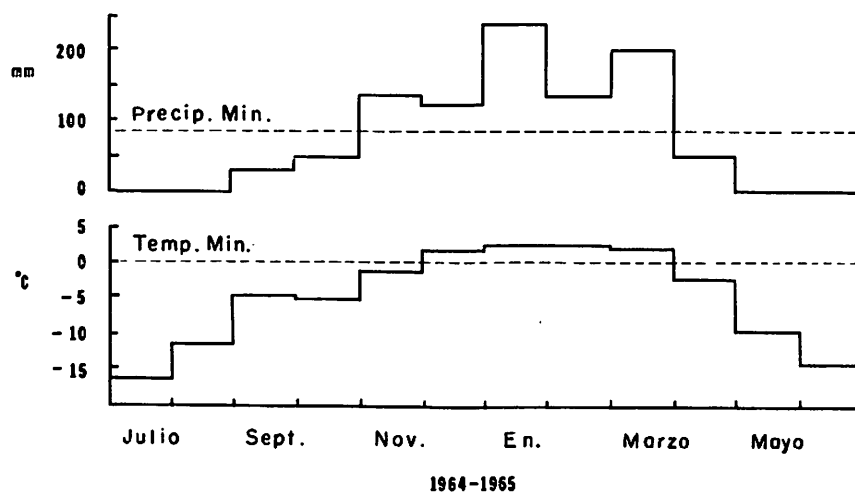
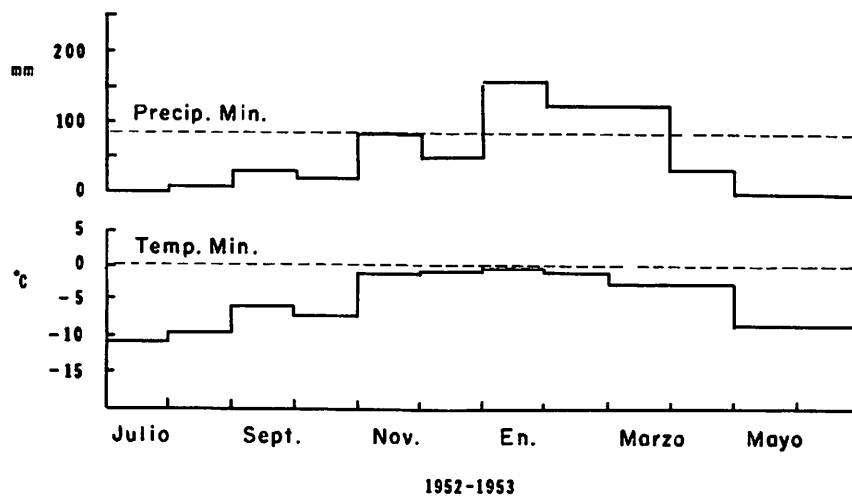
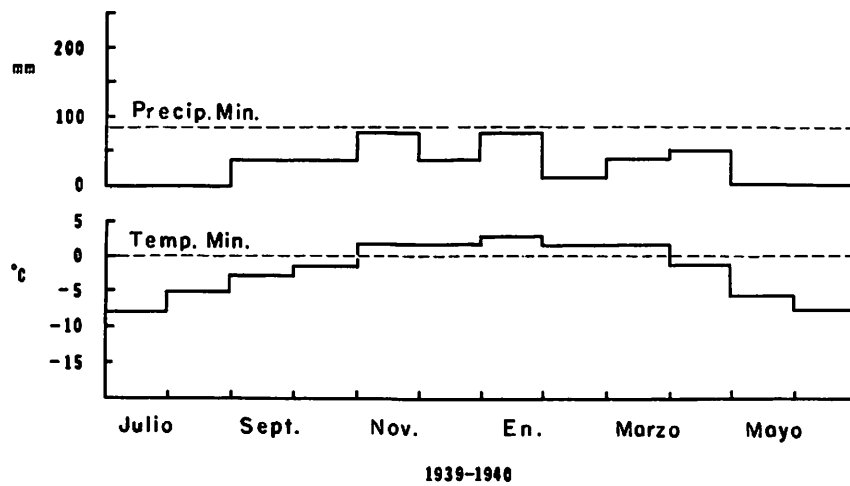


Figura 6. Inestabilidad de la precipitación y temperatura anuales. Cada una de estos gráficos representan 1 año de datos del clima escogidos de los registros de Chuquibambilla (3910). 1939 a 1940 fue un año de sequía (la precipitación total fue de 362.8 mm; la temperatura media mínima para el año -1.7°C). En el siguiente año (1952/1953) la temperatura representada está cerca de la normal (625.6 mm) pero las temperaturas medias mínimas mensuales nunca se levantaron por sobre la de congelamiento (media mínima para el año -4.9°C). El tercer año, 1964/1965, es un buen año agrícola con precipitaciones tempranas y abundantes, seguidas de una estación cálida y húmeda constante (precipitación total 955.9 mm; temperatura media mínima para el año -4.0°C). El ciclo anual está bien definido, pero las irregularidades mensuales son leves. Los valores mínimos para la agricultura de cultivos de altura, han sido establecidos por ONERN/CORPUNO, Vol. I (1965) en 80 mm de precipitación por mes y 0°C . (Datos por cortesía del Dr. Antonio Santos Aragón; reproducidos con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

y terminan en Abril. Durante el resto del año recibe poca o ninguna precipitación. El total anual de precipitación promedia 830 mm en la región Norte del altiplano (Figura 3a). En general, el ciclo anual de las plantas, animales y actividades humanas sigue este ritmo de estacionalidad, pero varias clases de variabilidad producen desviaciones que no se evidencian en las cifras promedio. Las sequías, que pueden llegar e durar períodos de uno a varios años y que se suceden sin regularidad predecible (ONERN/CORPUNO Vol. I, 1965), son bastante frecuentes en el altiplano. La Figura 6 muestra un año (1939/40) con una severa secuencia de sequía que duró cerca de tres años y tuvo serias consecuencias económicas locales. La lluvia se redujo en un 55% durante 1939/40. Otra clase de sequía común del altiplano no involucra una reducción significativa en la precipitación anual, pero se basa en una distribución mensual irregular de lluvias. En especial, la precipitación insuficiente durante los meses críticos para el crecimiento de las plantas puede producir los efectos de una sequía de un año entero. Los meses de Setiembre y Octubre, iniciación de la estación de crecimiento, son especialmente vulnerables a este respecto. Las líneas verticales en la Figura 3a, que representan una desviación estandar por encima y por debajo de los valores medios, indican la magnitud de esta irregularidad mensual.

La topografía rugosa de la superficie terrestre en gran altitud introduce la geografía como una variable en la distribución de la precipitación. Hemos mencionado ya que las tormentas convectivas son importantes en el altiplano. Este tipo de tormenta está influenciado por factores locales tales como vientos, humedad y calentamiento solar de la superficie de la tierra, que a su vez están afectados por la topografía muy irregular de la región de los Andes Centrales. La localización de chubascos es especialmente evidente durante los períodos más secos del año (Johnson, 1976). La precipitación orográfica, causada por el movimiento ascendente del aire en las laderas montañosas, es afectada directamente por la topografía local. Violentas tronadas son características de las montañas del Sur del Perú durante la estación del

solsticio meridional (Schwerdtfeger, 1976a). Debido a estos factores, la precipitación en un valle puede ser diferente de la de un valle vecino y ambas pueden variar independientemente de año a año o de mes a mes (Thomas, 1973). Las áreas situadas cerca a las quebradas de la Cordillera Oriental, a través de las cuales fluye el aire húmedo, tienen mayor precipitación que las áreas alejadas de esta fuente de humedad (Mann, 1968). Un ejemplo de esto es la región situada sobre y al Este del Lago Titicaca, que tiene precipitación mayor que la normal del altiplano debido en parte a la altitud reducida de la adyacente Cordillera Oriental (Schwerdtfeger, 1976b). Similar situación se ve aguas abajo de grandes cuerpos de agua, tales como el Lago Titicaca (ONERN/CORPUNO Vol. I, 1965).

A pesar de que la nieve y el granizo pueden caer durante cualquier mes del año, ellos representan una pequeña porción de la precipitación de alta montaña. La nieve es más común en los meses transicionales entre las estaciones solsticias. Generalmente, ocurre en la noche, cuando la temperatura del aire y de la tierra están frías, y difícilmente alcanza un espesor mayor de algunas pulgadas. Debido al ciclo de temperaturas diurnas, las nevadas nocturnas se derriten al día siguiente, generalmente a media mañana. La acumulación estacional de nieve debajo de los nevados perennes, cosa común en montañas de latitud moderada, no ocurre en las montañas tropicales (Troll, 1968). El granizo es común durante el día y las tormentas de granizo son frecuentes durante los meses cálidos transicionales del solsticio Sur. El granizo se forma en las fuertes corrientes verticales de las tormentas convectivas que son típicas de la estación lluviosa.

Desde el punto de vista biológico, la cantidad de agua disponible para plantas y animales puede diferir bastante de la que se mide en una estación de registros. La capacidad del suelo para absorber, almacenar y distribuir el agua es tan importante como el volumen de la precipitación en sí. En sí que las características de la topografía y de los suelos complican el ya variado patrón de disponibilidad de agua en el altiplano. Los nevados y glaciares permanentes de las montañas más

elevadas proporcionan una fuente de agua de ciclo anual a los ríos y arroyos. En algunos lugares, éstos mantienen pequeñas áreas con asociaciones de plantas permanentemente verdes. En otros lugares, sin embargo, los ríos han erosionado hasta niveles por debajo de la superficie de la puna, donde sin irrigación muy poca agua pueden proporcionar para las plantas. La precipitación que cae sobre una topografía inclinada con suelos erosionados y poco profundos, es objeto de un rápido escurrimiento. Esto se comprueba especialmente durante las lluvias intensas. Tosi (1960; citado en Mann, 1968) indica que el 60% de la precipitación sobre tierras elevadas se escurre. Muchas formaciones planas del altiplano yacen sobre depósitos de escombros glaciales y aluviales. Aquí, es probable que el agua drene a través de suelos superficiales hacia los depósitos fuera del alcance de las raíces de las plantas. La baja presión atmosférica, la elevada insolación ligada con el ciclo diario de calentamiento y los vientos libres de obstáculos naturales o artificiales contribuyen a la evaporación superficial y a la desecación (Hodge, 1946). Sin embargo, hay registros de estos procesos. Un buen desarrollo del suelo y una cobertura de vegetación pueden aumentar la capacidad de retención de agua de la tierra. La nieve y el granizo pueden neutralizar el escurrimiento y el drenaje con una lenta descarga de agua por derretimiento (Johnson, 1976). Así, es el balance y la acción conjunta de los numerosos factores meteorológicos, topográficos y formas de la tierra, suelos y substratos geológicos y vegetación los que determinan la cantidad de agua de que disponen realmente las plantas y animales del altiplano.

Temperatura

La temperatura es el segundo elemento climático que consideraremos. Debido a que el altiplano está ubicado dentro de la región tropical terrestre, hay un cambio bastante constante de temperatura media con la altitud (Eidt, 1968) y una ausencia general de cambios estacionales en las temperaturas medias. Se estima que la temperatura media anual para los Andes en general decae 0.5°C por cada 100 m de elevación. En el

altiplano, entre 4000 y 4500 m, Baker *et al.* (1968) han registrado una caída ligeramente mayor de 0.8°C por cada 100 m. La temperatura diaria media mínima muestra un ciclo anual: alta, durante los meses nubosos de la estación del solsticio Sur, y baja, en los meses despejados del solsticio Norte. La temperatura media máxima diaria es casi constante durante todo el año (Figura 3b). Durante la estación del solsticio Sur, las temperaturas mínimas elevadas (en la noche) resultan de un aumento neto de la radiación positiva asociada con un aumento en la duración de los días. La elevada presión de vapor, la mayor humedad del suelo y la mayor incidencia de la capa nubosa durante esta misma estación, complementan la tendencia impidiendo la radiación de calor terrestre hacia el espacio durante la noche. Las temperaturas máximas (durante el día) permanecen bastante constantes durante la estación del solsticio Sur porque (1) la insolación está menos afectada por la humedad atmosférica y (2) la radiación extraterrestre durante esta estación se reduce por el aumento de nubosidad (Prohaska, 1970). Durante la estación del solsticio Norte, por contraste, las noches más largas y despejadas producen las bajas temperaturas mínimas. La reducida duración del día y un reducido ángulo de radiación solar son compensados por una mayor cantidad diaria de luz solar a través de cielos despejados, por lo que las temperaturas máximas diurnas no son relativamente afectadas por el cambio estacional en la posición del sol (Johnson, 1976). La pequeñez de las líneas verticales en la Figura 3b, que representan una desviación estandar por encima y por debajo del promedio, es indicativa de la estabilidad del ritmo diario máximo-mínimo.

Otros aspectos de la temperatura de alta montaña se evidencian en las Figuras 3b y 4b. En primer lugar, esta área tiene lo que Troll (1968) llama "clima de temperatura diurna," es decir, que los cambios mayores de temperatura ocurren en un ciclo diario. La fuerte insolación durante el día produce una temperatura pico en la tarde de alrededor de 17°C . Una pérdida rápida de este calor a través de una atmósfera tenue, especialmente en noches despejadas, reduce la temperatura nocturna casi hasta la de congelamiento o por debajo. La variación media entre

temperaturas máximas y mínimas está por encima de 20°C. En segundo lugar, con temperaturas mínimas cerca o por debajo de la de congelación durante todo el año, las heladas nocturnas pueden ocurrir en cualquier estación (ver Figura 4c). La frecuencia de la helada nocturna es un factor importante que influencia la distribución vertical de la vegetación en los Andes (Troll, 1968, Figura 7). Debido a la importancia de las temperaturas mínimas en este medio ambiente, discutiremos las heladas más detenidamente.

Dos tipos de heladas ocurren en el altiplano. Primero, y más frecuente, es la helada estática causada por una rápida pérdida del calor del aire inferior y del suelo durante la noche. La topografía es una dimensión importante de la helada estática. El aire frío desciende por las laderas hacia las hondonadas y valles causando inversiones estables de aire helado cerca del suelo. El espesor de la capa de aire frío puede tener solamente de 100 a 300 m de espesor (ONERN/CORPUNO Vol. I, 1965). Este punto se ilustra en las Figuras 4c y 4f, las cuales comparan la frecuencia de las temperaturas diarias por debajo de 0°C en el suelo del valle (3974 m), en las laderas inferiores (4236 m) y en las superiores (4543 m). Mientras que las temperaturas congelantes se registran casi siempre en la noche en las laderas superiores, son las laderas inferiores y no el suelo del valle los que tienen heladas menos frecuentes. Las heladas estáticas tienen generalmente unos pocos grados bajo cero y duran varias horas durante la noche. El ochenta por ciento de las heladas de alta montaña son de este tipo, ocurriendo el 70% durante la estación del solsticio Norte y el 10% durante la estación del solsticio Sur. El nombre local para estas heladas es el de heladas blancas. El segundo tipo de heladas es la helada dinámica y, como su nombre de heladas negras lo sugiere, es la más severa de las dos. La helada dinámica es causada por una irrupción del Sur de un frente frío polar, seguido de aire frío, marítimo y polar. La masa de aire se mueve sobre Argentina, entre los Andes y las elevaciones brasileñas, y ocasionalmente hacia el altiplano. Garbell (1947) usa el término friaje para este fenómeno y describe la

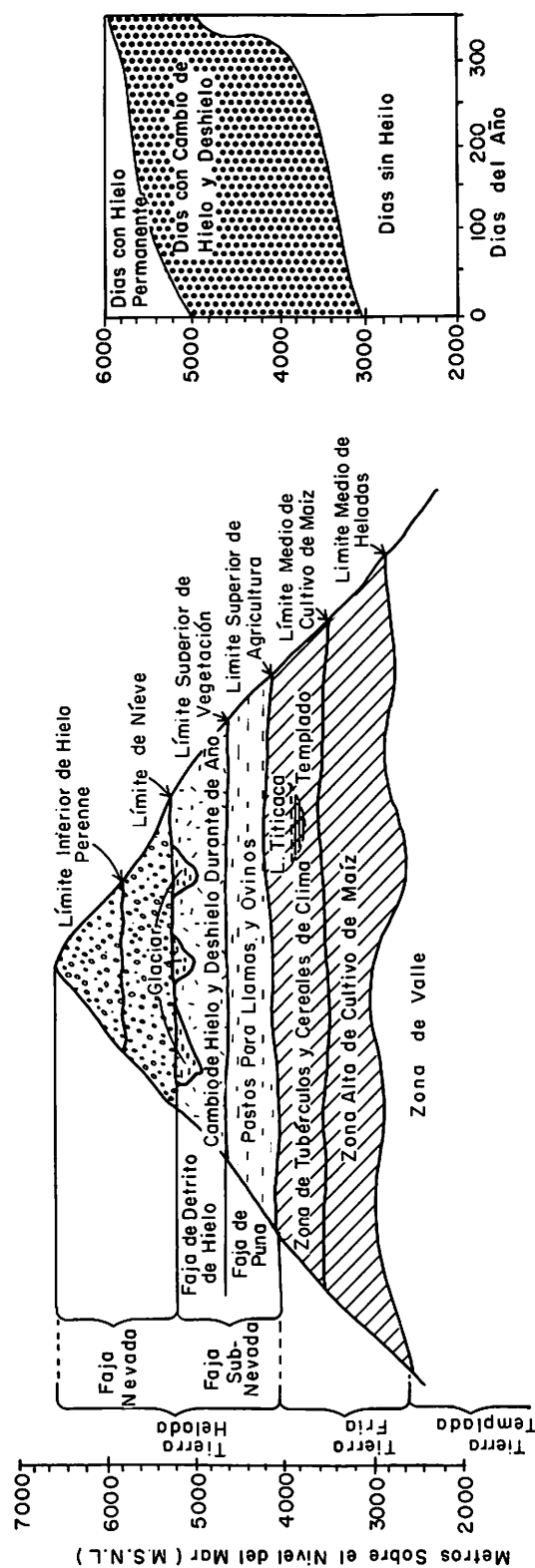


Figura 7. Zonificación vertical de los tipos de cultivos y de los climas helados en los Andes del Sur del Perú. La zonificación de los climas helados se basa en información dada por Mt. El Misti del Sur del Perú. (Modificado de Troll, 1968; reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

secuencia de hechos de la siguiente manera: las turbonadas y tronadas que acompañan al pasaje del frente son sucedidas por un cielo nublado, un viento Sur y un rápido descenso de la temperatura. La masa de aire frío que sigue al frente y produce temperaturas sub-congelantes puede durar varios días antes de dispersarse. La primera noche despejada luego del pasaje del frente es probablemente la más fría (Figura 5d). El informe ONERN/CORPUNO Vol. I (1965), señala que el 20% de las heladas del altiplano son de esta variedad, 18% durante la estación del solsticio Norte y el 2% durante la estación del solsticio Sur. La mayoría (88%) de ambos tipos de heladas ocurren durante la estación del solsticio Norte. Sin embargo, una helada ocasional o un breve período de sequía asociado con masas de aire inestable durante la estación transicional de primavera son suficientes para causar gran daño a las plantas jóvenes. Por lo tanto, la inestabilidad de las estaciones transicionales es un factor crítico para el desarrollo de la vegetación en las altas montañas (Schwabe, 1968). Las heladas, más que las bajas temperaturas medias anuales en sí, son críticas para las comunidades de plantas de zonas elevadas (Mann, 1968). Debido a que los suelos húmedos tienen una mayor capacidad de retención del calor, las heladas son más probables cuando los suelos están secos.

Deberíamos tratar otros tres aspectos de la temperatura de altitud. Primero, el altiplano no es un "habitat deficiente de calor" en el sentido de Darlington (1965). La temperatura media anual de 8°C es equivalente a la del centro de Nueva York. Más bien, son la gran variación del ciclo diario de la temperatura, la interrupción nocturna del proceso fisiológico de las plantas, la interrupción similar de las actividades animales y la rapidez de los cambios de temperatura los que son importantes. Segundo, los cambios de la temperatura de la flora, del suelo o de las rocas debido al calor solar, o la pérdida de calor por radiación, pueden ser más rápidos y más fuertes que los cambios en la temperatura del aire (Koford, 1957). Esto se debe al gran gradiente de la radiación neta entre las áreas de insolación (calentamiento intenso) y áreas de sombra (pérdida intensa de calor). Tal gradiente de

radiación también existe entre los lados soleados y en sombra de un mismo organismo (Prohaska, 1970). Finalmente, debido a que la sequedad o la alta humedad pueden aumentar la rapidez con la que un organismo pierde calor y disminuye el poder aislante de ropa, pieles o plumas, un día húmedo puede ser psicológicamente "más frío" que un día seco con una temperatura más baja. Así, la estación húmeda relativamente "caliente" en el altiplano puede muy bien ser un período de mayor sensación de frío para los animales y las plantas que la estación seca algo más fría. El viento sólo aumenta la pérdida de calor de los organismos (el factor helado del viento) a pesar que Prohaska (1970) ha puntualizado que la temperatura y la velocidad del viento tienden a variar inversamente en el altiplano, en cierto modo compensando su poder combinado de enfriamiento. La insolación, la humedad y el viento pueden variar más o menos independientemente sobre distancias cortas y breves periodos de tiempo creando un complejo de condiciones bioclimáticas localmente variables y rápidamente cambiantes.

Otros elementos climáticos

El viento, la humedad relativa, la cobertura nubosa y la radiación solar son factores adicionales que pueden ser tratados brevemente. El calor desigual de la topografía rugosa y los movimientos asociados del aire son las más frecuentes causas del viento en el altiplano del Sur del Perú. Son comunes las brisas ascendentes durante la mañana, las brisas descendentes durante la tarde y las turbulencias asociadas con corrientes convectivas. Estos vientos son variables en intensidad y en dirección (Figura 3c y 3d) y son raramente de fuerza suficiente como para hacer daño (ONERN/CORPUNO Vol. I, 1965). En áreas próximas al Lago Titicaca, las brisas ascendentes y descendentes están reemplazadas por brisas hacia y desde la costa. La humedad relativa sigue un patrón diurno opuesto a aquel de la temperatura. Cierta información limitada (Thomas, inédito; Larsen, 1973) sugiere valores nocturnos de 40% a 60%, con valores menores de un 10% para la mayor parte del período diurno durante la estación seca. La cobertura nubosa y la insolación están

inversamente relacionadas y los casi constantes valores de insolación que tenemos para Nuñoa (Figura 5b) indican una ausencia de nubosidad estacional en un día completo. Los cielos despejados predominan durante la estación del solsticio Norte, y durante el solsticio Sur es común un patrón de mañanas despejadas con un aumento de nubosidad y formación de tormentas convectivas en la tarde. La insolación varía con la exposición y es más intensa en las laderas que miran al Norte o al Ceste.

Finalmente, la presión atmosférica y la presión parcial de sus gases, la humedad absoluta y la radiación están todos relacionados con la altitud. A una altura representativa del altiplano (4000 m), la presión barométrica promedia los 463 mm Hg, la presión parcial del oxígeno es de 97 mm Hg, y la presión parcial del dióxido de carbono es de 0.14 mm Hg, una reducción en las tres medidas de cerca de un 40% comparado con los valores a nivel del mar. Los valores a nivel del mar son, respectivamente 760 mm Hg, 159 mm Hg y 0.23 mm Hg. Como puede verse en las Figuras 8a, 8b y 8c, la presión barométrica y las presiones parciales del oxígeno y del dióxido de carbono cambian casi regularmente con la altitud. Sin embargo, estos valores también varían en relación no directa con la altitud (Prohaska, 1970). La alta densidad de vapor de agua, asociada con la estación lluviosa (estación del solsticio Sur) reduce totalmente la densidad del aire y por consiguiente reduce la cantidad de oxígeno y dióxido de carbono. Los cambios irregulares de la presión media de la tropósfera pueden también afectar la presión parcial del oxígeno y del dióxido de carbono, en cantidades equivalentes a un cambio de altitud de varios cientos de metros. Finalmente, está la variación regular de dos veces al día de la presión de aire tropical, equivalente a un cambio de algo más de 50 m en altitud.

La humedad absoluta, que mide el poder desecador del aire o el déficit de saturación fisiológica, decrece exponencialmente con el aumento de altitud, pero también exhibe una considerable variación estacional. Así, en la estación de Salcedo del altiplano (15°59'S) el valor medio es de 4.0 g m^{-3} y la variación anual de las medias mensuales es de 2.6 a 5.2 g m^{-3} ; en Imata, otra estación del altiplano

(15°49'S), el valor medio es de 2.8 g m^{-3} y la variación anual de las medias mensuales es de 1.8 a 4.2 g m^{-3} (valores de Prohaska, 1970, Fig. 1). Las estaciones del lado oriental de los Andes tienen humedades absolutas más altas que aquellas del lado occidental más seco en altitudes similares. En general, la humedad absoluta del altiplano es más una función de la estación y de la ubicación de la estación de registros en los gradientes de mayor precipitación que de la estricta altitud (Prohaska, 1970).

La radiación (gamma) que recibe la superficie terrestre tiene originalmente dos fuentes: cósmica y terrestre. La radiación cósmica aumenta con la altitud, como se demuestra en la Figura 8d. Cruz-Coke *et al.* (1967) calculan la radiación cósmica sobre el altiplano del Norte de Chile en 22 ur hr^{-1} , valor cercano a aquel dado por Solon *et al.* (1960) para altitudes de 4000 m (ver Figura 8d). La radiación terrestre depende de la exposición de diferentes tipos del material de la corteza terrestre, pero es generalmente mayor en las montañas y en las proximidades de rocas graníticas (Hultquist, 1956; Grahn y Kratchman, 1963). Nosotros no hemos medido la radiación terrestre del altiplano, pero debería ser más alta en las montañas andinas geológicamente jóvenes y altamente variable dependiendo de la presencia y exposición de afloramientos graníticos.

En suma, en esta descripción del clima de la zona montañosa, hay dos puntos que requieren ser enfatizados, que son la escala y la importancia del patrón ambiental. Para cada elemento climático, especialmente la precipitación y la temperatura, hemos discutido un patrón general y hemos examinado las fuentes de variabilidad que provocan fluctuaciones regulares y no-regulares. Las fuentes de variabilidad incluyen fuertes gradientes de altitud y de topografía y los cambios meteorológicos que suceden diaria, mensual o anualmente. Cuando esta variedad de elementos se superponen e interactúan, emerge un panorama perfectamente graduado de las condiciones climáticas. Cada valle tiene diferente clima del próximo y el suelo del valle difiere del de las laderas de las colinas que lo circundan. En una

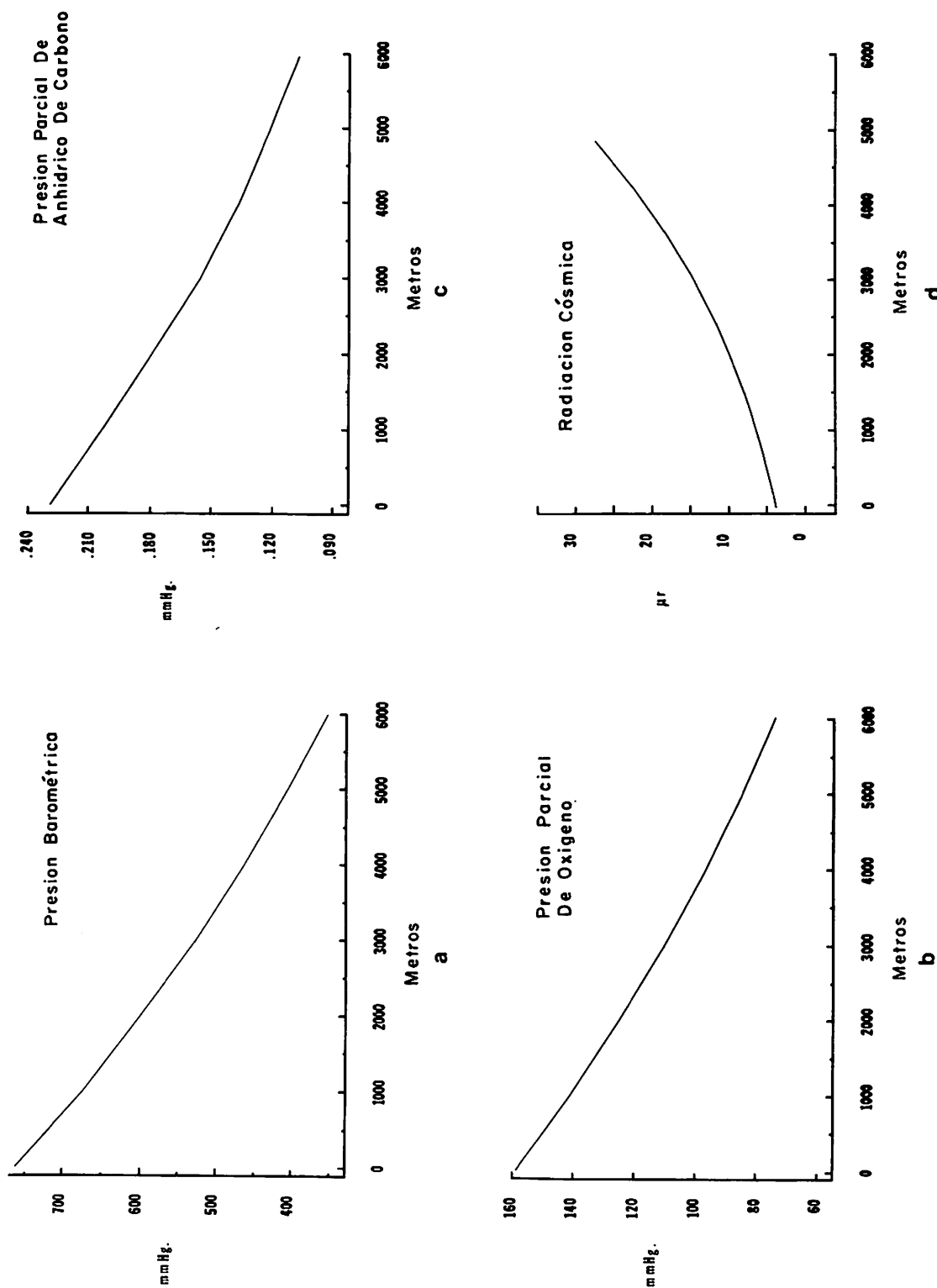


Figura 8. Reducción de la presión barométrica (a) en presión parcial de oxígeno (b), y de la presión parcial de dióxido de carbono (c) con el aumento de altitud e incremento de la radiación cósmica ionizante con la altitud (d). (Datos de a, b, y c, de Consolazio et al., 1963; d de Solon et al., 1960; reproducción con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

misma ladera de montaña, las riberas de un arroyo o la superficie exterior de un afloramiento rocoso ofrecen microclimas únicos. Todos éstos cambian con el tiempo, Docenas de otros casos similares podrían ser descritos, pero el punto más importante es que la disponibilidad marginal de la humedad y la protección contra las heladas hacen críticos estos cambios para las plantas, animales y humanos, horticultores y pastores.

SUELOS

Papadakis (1969) divide los suelos del altiplano del Sur del Perú en dos grandes sub-grupos: los suelos pardos recientes y los suelos pardos chernozem (Pradera). El sub-grupo pardo reciente está compuesto de suelos poco desarrollados (sin diferenciación) con un grado bajo de lixiviación. Estos suelos están compuestos de materiales generadores inmodificados o poco modificados, tales como aluviales recientes o rocas consolidadas. A menudo, son clasificados en base a este material generador. Todos los horizontes de los suelos pardos recientes son de pH neutro y el límite superior de efervescencia está por debajo de la superficie. La clasificación correspondiente en la Taxonomía de Suelos (EEUU) (Soil Survey Staff, 1975) es entisol. Los suelos chernozem, también caracterizados por un bajo grado de lixiviación y horizontes neutros, tienen una capa húmica oscura de por lo menos 25 cm de espesor, formada bajo la influencia de la cubierta de pasto. Los chernozem generalmente se originan de materiales calcáreos o volcánicos o de morrenas glaciales. El grupo de suelos chernozem del altiplano, el suelo chernozem pardo (Pradera), carece de un horizonte B textural. La designación de chernozem en la Taxonomía de Suelos (Soil Survey Staff, 1975) es mollisol. La fertilidad mineral de ambos sub-grupos es generalmente buena; los materiales generadores son geológicamente jóvenes y no han sufrido lixiviación intensa.

Dentro de los sub-grupos regionales dados por Papadakis (1969), hay una variedad de suelos locales que reflejan el proceso de génesis del suelo en las montañas altas. El complejo mosaico estratigráfico y los tipos de rocas volcánicas expuestas en los Andes son los materiales generadores que dominan los suelos poco desarrollados de las zonas altas y que sustentan el patrón de distribución de suelos. Los suelos locales son poco desarrollados debido a varias razones. El desgaste mecánico por intemperismo es intenso en el clima diurno de zonas altas (Schwabe, 1968) pero el frío y la sequedad, que inhiben el intemperismo químico y

la descomposición de la materia orgánica (Weberbauer, 1936; Cabrera, 1968), pueden hacer lenta la evolución de los suelos. La soliflucción, el movimiento cuesta abajo del material superficial, con el ciclo congelación-descongelación es otro factor climático que impide el desarrollo del suelo (Troll, 1968). La fuerte erosión, la sedimentación, la fricción glacial y deposición de arrastres, los disturbios sísmicos y la actividad volcánica han contribuido todos a inhibir la formación (génesis) de los suelos en las zonas altas (Beek y Bramao, 1968). Todos estos procesos son parte del joven e inestable panorama andino. En contraste, las plantas vigorizan el intemperismo, previenen la erosión y contribuyen con material orgánico en las capas superiores del suelo. Los chernozem mencionados en el párrafo anterior son un ejemplo de este último proceso.

La elaboración de mapas locales de suelos es difícil debido a la complejidad de la distribución de los tipos de suelos. Esto se evidencia en la Figura 9, que muestra la variedad de suelos que pueden encontrarse en un área pequeña del altiplano. La Figura 10 es un mapa del substrato geológico que yace debajo de los suelos.

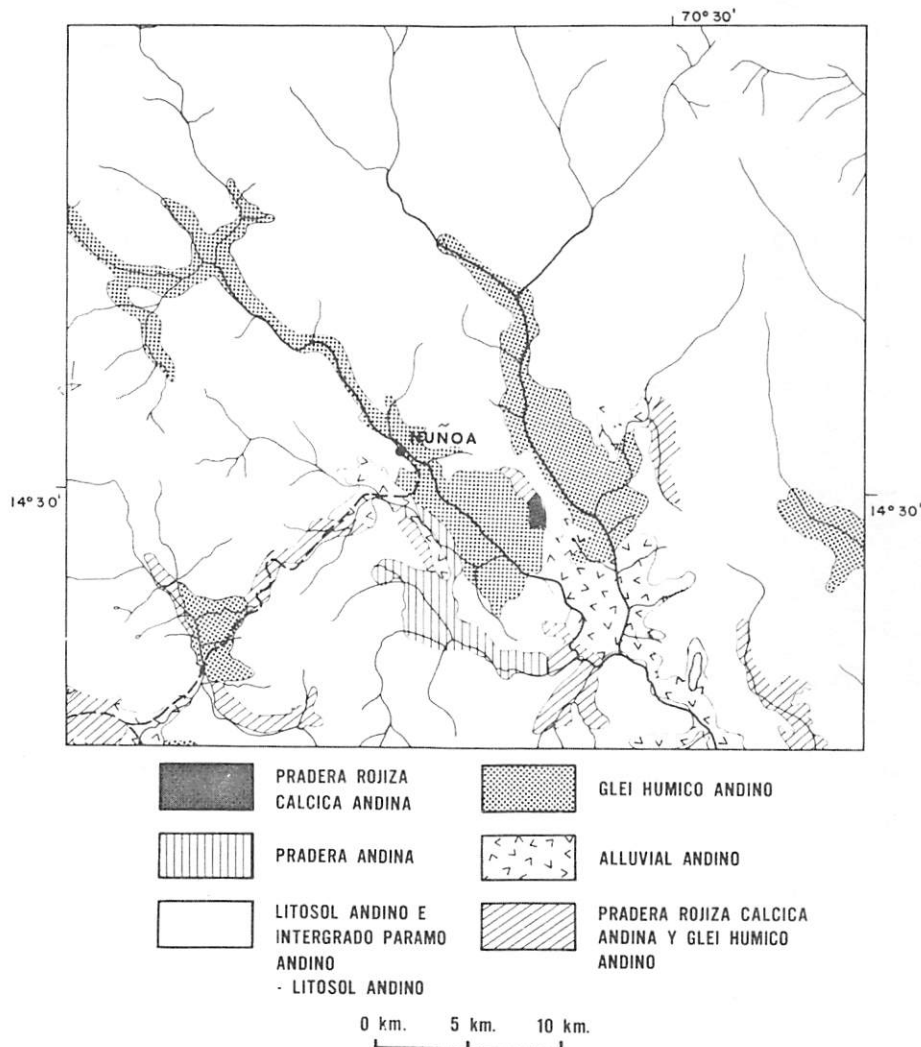


Figura 9. Grandes grupos de suelos (sistema FAO) del área de Nuñoa. Pradera Rojiza Cálcica Andina: suelos rojos calcáreos de pradera con buen drenaje, más ricos en arcillas en las capas superiores, alcalino sobre el horizonte B textural. Pradera Andina: suelos amarillos oscuros y grises-pardos de pradera, lixiviados sobre el horizonte B textural; drenaje moderadamente bueno y perfil bien desarrollado con evolución madura. Litosol Andino e Intergrado Páramo Andino-Litosol Andino: litosoles y Páramo-litosoles intergrado con una morfología o definición no clara, consistente generalmente de materiales imperfectamente intemperizados y confinados en su mayor parte en áreas montañosas y quebradas. Gleí Húmico Andino: gleí húmico (Wiesenboden), horizontes superiores gris-negros, gris-pardos o gris-pardos oscuros, con alto contenido de materia orgánica; ocurriendo principalmente en áreas planas o depresiones donde hay una acumulación normal de agua, drenaje pobre y detritus parcialmente descompuestos. Alluvial Andino: suelos aluviales derivados de materiales transportados y recientemente depositados; buen drenaje sobre relieve suave o plano. Pradera rojiza cálcica Andina y Gleí Húmico Andino: un grupo mixto de suelos. (Reproducción de ONERN/CORPUNO, Vol. III, 1965; reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

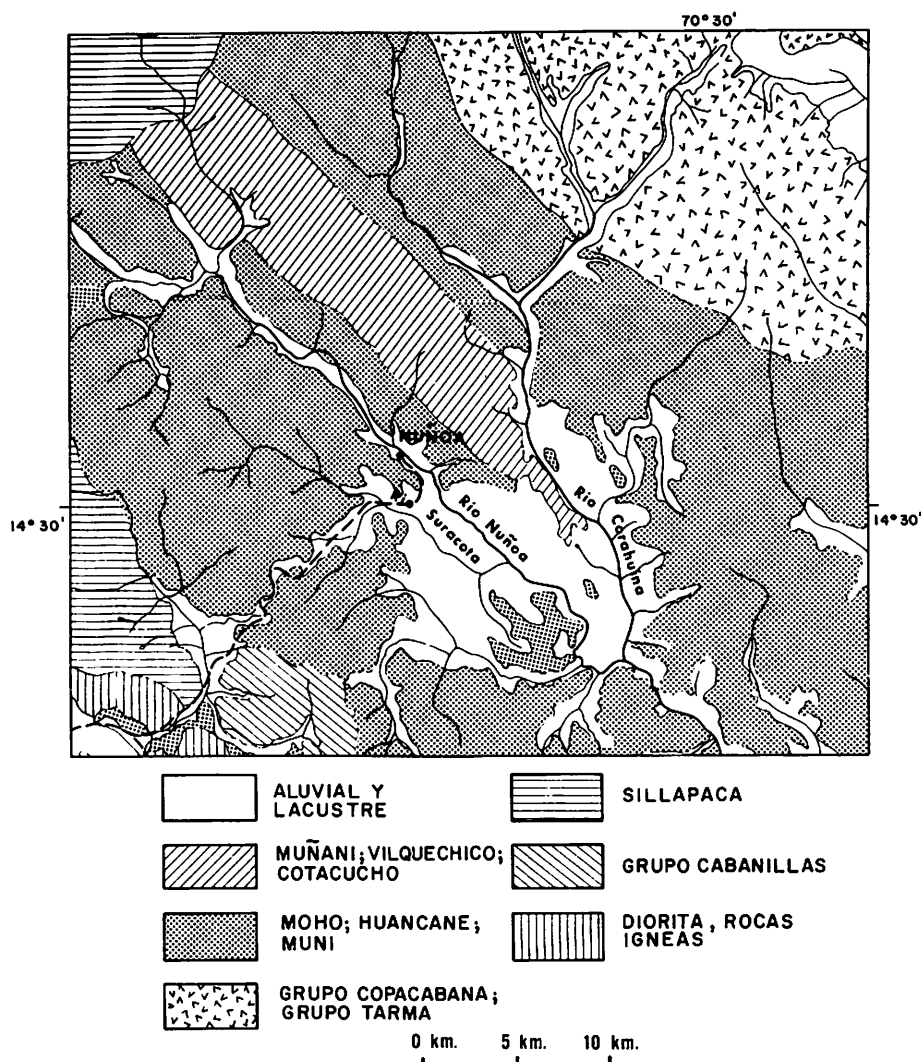


Figura 10. Geología del área de Nuñoa. Aluvial y lacustre; arcilla, arena, grava y fragmentos esparcidos de minerales, material transportado sin consolidación; Cenozoico, Cuaternario; 0 a 2% de pendiente. Muñani, Vilquechico, Cotacuchco: areniscas, piedras arcillosas, conglomerados y yeso colorado; Mesozoico, Cretáceo Sup.; pendiente > 25%. Moho, Huancane, Muni: piedras calizas, arcillosas y areniscas; Mesozoico, Cretáceo Medio; pendiente > 25%. Copacabana, Tarma: esquisto bituminoso negro y gris, gris y azul-grisáceo, piedras calizas dolomíticas, areniscas, esquistos y cuarcitas; Paleozoico, Permiano inferior; pendiente > 25%. Sillipaca: afloramiento de basaltos y andesitas; tufo calcáreo y aglomerado; Cenozoico, Cuaternario; pendiente > 25%. Cabanillas: piedras arcillosas oscuras con nódulos ferruginosos, esquistos fosilíferos con fuerte intercalación de cuarcitas y areniscas, abundante mica en la superficie. Paleozoico, Medio y Bajo Devoniano; pendiente > 25%; Diorita (plutónica), rocas ígneas: textura granular de composición intermedia; Cretáceo; pendiente < 10%. (Reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

ACCION Y ADAPTACION AMBIENTALES

Un modo de organizar nuestra percepción del medio ambiente del altiplano es considerar su influencia sobre las plantas y animales. Específicamente, podemos describir aquellas condiciones de las zonas montañosas en las que cualquier especie de la comunidad biótica debe hacer un cierto ajuste para funcionar y reproducirse efectivamente. En términos biológicos, hablamos de agentes ambientales, que se identifican de acuerdo a la acción que pueden ejercer sobre los organismos, y de adaptaciones, o la variedad de respuestas genéticas y no-genéticas que las plantas y los animales tienen para mitigar o modificar esa acción. En la lista siguiente, hemos agrupado los agentes potenciales ambientales de la zona montañosa Sur peruana en cinco categorías:

- (1). Reducida presión parcial de oxígeno y dióxido de carbono, baja presión absoluta de vapor; alta radiación superficial.
- (2). Topografía rugosa y suelos de desarrollo pobre; disponibilidad marginal de ciertos nutrientes.
- (3). Temperaturas bajas con pronunciada variación diurna: frecuentes e intensas heladas que pueden ocurrir en cualquier estación.
- (4). Una larguísima estación seca y una irregular distribución mensual de la precipitación; sequías que pueden durar varios años y que son impredecibles.
- (5). Una comunidad biótica con limitada productividad esparcida sobre vastas regiones.

Las diferentes características de un agente ambiental, tales como frecuencia, intensidad, duración y regularidad influenciarán el grado y la clase de adaptación hecha. Las tres primeras son auto-explicativas; regularidad significa que la acción varía conforme a un patrón pronosticado y repetido. La reducida presión parcial del oxígeno y del dióxido

de carbono y la baja presión barométrica son ejemplos de agentes ambientales que son casi constantes (regulares y de duración indefinida) y que varían en intensidad uniformemente con la altitud. La topografía y los suelos cambian después de décadas o de más tiempo y tienen su mayor variabilidad en el espacio. Su intensidad, frecuencia, duración (extensión) y regularidad pueden ser apreciadas mediante mapas tales como los de las Figuras 9-16. La variabilidad en el espacio puede ser visualizada a través de una zonificación. Los agentes climáticos pueden caracterizarse por los ritmos diarios y estacionales de moderada intensidad y por las instancias esporádicas e intensas de la acción que generalmente son irregulares. La interrupción de la variación de la temperatura diurna por un friaje es un ejemplo de la diferencia entre una acción frecuente, moderada y regular de corta duración y una acción infrecuente, intensa e irregular que puede durar varios días.

Finalmente, todos los agentes físicos mencionados ejercen una influencia en la productividad espacial y temporal de la comunidad biótica y sobre el flujo de energía y materiales entre las poblaciones. Mientras que la larguísima estación seca, las condiciones del suelo y las variaciones de las temperaturas diurnas imponen límites casi constantes sobre los organismos vivos, son los agentes irregulares, tales como los friajes y las sequías, los principales responsables de las fluctuaciones de la productividad de año a año. Los organismos enfrentan una diversidad de agentes con acciones de diferentes características y su respuesta es una compleja interacción entre varios tipos de adaptación. Las plantas y los animales deben ser capaces de sobrevivir las infrecuentes y rigurosas condiciones ambientales tan bien como lo hacen con las más comunes. Las secciones siguientes sobre flora y fauna indican algunas de las adaptaciones generales hechas por los elementos bióticos del altiplano.

FLORA

La refinada estructura climática y la variabilidad topográfica del habitat andino de gran altitud, los procesos dinámicos que han producido similar variabilidad en los suelos y la turbulenta historia de este medio ambiente han afectado, por supuesto, su flora y su fauna. Schwabe (1968:118) ha dicho:

Desde que un ecosistema reciente es siempre el resultado de desarrollos locales de la biosfera y esto es un hecho histórico, un área en la cual la orogénesis está todavía activa no puede ser considerada como un substrato estático sino más bien como un sistema dinámico cuyas fluctuaciones ecológicas y geofísicas jugarán un rol básico en el modelado de ese ecosistema. La región andina de Sud América, estrechándose como lo hace sobre 70 grados de latitud y estando fuertemente determinada por los ya mencionados procesos geofísicos, es una de las más singularmente variadas estructuras ecológicas de la tierra que ocupa un substrato continuo El área Andino-Pacífico está por lo tanto caracterizada por un inusual mosaico de pequeña escala, que lleva a una aguda individualización de sus tipos de paisaje.

Mann (1968) puntualiza que la vegetación clímax puede ser solamente encontrada en tierras relativamente planas tales como las áreas del altiplano o vestigios de peniplanicies, y esto permite un predominio de vegetación pre y post clímax en las áreas más amplias de las laderas más empinadas. Las fluctuaciones del habitat inducidas por los episodios glaciales del Pleistoceno se han sumado a esta diversidad (Vuilleumier, 1971). La exclusión competitiva entre las especies de plantas puede agudizar las divisiones de la vegetación a

lo largo de gradientes de altitud, divisiones ya influenciadas por el clima y los suelos (Beals, 1969). Todos estos factores interactúan para producir la distribución de plantas que se describe en el siguiente párrafo.

Las zonas de vegetación de los Andes Centrales siguen de cerca los gradientes de temperatura y humedad descritos en el capítulo sobre el clima. En base a las descripciones de Troll (1968) y Weberbauer (1936), discutiremos los cambios de vegetación desde el Noreste al Suroeste a través de los Andes del Sur del Perú, y desde el Noroeste al Sudeste a lo largo de los Andes Centrales. Nuestro propósito es ubicar en el contexto la más completa descripción de la flora del altiplano que sigue a continuación.

El gradiente Noreste-Suroeste que cruza los Andes tiene dos dimensiones climáticas: (1) las temperaturas se enfrían rápidamente y son diurnas, y las heladas son más frecuentes a medida que uno asciende el escarpado andino y (2) la alta humedad orográfica de las laderas orientales más bajas de los Andes disminuye progresivamente hacia el Suroeste.

El Flanco Oriental

Al Este del altiplano y aproximadamente a 4000 m por debajo de los picos nevados de la Cordillera Oriental están la selva tropical y pequeñas áreas de sabana tropical (Figuras 11 y 12). El clima favorable, la larga estabilidad geológica y la periódica expansión y contracción de la zona selvática, han hecho de la Cuenca Amazónica un área de extraordinaria diversidad y alta madurez biótica (Fittkau, 1968; Schwabe, 1968). A pesar de su homogeneidad fisiográfica, la selva tropical está compuesta por una variedad de asociaciones de plantas (Weberbauer, 1936; Mann, 1968) que se extiende sobre las laderas orientales de los Andes hasta una altura de cerca de 1000 m. Aquí, la tierra caliente es sustituida por la tierra templada, o zona montañosa baja de selvas tropicales siempre verdes, las yungas. Las heladas regulares empiezan alrededor de los 2500 m en la tierra fría (ver

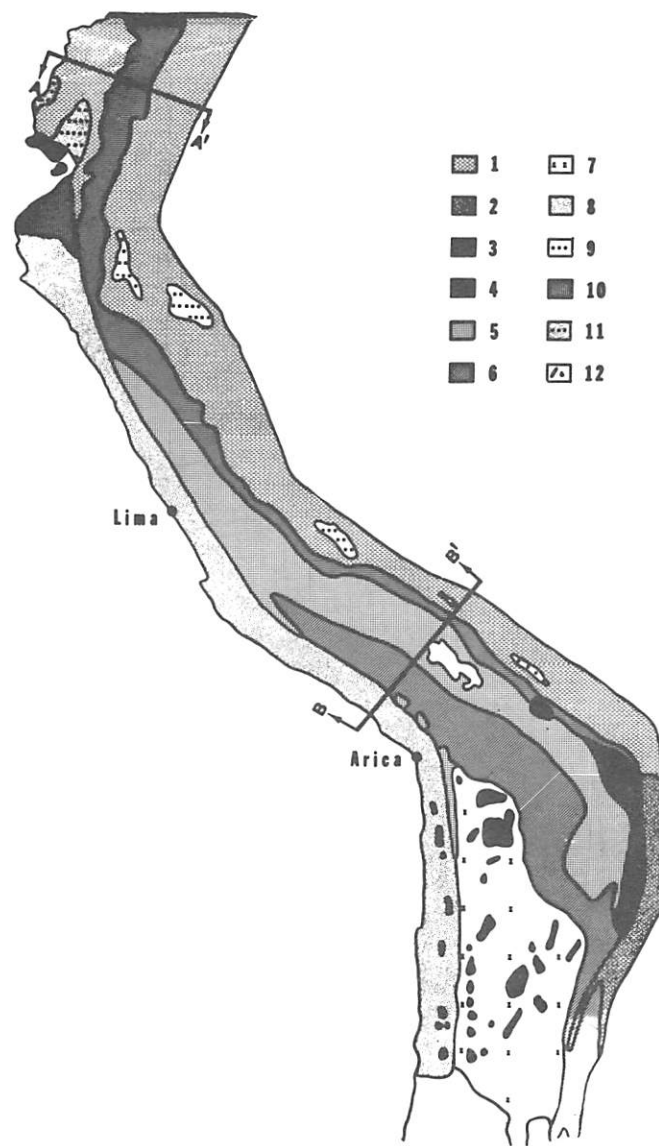


Figura 11. Zonas de vegetación de los Andes Centrales. (1) bosques tropicales pluvifolios (incluyendo bosques de montaña); (2) bosques tropicales-subtropicales semidecíduos (Tucuman-Bolivia); (3) faja de páramo ecuatorial y pastizales tropicales siempre semi-verdes de alta montaña; (4) praderas de montaña subtropical; (5) faja de puna húmeda; (6) faja de puna seca; (7) puna desértica y espinosa (Puna de Atacama); (8) Desierto de Atacama; (9) sabanas abiertas dentro de bosques pluvifolios; (10) sabanas espinosas (bosques y pastizales) en las regiones costeras peruanas y ecuatorianas; (11) sabanas húmedas (bosques deciduos y pastizales) en la zona costera del Ecuador; (12) salares. Las dos flechas de doble extremo señalan la posición de los cortes transversales de la Figura 12. (Modificado de Troll, 1968; reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

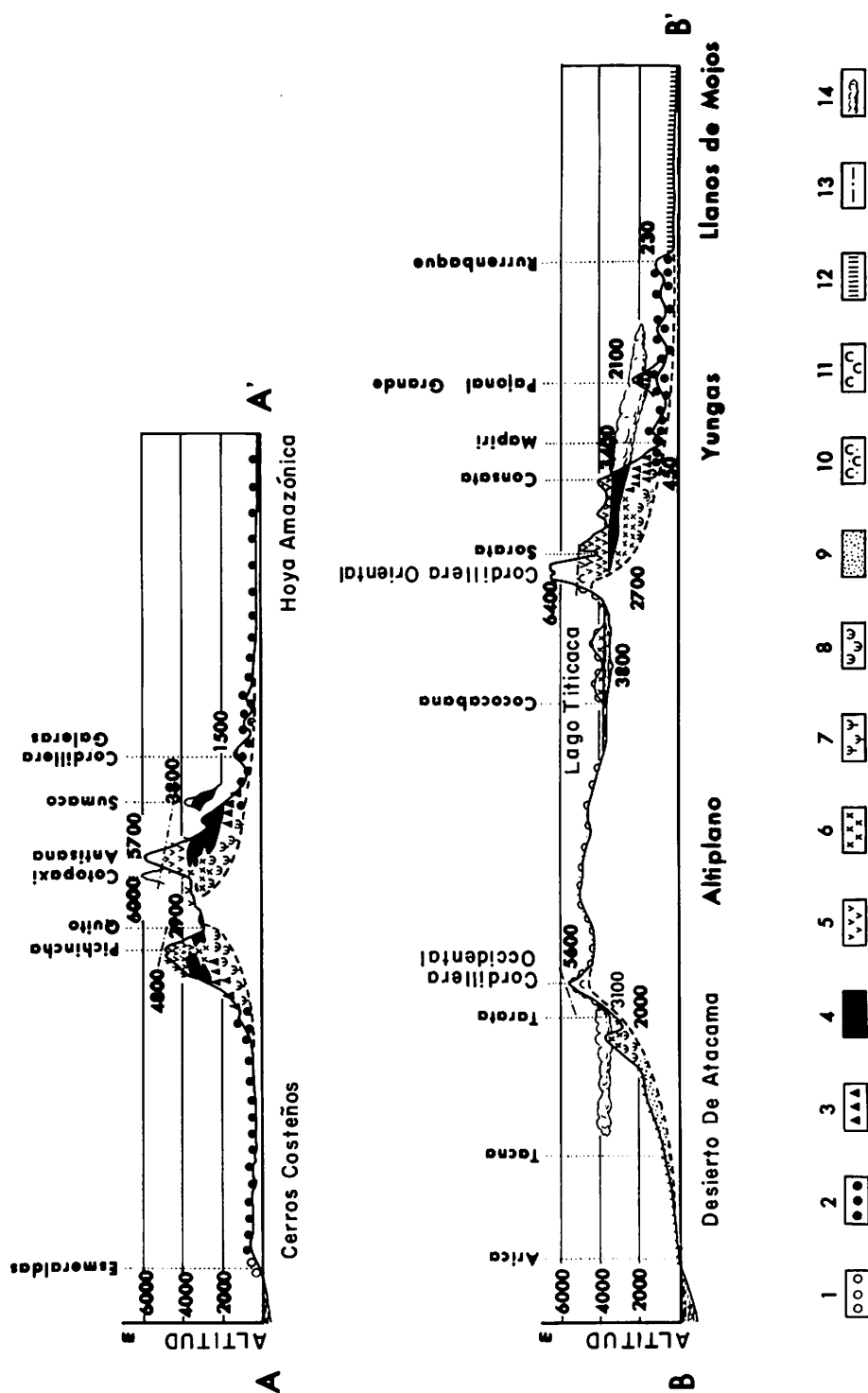


Figura 12. Sección transversal de los Andes centrales en el Ecuador (arriba) y de los Andes tropicales en la latitud del Lago Titicaca, de la Figura 11. (1) bosques semi-decíduos de tierras bajas; (2) bosques ombrófilos de zonas bajas; (3) bosques tropicales siempre verdes de montaña baja (tierra templada); (4) bosques tropicales siempre verdes ceja de montaña (bosque de nubes); (5) páramos; (6) arbusto mesófito y árboles (*Polylepis* = quinal) de tierra fría; (7) monte espinoso y arbustos de tierra templada (formación del valle); (8) vegetación arbustiva y espinosa de sierra; (9) desierto; (10) puna húmeda o pastizales alto-andinos; (11) puna seca y espinosa; (12) sabanas húmedas de zonas bajas; (13) línea de nieve; (14) Faja de nubes. (Reproducido de Troll, 1968; con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

Figura 7). Esta es un área de bosques nublados, los bosques de cima de montaña tropical siempre verdes, que se extienden hasta cerca de los 3500 m.

Weberbauer (1936) agrupa los bosques tropicales siempre verdes superiores e inferiores bajo el nombre de ceja de montaña y la describe como una zona permanentemente cubierta o velada por la niebla. La niebla aumenta la humedad, modera la luz y nivela las temperaturas frías.

Aunque las palmeras del flanco oriental no se extienden dentro de la zona de ceja, ésta se caracteriza por una abundancia de helechos, helechos epífitos, líquenes, musgos, plantas de flor, bosques enanos siempre verdes y bosques de arbustos y árboles pequeños. Las ramas frondosas y retorcidas de las formaciones leñosas forman, a veces, matas densas. En mayores elevaciones de la ceja, los árboles se reducen en tamaño y son sustituidos por formaciones achaparradas con depresiones de pequeños pantanos y estepas de pastos. Esta formación achaparrada marca la transición a la tierra helada a 4000 m. La tierra helada es un área de "estepa microtermal de pasto" (Weberbauer, 1936) también llamada páramo. Aunque el páramo es una formación de plantas típicas de las tierras altas en el Norte del Perú y en el Ecuador, en el Sur del Perú se ubica en el lado más húmedo y oriental de la Cordillera Oriental. Esta estepa se hace más rala y da lugar a un desierto helado entre los 4500 m y 4900 m; los nevados perpetuos aparecen entre los 4900 y 5300 m.

En relación a la productividad del flanco, Ellenberg (1964) ha señalado que las áreas montañosas tropicales y sub-tropicales, que están continuamente húmedas, tienen su mayor productividad vegetal en las tierras bajas y que la productividad disminuye progresivamente a mayores altitudes. Por otro lado, en regiones topográficamente similares con un pronunciado período estacional seco, la productividad óptima de las plantas se encuentra en el cinturón nuboso de altitud intermedia o justamente debajo -- la zona donde la estación seca tiene el mínimo efecto. Los Andes peruanos Centrales son un claro ejemplo

de esto. El flanco oriental constantemente húmedo tiene una alta productividad en los bosques pluviales tropicales de tierras bajas, la cual decrece con la altitud. Las laderas occidentales, no obstante, tienen su mayor productividad en la zona achaparrada semi-siempre verde de altura intermedia, zona asociada con la condensación nubosa. Basados en esta observación, debería ser cierto que la altitud relativa de la zona de mayor productividad vegetal aumentará a medida que uno se desplaza del NO al SE, descendiendo los Andes peruanos del Sur sobre cada flanco, debido al creciente desarrollo del período estacional seco en la misma dirección.

La zona más oriental del altiplano es la puna húmeda o de pastos; la porción occidental es la puna seca, zona que Weberbauer (1936) llama "matorral de tola." La vegetación de estas dos zonas será descrita ampliamente en la sección siguiente.

El Flanco Occidental

Al Oeste del altiplano, la puna seca es la zona de vegetación que predomina en la Cordillera Occidental sobre los 4000 m. Debajo de ésta área, están las formaciones de arbustos mesófitos. Los manojos de pastos duros y perennes y los arbustos tola (Lepidophyllum quadrangulare) son los elementos comunes debajo de los 3500 m. A medida que uno desciende más, la vegetación se hace más abierta y xerófita, los árboles son escasos y los pastos desaparecen. Una zona de suculentos arbustos espinosos y cactus con pocas hierbas anuales y plantas tuberosas se extiende hasta llegar al desierto costero que empieza a los 2000 m. El desierto, una zona sin vegetación excepto donde es disectada por angostos valles, se encuentra bajo la escasa precipitación de las montañas más altas y por encima de las nieblas de la costa. La última zona de vegetación ubicada en el gradiente Noreste-Suroeste, las lomas, depende de la humedad de estas garúas (nieblas) de la estación del solsticio Norte. Las lomas presentan matas dispersas de hierbas cortas sobre las colinas costeras; muy pocos pastos o plantas lenosas se encuentran en esta zona. Las lomas aparecen con las densas brumas y

desaparecen en la estación del solsticio de verano cuando éstas se levantan.

El Altiplano

Las tres principales zonas de vegetación del altiplano son la puna húmeda, la puna seca y la puna desértica (Cabrera, 1968; Mann, 1968; Troll, 1968). Estas zonas son angostas y alargadas, como consecuencia de la topografía de las montañas y de las fajas de precipitación decreciente que corren del Noreste al Suroeste, cada una más distante del ITF (Figura 11). Debido a que las montañas se ensanchan en el Sur del Perú, los páramos y las punas húmeda y seca son desviadas hacia el Este y tienden a cruzar los Andes diagonalmente (Troll, 1968). En el Ecuador, que recibe lluvia en ambos lados de las relativamente angostas montañas, la distribución de la vegetación es casi simétrica (Figura 12a). Si uno se mueve al Sureste, la precipitación decrece concentrándose en una sola estación y la variación de la temperatura diurna aumenta. Los páramos son reemplazados por la puna húmeda y luego por la puna seca a lo largo de un transecto que desciende hacia el interior de las montañas. Donde los Andes doblan hacia el Sur, lejos del área de baja presión de Brasil y del ITCZ, las cuencas interiores se secan. Esta es la puna desértica de Bolivia y del Norte de Chile (Puna de Atacama), un área donde los salares y borateros son frecuentes.

Nuestra descripción de la vegetación del altiplano se centra en la puna húmeda, fuera de la influencia del Lago Titicaca, y en la puna seca, al Oeste, limitada por el Sur del Perú. Desde el punto de vista de la flora, la puna lluviosa o húmeda está más relacionada con las Cordilleras occidentales que con la cadena oriental (Weberbauer, 1936) y las zonas húmedas y secas comparten muchos elementos. Los datos climáticos para Nuñoa y Chuquibambilla son típicos de la puna húmeda, mientras que en la puna seca la precipitación se reduce a 250 o 500 mm (Mann, 1968).

Weberbauer (1936) distingue cinco formaciones de vegetación en el altiplano. Primero está la cubierta vegetal de la puna, que ocupa áreas

húmedas a nivel con pocas rocas. Un tapiz densamente compacto de vegetación herbácea corta, plantas almohadilladas y arrosetadas alterna con pedazos de terreno desnudo. Pocos líquenes, musgos, arbustos erectos y manojos de pastos altos viven en esta formación vegetal. Hodge (1946), señala que la vegetación almohadillada, con la Azorella sp. como especie dominante, puede encontrarse en muchos lugares del Sur del Perú entre altitudes de 3800 y 5200 m. En segundo lugar, está el manojito o penacho de pastos que cubre grandes áreas del altiplano. Los manojos de estos pastos vigorosos y perennes están rodeados por pedazos de suelo libre que sustentan un pequeño número de hierbas dicotiledóneas y arbustos erectos. La tercera formación es el páramo Distichia. Esta formación requiere constante humedad del suelo y por lo tanto se encuentra cerca de las corrientes de agua o de pequeños lagos en suelos planos de pobre drenaje. La planta dominante, Distichia muscoide, forma una superficie cerrada y ondulada lo suficientemente firme como para caminar sobre ella, salpicada de charcos de agua. Los páramos de Distichia forman a veces turba (Weberbauer, 1936; Cabrera, 1968). En cuarto lugar, está la vegetación de áreas rocosas. Aquí, se puede encontrar líquenes más abundantes, musgos y helechos, además de arbustos erectos, hierbas altas y manojos de pastos. La vegetación en las áreas rocosas llega a mayores altitudes que sobre tierras desnudas, aparentemente porque la capacidad de la roca para retener el calor es mayor que la del suelo. La formación final es la de pequeños y escasos bosques de Polylepis, un retorcido y achaparrado árbol que se asemeja a la caoba de montaña y raramente crece más de 3 m. Manojos de pastos y hierbas crecen en los espacios que median entre los árboles; el suelo debajo de ellas es desnudo. El Polylepis crece hasta en altitudes de 4600 m (Troll, 1968) y su distribución es aparentemente independiente del agua subterránea y de la pendiente y condiciones del suelo.

En una descripción algo diferente de la vegetación, Cabrera (1968) reconoce dos provincias verticalmente divididas, la provincia puneña (3400 a 4300 m) y la provincia altoandina (4300 a 5000 m). La provincia puneña, de suelos más secos, se compone de arbustos aislados y de

vegetación herbácea diminuta. Las áreas más húmedas de las montañas centrales, están compuestas de pastizales, pequeñas áreas de densos pastos enanos tipo césped y áreas abiertas de Polylepis. La provincia altoandina ésta formada por pastos xerófitos desparramados. En áreas más rocosas, se compone de plantas dicotiledóneas pulvinus que encuentran protección en el microrrelieve. Esta descripción de la vegetación del altiplano comparte muchos aspectos con la hecha previamente por Weberbauer (1936).

En general, la vegetación del altiplano es herbácea, perenne y enana (Weberbauer, 1936; Hodge, 1946). La mayoría de las familias son Compositae, Graminaceas, Leguminosas, Solanaceas y Verbenaceae (Cabrera, 1968). Las plantas bulbosas y tuberosas y los arbustos grandes o árboles son escasos; el número limitado de plantas leñosas son siempre verdes (Hodge, 1946). Muchas de las plantas almohadilladas del altiplano, así como las formas menos especializadas, son endémicas (Weberbauer, 1936).

Los estudios cuantitativos de la vegetación del altiplano son muy limitados; una excepción es el reciente trabajo de Pearson y Ralph (1974). Estos autores han estudiado ambas comunidades, la del ichu o manojos de pastos y la tola o pequeños arbustos del altiplano occidental del Sur del Perú. En el área estudiada de manojos de pastos (3900 m), el 50% del suelo estaba cubierto de vegetación y la mitad de ésta se atribuyó al pasto ichu (generalmente Stipa ichu). Aparte del ichu, se identificaron 18 especies en el área de estudio. Las más importantes fueron la Calamagrostis cf. rigescens (9.3% de cobertura) y la Muhlenbergia fastigiata (6.6% de cobertura). La Stipa ichu es considerada como un manojito de pasto "blando" y se encuentra entre los 3800 y 4100 m. Aunque la Stipa ichu está clasificada como de poca palatabilidad (ONERN/CORPUNO Vol. IV, 1965), en el área estudiada por Pearson y Ralph (1974) fue densamente pastoreada junto con pequeñas plantas que crecían entre los manojos de Stipa.

La Tola (generalmente Lepidophyllum o Baccharis), un pequeño arbusto parecido a la artemisia, se encuentra en las porciones occidentales más secas del Sur del altiplano peruano. En el área de estudio escogida por Pearson y Ralph, el 44.3% de la cubierta del suelo estuvo distribuido

como sigue: manojos de pasto (Festucca) 16.8%; tola (Lepidophyllum) 9.7%; manojos de pastos enanos (Calamagrostis) 14.8%; en forma de cobertura "compuesta tipo Senecio" 2%; y Pycnophyllum tetrastichum 1%. Se identificaron ocho especies y, otra vez, el área estaba fuertemente pastoreada. En ambas zonas de estudio, casi toda la vegetación tenía una altura menor de 0.5 m.

La altura de la vegetación y particularmente la ubicación de los retoños vegetales en relación con el suelo son formas importantes de adaptación y proveen las bases para el sistema de clasificación de formas de vida de Raunkiaer (ver Shimwell, 1972). Mann (1968) ha descrito la vegetación andina de gran altura en base a este sistema y repetimos esa descripción aquí (ver Figura 13).

(1) Las nanofanerófitas "sostienen sus brotes o ápices de retoños en tallos geotrópicamente negativos en una posición aérea expuesta; más de 2 m de altura."* En las zonas altas, estas plantas son comúnmente resinosas o aceitosas y pueden adoptar formas de trepadoras (Chuquiragua, Adesmia, Nassauvia, Ephedra, Baccharis, Lepidophyllum).

(2) Las camaefitas son "plantas leñosas o herbáceas, de poco crecimiento, con retoños en ramas aéreas cerca de la superficie del suelo." En las tierras altas, las formas almohadilladas son comunes (Mulinum, Azorella, Pycnophyllum).

(3) Las hemicriptófitas "se caracterizan por la degeneración del retoño a nivel del suelo al comienzo del período desfavorable, de modo que solamente las partes aéreas bajas de la planta quedan con vida y lucen botones a nivel de la superficie de la tierra." En los altos Andes, éstos son rugosos, herbáceos, pastos siempre verdes (Festuca, Stipa, Poa, y plantas arrosetadas, Plantago, Viola y Calycera) que están cerca del suelo.

(4) Las geófitas son "plantas terrestres . . . cuyos botones ó ápices de brotes sobreviven las estaciones desfavorables en diversos

*Definiciones citadas de Shimwell (1972).

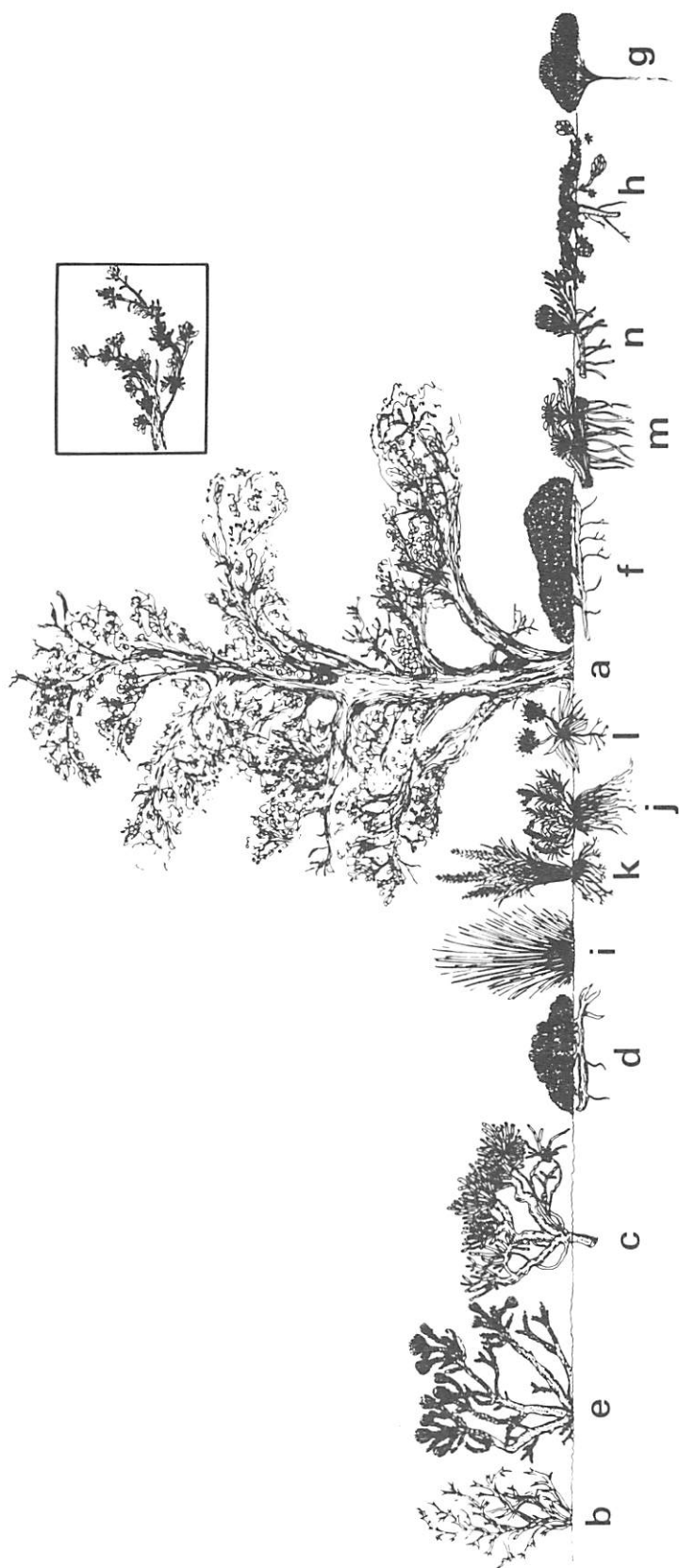


Figura 13. Plantas típicas del altiplano ilustran de las formas de vida encontradas en la región montañosa del Sur del Perú. (1) Microfanerófito: (a) Polylepis tomentella; (2) Nanofanerófito: (b) Adesmia horrida, (c) Ephedra americana, (d) Baccharis serpyllifolia, (e) Lipidophyllum quadrangulare; (3) Camaeefitas: (f) Azorella multifida, (g) Pycnophyllum molle, (h) Lupinus microphyllus; (4) Hemicriptófitas: (i) Festuca scirpifolia, (j) Poa chamaeclinos, (k) Calamagrostis vicunarium, (l) Plantago lamprophylla; (5) Geófitas: (m) Perezia coeruleascens, (n) Werneria pygmaea. (Reproducido de Weberbauer, 1945; Mann, 1968; Troll, 1968 y fotografías de los autores. Reproducción con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

niveles de profundidad debajo del suelo." Las especies representativas de las tierras altas incluyen Distichlis spicata, Psila y Liliacea.

(5) Las terófitas "son plantas que sobreviven el invierno como semilla, es decir, son anuales donde el ciclo de vida generalmente se extiende sólo de Primavera a Otoño. No se registran ejemplos en tierras altas.

El espectro biológico de la vegetación de las altas montañas en los Andes es: Nanofanerófita, 15%; Camaefitas, 20%; Hemicriptófitas, 45%; Geófitas, 18%; y Terófitas, menos de 2%. Esto puede ser comparado con el Espectro Normal (una composición tomada al azar de 1000 especies del mundo) que dice: Nanofanerófitas, 46%; Camaefitas, 9%; Hemicriptófitas, 26%; Geófitas, 6%; y Terófitas, 13% (Shimwell, 1972).

El sistema Raunkaier de clasificación de vegetación está basado en características estructurales que están funcionalmente relacionadas con los requerimientos de adaptación, particularmente aquellos de clima. Una comparación de las formas de vida andinas con las del Espectro Normal revela un número desproporcionado de Camaefitas, Hemicriptófitas y Geófitas, todas plantas bajas y compactas que protegen importantes órganos de crecimiento manteniéndolos debajo o casi a nivel de la superficie de la tierra. Estas formas de vida dependen del calor y del microrrelieve de la tierra para protegerse de la sequía, de la helada y del viento. Muchas especies del altiplano tienen, en mayor o menor grado, la forma de plantas almohadilladas (Weberbauer, 1936; Hodge, 1946). Estas varían desde arbustos enanos enrollados en espiral y los resistentes manojos de pastos que tienen la apariencia compacta de una escoba de paja, a la Azorella, una planta que toma la forma de un montículo pequeño con la superficie casi tan dura como la del suelo que la rodea (Figura 13). Estas plantas minimizan las proyecciones externas, reduciendo la exposición. Tienden a formar sólidas superficies, aislando el interior de la planta, de manera que ésta se beneficie del relativamente cálido y húmedo ambiente del suelo. Las plantas almohadilladas absorben el agua como una esponja (Hodge, 1946) y, ayudadas a veces por espinas o ramas duras y filosas, protegen la casi totalidad de su estructura de los pastoreos.

Otras adaptaciones de las plantas de tierras altas pueden ser resumizadas de la siguiente manera: (1) Los sistemas de raíces de las plantas de tierras altas son grandes y a veces ampliamente extendidas debajo de la superficie de la tierra. Las raíces gruesas son comunes (Hodge, 1946; Cabrera, 1968) y éstas son generalmente más leñosas que carnosas (Weberbauer, 1936). (2) Los tallos y las ramas de estas plantas son gruesas y tienen clorofila parénquima en los brotes jóvenes. A menudo, tienen espinas u otras agudas proyecciones. El parénquima es reducido, el esclerénquima aumentado y el clorénquima puede hallarse debajo de la epidermis (Cabrera, 1968).* El crecimiento lento, el tamaño reducido y el acortamiento de los internodos llevan a las formas arrosetadas y almohadilladas ya tratadas (Cabrera, 1968; Troll, 1968). (3) Las hojas y las flores son de tamaño reducido, carnosas y coriáceas (Hodge, 1946; Cabrera, 1968; Mann, 1968). Para reducir la transpiración y la desecación, las hojas pueden ser enrolladas (Hodge, 1946; Cabrera, 1968), vellosas (Weberbauer, 1936), apretujadas y de superficie intrincada. Las adaptaciones anatómicas incluyen paredes externas gruesas, una cutícula gruesa, presencia de cera o resina y modificación de los estomas y del parénquima (Cabrera, 1968). También podemos encontrar altas concentraciones de líquido celular en estas plantas (Mann, 1968). Estas adaptaciones son comunes para las plantas que habitan medio ambientes secos o fríos (Daubenmire, 1947).

No estamos enterados de ninguna medición reciente de la productividad de las comunidades de plantas del altiplano; sin embargo, alguna información anterior sobre este problema servirá para presentar un estimado hecho por Mann (1968). Primero, limitadas áreas de las tierras de gran altitud están cubiertas de vegetación. Las cifras dadas por Pearson y Ralph (1974), 50% para Stipa ichu y 33.3% para una comunidad

*El Parénquima es el tejido fundamental de las plantas compuesto de células de pared delgada. El Esclerénquima es el tejido protector y de sostenimiento compuesto de células engrosadas y endurecidas de las cuales ha desaparecido generalmente el protoplasma. El Clorénquima es tejido parenquimoso conteniendo clorofila.

tola, para el altiplano como un todo, están probablemente en el extremo superior del rango de variación. Las áreas rocosas y expuestas y las áreas de laderas empinadas generalmente sostienen menos cobertura que las comunidades Stipa ichu y tola, de áreas más planas y de más baja altitud. Segundo, el tamaño enano y el lento crecimiento de las plantas del altiplano, relacionados con la ausencia de una "estación térmica" para el crecimiento, y las bajas temperaturas nocturnas (Troll, 1960, 1968) también inhiben la productividad. Estos dos factores, cobertura parcial y enanismo, harán descender la productividad del altiplano en relación con otros ambientes. Los suelos pobres, la sequía y la baja presión parcial del dióxido de carbono y del oxígeno deben ser considerados como factores adicionales que podrían limitar la productividad del altiplano. Por otro lado, la fuerte insolación en las latitudes tropicales y la elevada altitud deberían ser favorables para la productividad. Schwabe (1968) sugirió que el ciclo diurno de temperatura podría también ayudar a la productividad neta. La insolación fuerte con temperaturas cálidas ayuda a la fotosíntesis durante el día y las temperaturas nocturnas bajas o congelantes inhiben el consumo de productos fotosintéticos en la respiración nocturna.

Ruthsatz (pers. comm., 1974) ha calculado el peso seco de la biomasa sobre la superficie terrestre en la Argentina o la puna seca, basado en estudios de la cubierta vegetal (Ruthsatz, 1974) y en las medidas del peso de las especies dominantes, entre 2 y 4 toneladas por hectárea. Específicamente, la estimación de Ruthsatz es: los pastizales de las elevaciones andinas (4500-4900 m, Festuca spp., Deyeuxia spp., Stipa spp., manojos de pastos en suelos azonales), 2 t/ha; manojos mixtos de pastos y vegetación arbustiva siempre verde en laderas altas (4100-4500 m, Festuca spp., Deyeuxia spp., Stipa spp., Bacharis spp., Parastrephia spp., Chiloticchiopsis spp., etc.) 4 t/ha; y arbustos de puna verdes en verano (3300-4100 m, Baccharis spp., Fabiana spp., etc.) 2 t/ha. La información primaria sobre la productividad no está aún disponible para estas áreas de vegetación.

Para el Sur del Perú, Mann (1968) hace dos estimaciones de la productividad del altiplano en base a los datos sobre biomasa dados por Pearson (1959). Para la puna húmeda (Calamagrostis, Muhlenbergia, Nassauvia, Oreomyrris, Geranium, Erodium, Bromus, Festuca), Mann deduce una producción permanente de 7000 kg de materia seca ha^{-1} , que se calcula que proporciona una "cosecha anual" de 80 kg de materia seca por hectárea y por año. Las mismas cifras para la puna seca (Notoriche, Geranium, Astragalus) son 2000 kg de materia seca por hectárea de producción permanente, y 3 kg de materia seca por ha y por año como "cosecha anual." Para comparar, la productividad neta primaria (media) de pastos en zonas templadas es de 5000 kg de materia seca por ha y por año, y para chaparral abierto y enano es de 900 kg de materia seca por ha y por año (Leith, 1973). El uso de la cosecha anual de Mann (1968) puede no ser equivalente a la productividad primaria neta, y sus cifras parecen ser conservadoras. No obstante, parece que la producción de energía de las tierras altas es baja (y baja en relación con la biomasa) y se dispersa en vastas regiones. Mucha de la productividad está acumulada debajo de la superficie del suelo.

FAUNA

Dadas las restricciones ambientales antes mencionadas, podríamos esperar encontrar una fauna limitada en el altiplano. Los hervíboros, por ejemplo, deben enfrentarse no sólo a los rigores del clima y de la topografía sino también a la ruda y energéticamente limitada vegetación que puedan conseguir como fuente de alimentación. Muchas de las cualidades de las plantas de la zona montañosa que les permiten sobrevivir al frío, viento y sequía, pueden también ser vistas como adaptaciones que inhiben el pastoreo o ramoneo. Los factores que inhiben el pastoreo incluyen crecimiento subterráneo y crecimiento inter-rocoso y en grietas, formas de roseta o almohadilla, ramas duras, cortas y a veces espinosas, follaje y flores reducidas y ausencia de frutos. Los aceites, resinas y ceras encontrados en las plantas de estas regiones, así como su generalmente alto contenido de celulosa y sílice (Mann, 1968) también reducen su palatabilidad.

Con relación a la diversidad de fauna, Fittkau (1968) dice que la región Andino-Patagónica es extraordinariamente pobre en número de especies, no sólo en comparación con el área tropical del mismo continente, sino también en comparación con la zona de vida ecológicamente similar de las regiones árticas. Esta razón de la pobreza de la fauna es sostenida por Simpson (1968); sin embargo, hay excepciones. Mientras que los reptiles y anfibios son escasos y viven dentro y alrededor de habitats lacustres (Cabrera, 1968), el altiplano ostenta numerosas especies endémicas de pájaros y pequeños mamíferos (Pearson y Ralph, 1974).

Pearson y Ralph (1974) señalan que el número de especies de pájaros en la comunidad de manojos de pastos ichu de la puna seca es extraordinariamente alta y que el número de especies de pequeños mamíferos es similar al de la zona de pastos de América del Norte. La diversidad de especies (un índice basado en el número de especies y la densidad proporcional de la población de cada especie) está considerablemente por

encima del promedio, sugiriendo una repartición equitativa de recursos. Comparando esta información sobre diversidad con modelos teóricos de la evolución de las especies propuestos por Tramer (1969), Pearson y Ralph (1974) llegan a la conclusión que los pequeños mamíferos están respondiendo como si el medio ambiente de montaña fuera predecible y no riguroso. No obstante, la densidad de población y la biomasa de pequeños mamíferos son bajas. La biomasa para pequeños mamíferos es de 115.0 gr/ha, mientras que aquella para pájaros es de 463.6 gr/ha, cuatro veces mayor (Pearson y Ralph, 1974). Un abundante número de mamíferos (Mann, 1968) y pájaros carnívoros (Olrog, 1968) están capacitados para hacer uso de la fauna herbívora, aunque algunos de los carnívoros comen materia vegetal en algunas épocas del año (Mann, 1968). La diversidad de mamíferos y pájaros del altiplano surge de la historia de la fauna de la región (biogeografía) y de la flexibilidad de adaptación de los animales involucrados. Cada uno de estos factores será brevemente tratado a continuación.

Sud América fue un continente aislado durante la mayor parte de la evolución histórica de los mamíferos (Cenozoico) y se conectó con América del Norte en el comienzo del Pleistoceno, dos o tres millones de años atrás. En ese entonces, los mamíferos placentarios adaptados a climas templados empezaron a moverse hacia América del Sur a lo largo de los Andes en grandes cantidades, desplazando los marsupiales, edentados y ungulados endémicos. Los inmigrantes incluían conejos, roedores, carnívoros placentarios, prociónicos (como el coatí), mastodontes, caballos, tapires, pecaríes, camélidos y ciervos (Simpson, 1968), y especies de pájaros (Fittkau, 1968). Estos inmigrantes poblaron la casi totalidad de Sud América. En total, constituyen cerca de la mitad de la fauna del continente y la mayor parte de ésta en las zonas montañosas (Simpson, 1968). Otros animales han evolucionado dentro de las regiones Andinas y sus alrededores. Aunque la evolución de estas especies es limitada en el tiempo por la aparición de ambientes frío-templados a sub-árticos en el Mioceno, los acontecimientos físicos y climáticos del Pleistoceno han contribuido activamente a la variedad

de las especies. La alteración de los climas glaciares y noglaciares y los movimientos consiguientes de las zonas de vegetación; la división y el aislamiento de las poblaciones por repetidas apariciones de glaciares, lagos glaciares, amplia diseminación de cenizas volcánicas y la actividad tectónica han presentado las condiciones ideales para la irradiación específica de mamíferos endémicos e inmigrantes y de pájaros en las altas montañas (Vuilleumier, 1971).

Otro aspecto de la diversidad de mamíferos y aves en el altiplano es la gran capacidad de adaptación de estos dos grupos. Por ejemplo, los animales que en más bajas altitudes son nocturnos se hacen activos en horas del día en las áreas más elevadas. Igualmente, los animales que son especialistas en pasto en bajas altitudes pueden transformarse en zoofagos en las altas montañas. El desplazamiento a las grandes altitudes puede también significar un retardo en el desarrollo. Una especie que tiene dos o tres generaciones por año en baja altitud podría, en habitats de altas montañas, tener solamente una (Mann, 1968). Este retardo en el crecimiento es similar a aquél observado en las plantas.

Sorprendentemente, la baja tensión de oxígeno del altiplano parece no ser un factor limitante de importancia en la distribución de los mamíferos de la zona montañosa. Esto no se debe a que la hypoxia crónica sea un factor insignificante; la importancia de la hypoxia está confirmada por la observación de respuestas de las especies de tierras bajas en la altitud (Morrison, 1962; Altland y Highman, 1971). Más bien, con pocas excepciones, los mamíferos nativos de las zonas altas se han adaptado exitosamente a este intenso y siempre presente factor.

Bullard (1972), revisando las respuestas fisiológicas a la hypoxia crónica, divide los mamíferos en dos amplios grupos. El primer grupo muestra una respuesta típicamente normóxica a la hypoxia, aumentando la relación hematócrita o concentración de hemoglobina en la sangre, y posiblemente desviando la curva de disociación de oxígeno hacia la derecha (indicando una disminuida afinidad entre oxígeno y sangre). Este patrón de ajuste contrasta con el del segundo grupo: las especies nativas de gran altura. La elevada relación hematócrita y la concentración

de hemoglobina arriba mencionadas no están presentes en los mamíferos genéticamente aislados de zonas altas. Estas especies tienden a mostrar una inclinación hacia la izquierda en la curva de disociación (una crecida afinidad por el oxígeno). Morrison et al. (1963 a y b), por ejemplo, no encuentra correlación entre los valores hematócritos y la altitud de origen de los roedores andinos. Esto confirmó los anteriores hallazgos de valores hematócritos bajos en las llamas y vicuñas (Hall et al., 1936). Las excepciones a estos resultados incluyen especies de zona montañosa con una continua mezcla genética desde áreas bajas adyacentes y tal vez humanas (Morrison, 1964). Bullard (1972) señala que la elevada relación hematócrita y de hemoglobina no parece producir ninguna ventaja selectiva y de hecho puede imponer serias consecuencias hemodinámicas (Smith y Crowell, 1963). Además, varios estudios (Turek et al., 1973; Eaton et al., 1974) han demostrado que una desviación hacia la derecha en la curva de disociación tiene un efecto favorable sólo en el rango de la normoxia o hypoxia moderada; hay un efecto perjudicial con la hypoxia severa.

Otras características fisiológicas de las especies nativas de gran altitud han sido resumidas por Bullard (1972) y Folk (1974). Este resumen incluye un período eritrócito de supervivencia más largo (a nivel del mar) y un crecido volumen de plasma comparado al de los animales de zona baja expuestos a hypoxia crónica. Basado en evidencias más limitadas, Bullard (1972) sugiere que los animales de zonas elevadas muestran una mayor habilidad para la función tisular a baja tensión de oxígeno o bajo condiciones anaeróbicas y una mayor habilidad para regular la tensión del oxígeno del tejido manteniendo las funciones circulatorias y respiratorias.

Desafortunadamente, los únicos mamíferos de altitud extensamente estudiados, con la excepción de los humanos, han sido los roedores y los camélidos. Es posible que estos animales posean características especiales de zonas bajas que los capacitan para moverse fácilmente en las regiones de gran altitud (Bullard, 1972). En los roedores, por ejemplo, las adaptaciones para excavar (Darden, 1972) pueden tener

importancia en su adaptación a un medio de hypoxia. Los camélidos como familia tienen células más pequeñas de sangre roja y por consiguiente una mayor área superficial para la difusión del oxígeno. Esto, en parte, explica su característica curva de disociación de oxígeno hacia la izquierda y que está presente en ambas especies, la de alta y la de baja altitud (Chiodi, 1970-71). Es así, que uno debe preguntarse si estas características fisiológicas son solamente el resultado de un solo agente ambiental (i.e., hypoxia de gran altitud).

Pearson (1951) dice que la habilidad para vivir en un habitat abierto y seco, de asegurarse suficiente alimento de la vegetación dispersa y de sobrevivir y reproducirse bajo las peculiares condiciones térmicas del altiplano pueden tener más importancia que las adaptaciones fisiológicas a la hypoxia. Koford (1957) hace casi el mismo comentario al referirse específicamente a la vicuña. Muchas de las características de los mamíferos y pájaros del altiplano pueden ser relacionadas con los factores arriba mencionados por Pearson (1951). Estos incluyen (1) el uso del calor del suelo o del aire por restricción de los patrones de actividad, generalmente diurnos (Pearson, 1951; Mann, 1968); (2) la vida en madrigueras, cuevas o entre rocas y riscos (Pearson, 1959; Mann, 1968); (3) dientes incisivos duros y en continuo crecimiento y digestión especial (rumiante) (Mann, 1968); y (4) piel gruesa, plumaje denso y tejido subepidérmico adiposo (Pearson, 1951; Cabrera, 1968; Mann, 1968). Muchas especies corredoras son comunes en el altiplano, como son los roedores (Mann, 1968); muchas especies de pájaros se alimentan del suelo (Pearson y Ralph, 1974).

Resumiendo, se han dado ejemplos de adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de comportamiento de la fauna y flora de zonas de gran altitud. Poco se ha dicho, sin embargo, acerca de las características de adaptación de las poblaciones del altiplano como un todo. Basados en argumentos teóricos (Levins, 1968), esperaríamos que los organismos vivientes en un medio ambiente fluctuante y variable demuestran un alto grado de flexibilidad de adaptación. Esta flexibilidad puede ser genética (variedades ecotípicas o subespecies), o podría ser adquirida

mediante un alto énfasis en la plasticidad fenotípica. Billings (1973) señaló que ambos mecanismos de ajuste se encuentran en la flora alpina y que las variedades ecotípicas son comunes entre los cultivos andinos (Simmonds, 1965; Cardenas, 1969; Ugent, 1970). Hasta la fecha, sin embargo, muy pocos estudios se han hecho con respecto a este problema para llegar a conclusiones definidas.

INTERACCION HOMBRE-MEDIO AMBIENTE

Hasta aquí hemos tratado el medio ambiente físico y biótico de la zona montañosa del Sur del Perú sin considerar las poblaciones humanas o su histórica influencia en el subsuelo, flora y fauna de la región. El resto de este trabajo tratará más explícitamente sobre las poblaciones humanas y sobre la interacción hombre-medio ambiente que son el tema del interés contemporáneo. Reconocemos a los humanos como los dominantes ecológicos de este sistema. El medio ambiente de los altos Andes es el producto de siglos de coadaptación de poblaciones humanas y no humanas, ambas interactuando con el substrato. Los humanos han sido, y continúan siendo, el factor más importante en la determinación de la estructura y viabilidad de este ecosistema.

Los grupos humanos en los altos Andes tienen diversos patrones de adaptación a nivel individual y en grupo. Hemos tomado en consideración solamente un grupo como primer ejemplo. Está casi aislado y contiene cerca de 8000 personas aún muy dependientes de una mezcla de agricultura y pastoreo. Nuestra elección de un solo ejemplo demanda que ignoremos algo de la diversidad de adaptación que es característica de las zonas altas andinas, pero aparte de nuestra familiaridad y de la extensa información sobre el presente ejemplo, hay razones para este enfoque. Los pastores agricultores han sido históricamente y son en la actualidad el tipo de grupo humano predominante en las altas montañas tropicales. Es este sistema el que ha demostrado más de cerca la coevolución de la población humana y la base de recursos naturales. Los pastores agricultores todavía son un grupo numeroso en los Andes Peruanos. Su interacción diaria con los ambientes locales que los sustentan y su dependencia de estos medios son vitales, tanto que su actual subsistencia es marginal y dependiente de los productos alimenticios y de otros recursos producidos en gran parte sobre la base ecológica local. Consecuentemente, son los primeros en sentir los efectos de un deterioro ambiental; el balance ambiental llega a su punto crítico cuando estos

grupos son el objeto de cambios planificados o los agentes de un cambio no planificado. Además, las zonas geográficamente aisladas de alta montaña son también frecuentemente remotas a las prioridades nacionales culturales, políticas y económicas de los gobiernos de zonas bajas. La falta de familiaridad gubernamental con la ecología de zonas altas y con los patrones de adaptación puede exacerbar los problemas de estas zonas.

Para proporcionar al lector una visión de la clase de sistema de adaptación humana a la que nos estamos refiriendo y para dar un contexto específico a las generalizaciones que siguen, presentamos una descripción de la ecología agrícola y pastoril del distrito de Nuñoa, Departamento de Puno. Esta descripción representa un resumen de una extensa literatura sobre adaptación humana en esta comunidad (ver Baker y Little, 1976, para más detalle y lista de referencias).

El Ecosistema de Nuñoa

El Distrito de Nuñoa (Provincia de Melgar, Figura 14) cubre aproximadamente 950 km² y está ubicado en el límite Noreste de la cuenca del Titicaca. La mayor parte del Distrito está formada por las cuencas de los ríos Nuñoa y Corahuina. Otras elevaciones dentro de Nuñoa se levantan en el Norte de 4000 a 5000 m. Con excepción del sector Sudoeste, está circundado por una serie de cadenas más altas y frecuentemente cubiertas de nieve, que forman el flanco occidental de la Cordillera Oriental. Hacia el Oeste, éstas separan a Nuñoa de las regiones superiores del Valle de Ayaviri; hacia el Norte, de las cabeceras del Río Vilcanota, y hacia el Este, de los precipicios del escarpado Andino. Aunque varios pasos permiten el acceso a estas regiones, las cordilleras más altas actúan en cierto modo como barreras naturales. Esto es especialmente cierto para el transporte vehicular, pero no tanto para el viaje a pie o a caballo. Un camino traficable todo el año (indicado por una línea llena en todos los mapas de la región de Nuñoa) conecta el pueblo de Nuñoa con Santa Rosa en el Valle de Ayaviri. El Distrito de Nuñoa es una de las áreas más altas y más remotas dentro del altiplano Sur del Perú. Este aislamiento nos permite considerar al distrito no

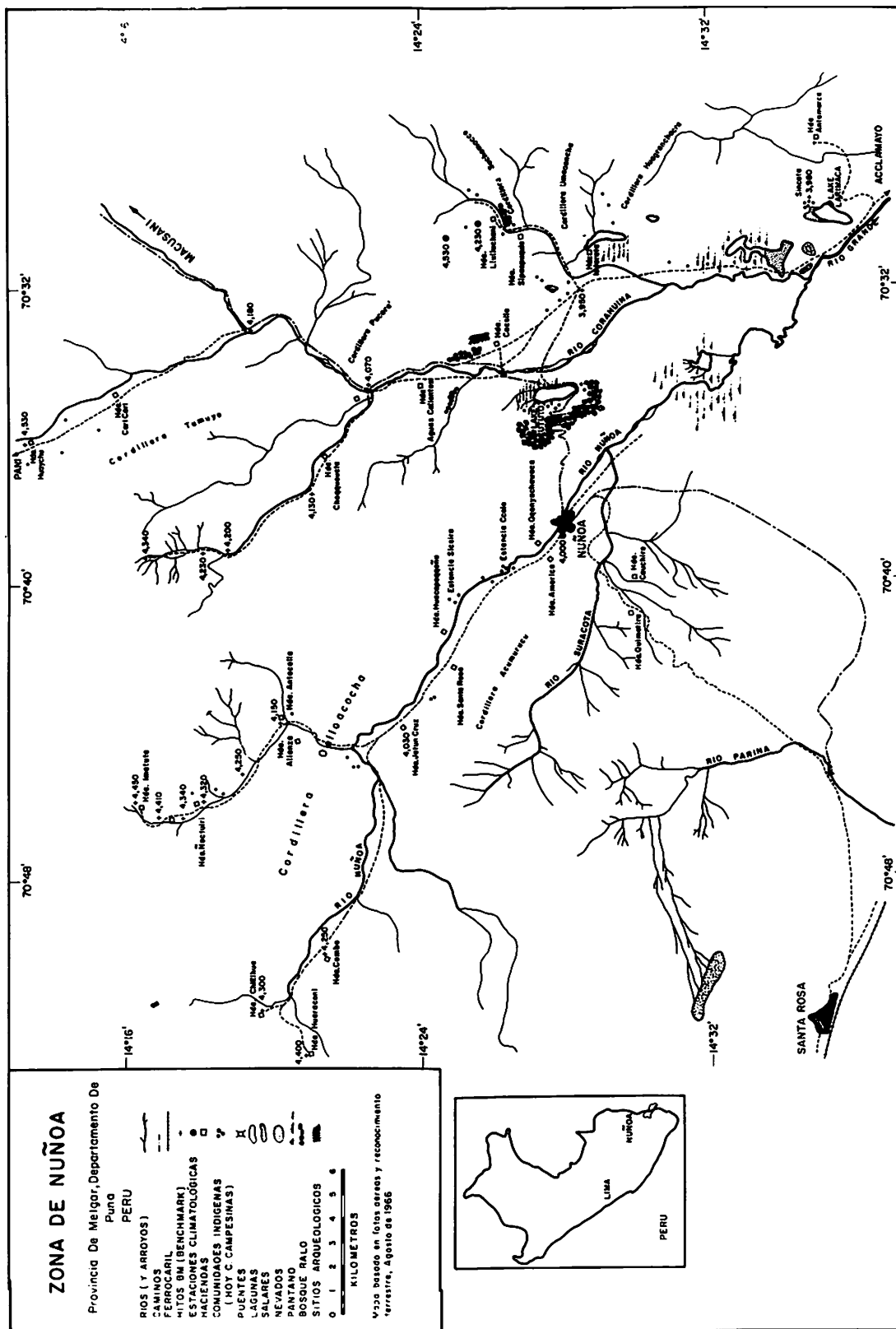


Figura 14. El Distrito de Nuño y sus alrededores. (Reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

sólo como unidad política sino también como un ecosistema limitado.

Paisaje

El terreno de Nuñoa refleja el patrón de drenaje de los ríos Nuñoa y Corahuina y de sus tributarios. Ambos nacen en los nevados perpétuos ubicados más allá del perímetro Norte del Distrito. Los nevados sirven como reservorios, suministrando un desagüe casi continuo sin observar el patrón de lluvias del área inferior. Las corrientes de agua resultantes del derretimiento de la nieve descienden rápidamente a través de valles estrechos y empinados hasta una altitud de aproximadamente 4800 m. Después, se hace manifiesto el piso de un valle definido que se ensancha gradualmente a una anchura de 0.25 km. El verdadero lecho del río yace a 25 o 30 m por debajo del suelo. Las colinas que bordean los altos valles son suavemente inclinadas y se alzan a 200 y 400 m, con curvas catenarias y espolones entrelazados. Sus maduras pendientes indican un gran intemperismo y erosión. Las estribaciones rugosas, las cadenas aserradas y las agujas o cuernos no son formas topográficas características de las colinas inferiores. A medida que el valle desciende por debajo de los 4050 m, su configuración se modifica. Las laderas de las colinas son más inclinadas y más secas y el río desciende más lentamente en un piso de valle plano de varios kilómetros de ancho. El valle alcanza una anchura máxima de más de 10 km más abajo del pueblo (Figura 10); esta es una de las áreas más secas del distrito, pues el flujo de agua está circunscripto a unos pocos arroyitos aislados y a los dos ríos. Con excepción de éstos y de varios pantanos y dos lagos permanentes, la vegetación del piso del valle inferior depende de la precipitación como fuente de agua.

Características Climáticas

Little (1968) revisó la información meteorológica registrada en Nuñoa entre agosto de 1964 y diciembre de 1965. Esta información ha sido complementada con datos que cubren hasta agosto de 1966 por Baker et al. (1968) y hasta 1968 por Thomas (1973). Los datos se basan en

registros de varias estaciones climáticas ubicadas a diversas altitudes sobre el piso del valle y las laderas de la montaña.

Comparados con Chuquibambilla (3910 m) en el Valle de Ayaviri, los datos suministrados por la población de Nuñoa (3974 m) indican que tanto la precipitación como las temperaturas medias mínimas son ligeramente menores en la parte más alta del valle Nuñoa (Figuras 3 y 4). Las temperaturas congelantes tienen una importancia considerable con relación a los tipos de vegetación que pueden subsistir en el distrito. Parecería que las heladas pueden ocurrir en cualquier época del año (Figuras 4e y 4f). Sin embargo, ellas son más frecuentes sobre los 4000 m en junio y julio y menos probables de diciembre a marzo. A los 4500 m, la helada cae casi todas las noches. Las temperaturas nocturnas en las laderas inferiores de las montañas se mantienen ligeramente por encima de aquellas del piso del valle como resultado de la inversión térmica. Es en estas laderas inferiores en que se realiza la mayor parte de la horticultura; el suelo del valle se cultiva solamente por debajo de los 4000 m. La precipitación puede presentarse en gran variedad de formas. Aunque el granizo y la nieve aparecen durante todo el año, son más frecuentes en los meses inmediatamente precedentes y posteriores a la estación fría y seca. Se estima que la precipitación helada constituye el 10% de la precipitación anual en las áreas bajas del distrito (Little, 1968) y este valor aumenta curvilíneamente con la altitud.

Al final de setiembre, la precipitación intermitente señala el comienzo de la estación lluviosa. Las lluvias de significación generalmente empiezan en octubre, alcanzan un pico en diciembre y enero y delinan en abril. El patrón típico diurno durante esta época consiste en cielos despejados en las primeras horas de la mañana con aumento de nubosidad y precipitación en la tarde. A pesar de la aparente uniformidad en el patrón climático antes mencionado, existe una considerable variación, primero entre las áreas dentro de Nuñoa y segundo dentro de un área dada de año a año. No es extraño, por ejemplo, para un sistema de valles, que uno de éstos reciba lluvia mientras que otros adyacentes permanecen secos. La inestabilidad climática es mayor durante el período

transicional entre las estaciones húmedas y secas.

Aparte de la variabilidad local en el patrón de precipitación, hay alteraciones ocasionales e irregulares que se expanden por toda la región del altiplano. Una de ellas es la sequía de larga duración (hasta tres años). En 1939-40 (Figura 6) y 1956-57, el Distrito de Nuñoa, así como casi todo el Departamento de Puno, sufrió ese fenómeno. Los efectos desastrosos se hicieron notar sobre la totalidad de la cadena alimenticia. Las fuentes permanentes de agua se secaron, las cosechas se perdieron, murió gran cantidad de ganado y muchas familias se vieron forzadas a emigrar temporariamente a ecozonas de altitudes inferiores. Desde entonces, han habido otras sequías, pero menos severas. Un segundo disturbio irregular es la helada dinámica o friaje. Se registró un ejemplo en junio 1968 (Figura 5d), que ya ha sido mencionado. (Acápita) La información sobre evaporación potencial e insolación se dan en las Figuras 4d y 5b, respectivamente, y la información concerniente a las formaciones geológicas, tipos subclimáticos y grupos de suelos, se presenta en las Figuras 9, 10 y 15.

Plantas Silvestres

Nuñoa está ubicada en la puna húmeda, estando casi totalmente en lo que Cabrera (1968) llamara la provincia altoandina. Las formaciones ecológicas, las asociaciones vegetales y la capacidad de uso del suelo de este distrito están descritas y mapeadas en las Figuras 16-18. Considerando la flora natural de valor esencial para la población humana, más de veinte variedades de pastos útiles para el pastoreo han sido identificadas dentro del distrito (Tabla 1). De éstas, los dominantes ecológicos, en las elevaciones inferiores, son los manojos de pasto ichu (Stipa ichu y Festuca dolicophylla; Figura 19). Por encima de los 4250 m, este pasto es menos abundante y eventualmente es reemplazado por ramilletes más pequeños. El ichu es uno de los más importantes recursos de plantas con menos cualidades comestibles usados por la población humana. Una vez cortado, el tallo largo y rígido sirve para techar las viviendas rurales. Se emplea en la deshidratación de papas, en el almacenamiento

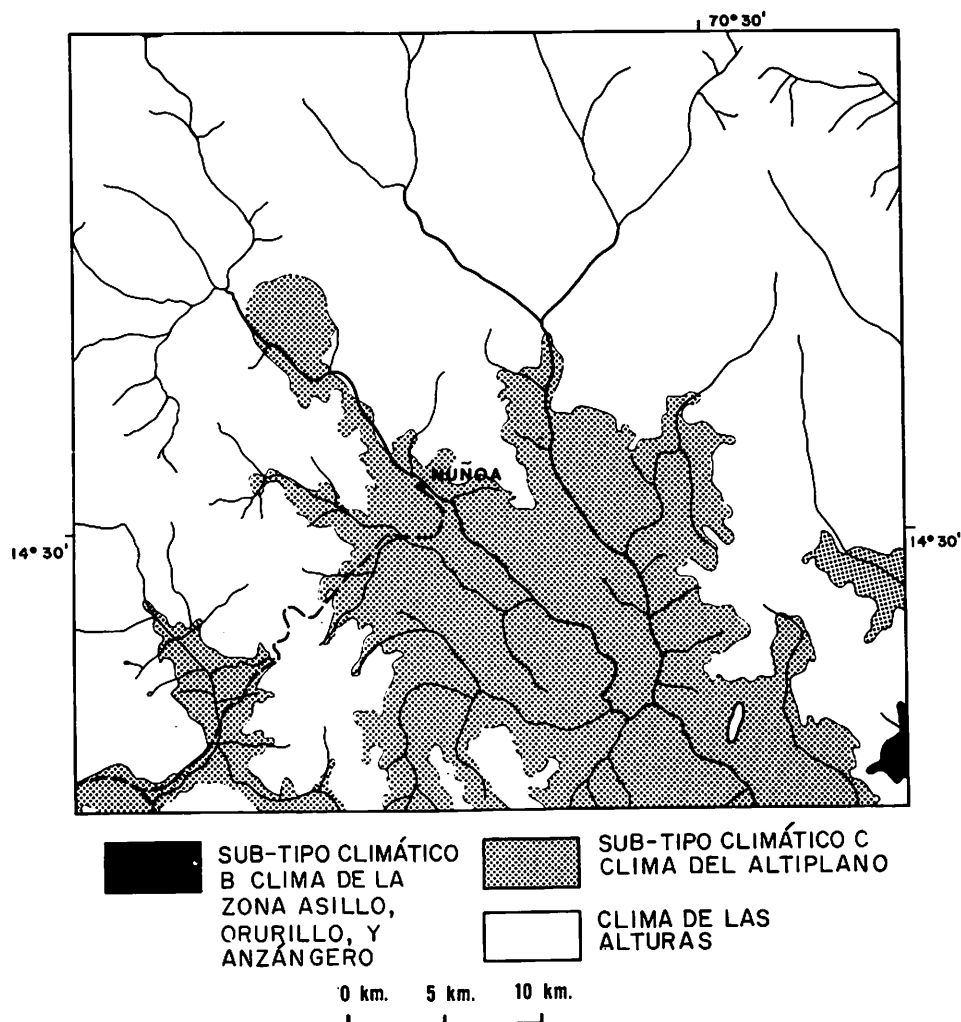


Figura 15. Tipos subclimáticos del área de Nuñoa. Subclima tipo B: clima de Asillo, Orurillo y Azángaro. Temperatura media máxima diaria, 18.9°C ; temperatura media mínima diaria, 0.1°C ; temperatura media anual, 10.4°C ; rango de la temperatura media diaria, 18.8°C . La precipitación media anual en este tipo climático, que es el más uniforme en variación y distribución de los tres tipos tratados, es de 880 mm. Subclima tipo C: temperatura media máxima diaria, 20.4°C ; temperatura media mínima diaria -6.7°C ; temperatura media anual 6.6°C ; rango de la temperatura media diurna, 27.1°C . Heladas intensas ocurren en esta zona. El promedio anual de precipitación es de 644 mm. La variación y distribución de la precipitación en algunas localidades no es uniforme. La presión atmosférica media anual es 630 mm Hg. Subclima tipo D: clima de montañas. No existen datos completos para este tipo de clima, sin embargo, la información recopilada por Baker *et al.* (1968) para 14 meses a una altitud de 4540 m suministra la siguiente información: temperatura media máxima diaria, 9.8°C ; temperatura media mínima diaria, -2.3°C ; temperatura media anual, 3.8°C ; rango de la temperatura media diurna, 17.5°C . Temperaturas por debajo del congelamiento se observaron en el 97.9% de los días registrados. (Reproducción de ONERN/CORPUNO, Vol. I, 1965; reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

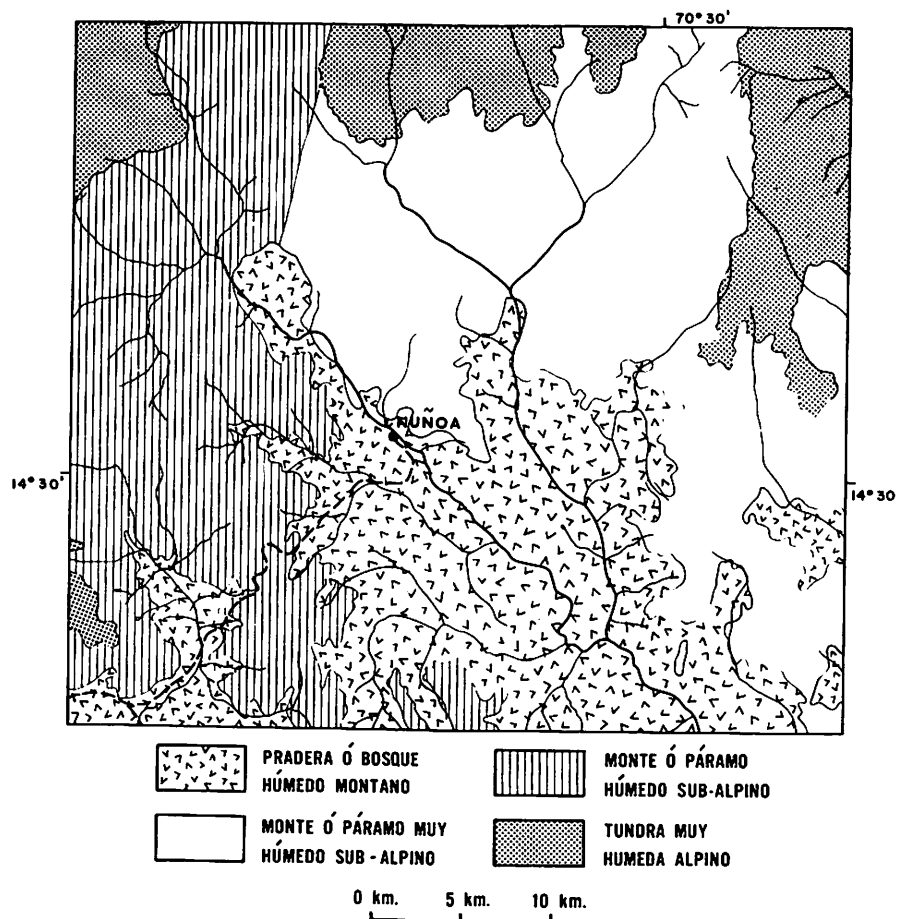


Figura 16. Formaciones ecológicas (según Holdridge, 1967) del área de Nuñoa. Pradera o Bosque Húmedo Montano: Agricultura y pastos, bosque húmedo montaño a 3900 m. Temperatura media anual 8.7°C, con una oscilación media de 8.0°C; precipitación anual 725 mm. La vegetación se caracteriza por la diversidad y densidad de las especies y tiene un alto porcentaje de pastos herbáceos y vigorosos, arbustos abundantes; los árboles son escasos debido al gran uso que de ellos hacen los humanos. Monte o Páramo muy Húmedo Sub-Alpino: Pastoreo (principalmente ovejas y camélidos); páramo sub alpino desde 4100 hasta 4600 m. Temperatura media anual, 5.5°C, con una oscilación media de 15°C; precipitación anual, 800 mm. La vegetación es herbácea, arbustiva y leñosa, con hierbas de alto contenido fibroso y de baja palatabilidad para el pastoreo. Los bosques existentes son pequeños y se encuentran solamente en áreas aisladas inaccesibles al hombre y los rebaños. Monte o Páramo Húmedo Sub-Alpino: Pastoreo (principalmente ovejas y camélidos); puna húmeda sub-alpina desde 4100 hasta 4600 m. Temperatura media anual 5.5°C, con una oscilación media de 15°C; la precipitación anual es de 500 mm. Predominan los pastos altos y los arbustos enanos, existen formaciones de densa cobertura en los declives escondidos de la montaña o en pequeñas áreas de pastoreo. Tundra Muy Húmeda Alpina: Pastoreo (sólo camélidos); tundra húmeda alpina desde 4600 hasta 4800 m. Temperatura media anual, 2.5°C, con una oscilación media de 15°C; precipitación anual, 500 mm. La vegetación consiste principalmente en especies arrosetadas y almohadilladas que se elevan solamente de 2 a 5 cm sobre el suelo. (Reproducción de ONERN/CORPUNO, Vol. IV, 1965; reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

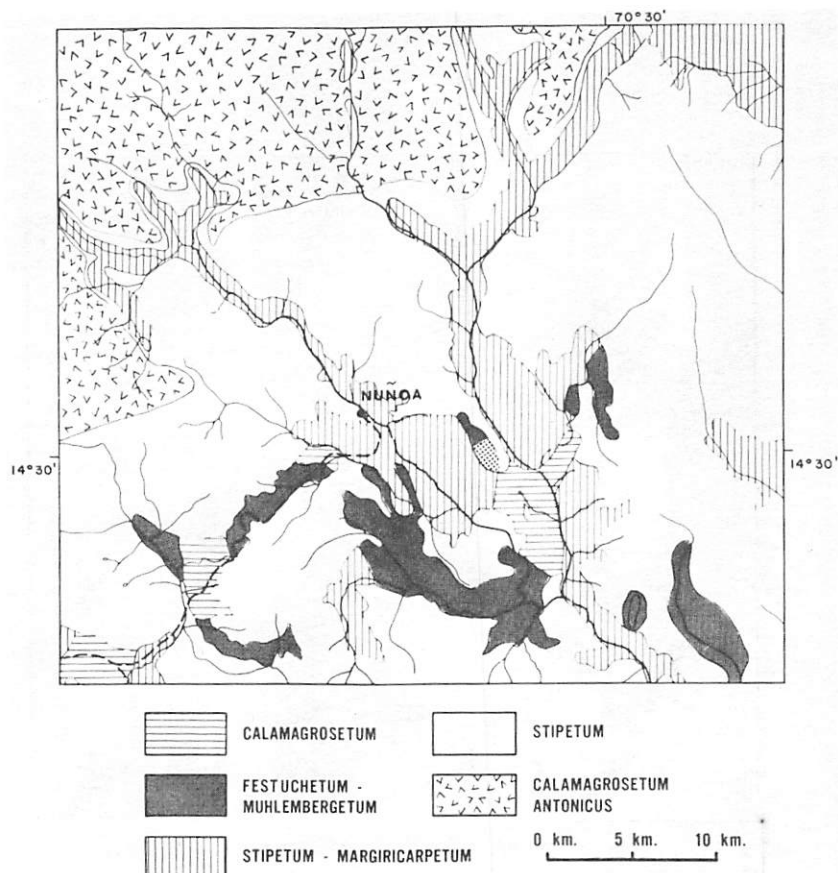


Figura 17. Asociaciones vegetales del área de Nuñoa. Calamagrostetum (crespillo): la asociación definida por la Calamagrostis densiflora se encuentra en áreas de pendiente moderada, tolerante a las temperaturas bajas, resistente a las heladas y requiere cerca de 600 mm de precipitación. La especie dominante tiene una palatabilidad sólo moderada pero protege las especies menos preponderantes y más agradables al gusto, moderando las temperaturas e impidiendo la evaporación del agua del suelo. Soporta de 2.5 a 3 ovejas por hectárea. Festucetum-Muhlenbergetum (chillihuares y gramas): las co-dominantes son Festuca dolychophylla (20 a 30%) y Muhlenbergia ligularis (15 a 25%). Se encuentra sobre pendientes suaves por debajo de los 4100 m, con temperaturas de 6 a 9°C. Pastura de buena a excelente, soporta de 3 a 3.5 ovejas por hectárea. Stipetum-Margiricarpetum (canllares): denominadas después Stipa y Margiricarpus strictus. La asociación indica degradación de tierras de pastoreo ya que la Margiricarpus ocupa suelos superficiales y degradados o pasturas xéricas. Los pastos anuales son de sabor agradable pero efímeros y poco importantes. Stipetum (pajonal o ichal) así llamados por el género Stipa. Se encuentra sobre pendientes empinadas, en áreas de suelos de reciente formación o praderas degradadas. Su principal función es la prevención de la erosión. Los pastos existentes son de baja palatabilidad y tienen poco valor nutritivo. Sin embargo, los camélidos consumen algunas especies de Stipa. La capacidad es de 0.5 oveja por hectárea principalmente en los pastos anuales. Calamagrostetum antonicus (pajonal de cerro): definida por sus especies Calamagrostis antonianus, siendo las co-dominantes Festuca heterophylla y Stipa obtusa. Se encuentran en áreas rocosas y en declives montañosos. Valorados sólo para la protección del suelo; muy fibroso y contiene abundante sílice. Los camélidos consumen esta asociación, pero prefieren otras pasturas. La capacidad equivale a 1.5 ovejas por hectárea. (Reproducción de ONERN/CORPUNO, Vol. IV, 1965); reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

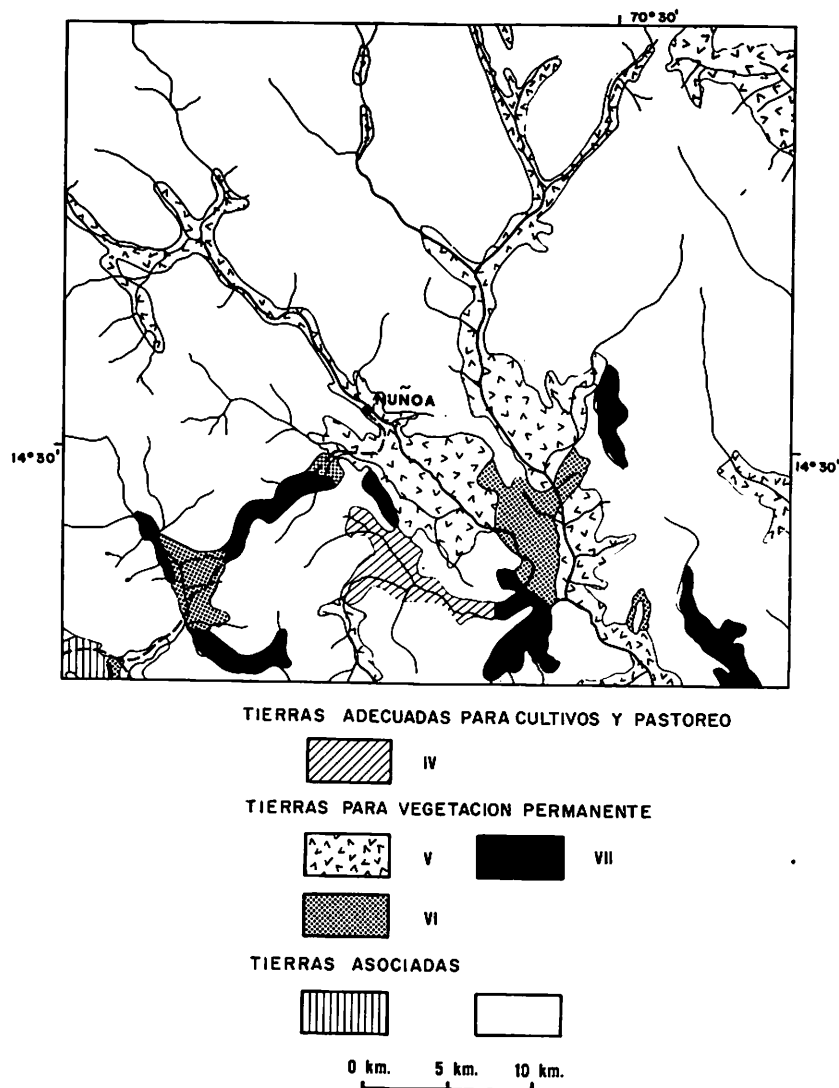


Figura 18. Capacidad de uso de la tierra en el área de Nuñoa. Areas adecuadas para cultivos y otros usos: (IV) tierra apta para cultivos intensivos de gran altura y pasturas; factor limitante primario, los suelos. Areas de vegetación permanente: (V) tierra apta con limitaciones para cultivos de gran altura y pastoreo intensivo en zonas cultivadas o mejoradas; (VI) tierra moderadamente apta para pastoreo con mejoramiento de la cubierta vegetal base. Las limitaciones son los suelos superficiales, la rocosidad excesiva, el pobre drenaje y la susceptibilidad de erosión; (VII) tierra que puede ser usada para pastoreo extensivo en base a la vegetación natural. Las limitaciones son los suelos muy superficiales, la rocosidad excesiva, el pobre drenaje y la susceptibilidad de erosión. Areas asociadas: (1) Area mixta; tierra muy apta para cultivos intensivos de gran altura y pastura (algunas limitaciones de suelo) mezclada con el tipo V. (2) Area mixta; tierra sin uso agrario (limitada por exceso de salinidad, drenaje pobre, topografía extrema y clima riguroso) mezclada con el tipo VII. (Reproducción de ONERN/CORPUNO, Vol. III, 1965; según las categorías establecidas; reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

TABLE 1

CLASIFICACION DE ESPECIES DE PASTURAS DE ACUERDO A SU CALIDAD^a

<u>Nombre Científico</u>	<u>Nombre en Quechua</u>
Alta Palatabilidad	
<u>Alchemilla pinnata</u>	<u>sillo sillo</u>
<u>Bromus unioloides</u>	<u>cebadilla</u>
<u>Calamagrostis heterophylla</u>	<u>sora sora</u>
<u>Festuca dolicophylla</u>	<u>chillihua</u>
<u>Hypochoeris</u> sp.	<u>pilli pilli</u>
<u>Hordeum muticum</u>	<u>cola de ratón</u>
<u>Muhlenbergia ligularis</u>	<u>grama dulce</u>
<u>Cyperus</u> sp.	---
<u>Poa candamoana</u>	<u>grama</u>
<u>Trifolium amabile</u>	<u>trebol</u>
<u>Erodium</u> sp.	<u>auja auja</u>
<u>Gnaphalium</u> sp.	<u>januncara</u>
Mediana a Baja Palatabilidad	
<u>Calamagrostis vicunarum</u>	<u>ñapa pasto</u>
<u>Calamagrostis rigida</u>	<u>mula pasto</u>
<u>Calamagrostis</u> sp.	<u>huaylla ichu</u>
<u>Geranium</u> sp.	<u>ojotilla</u>
<u>Muhlenbergia peruviana</u>	<u>llapa</u>
<u>Juncus</u> sp.	<u>junquillo</u>
<u>Stipa</u> sp.	<u>ichu</u>
<u>Plantago</u> sp.	<u>llanten</u>
<u>Oxalis</u> sp.	<u>añas cebolla</u>
<u>Gomphrena</u> sp.	<u>pilli plateado</u>
<u>Scirpus</u> sp.	<u>totorilla</u>

^a Adaptado de Deustua (1972). Reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little (1976).



Figura 19. Los manojos de pasto ichu (*Stipa* sp.), predominan en el piso de los valles (4000 m) del altiplano, mientras que en mayores altitudes predominan los pastos más cortos, especialmente en los valles más pequeños. El desierto helado y los nevados yacen por encima. Las altitudes específicas de estas características están dadas en la Figura 20.

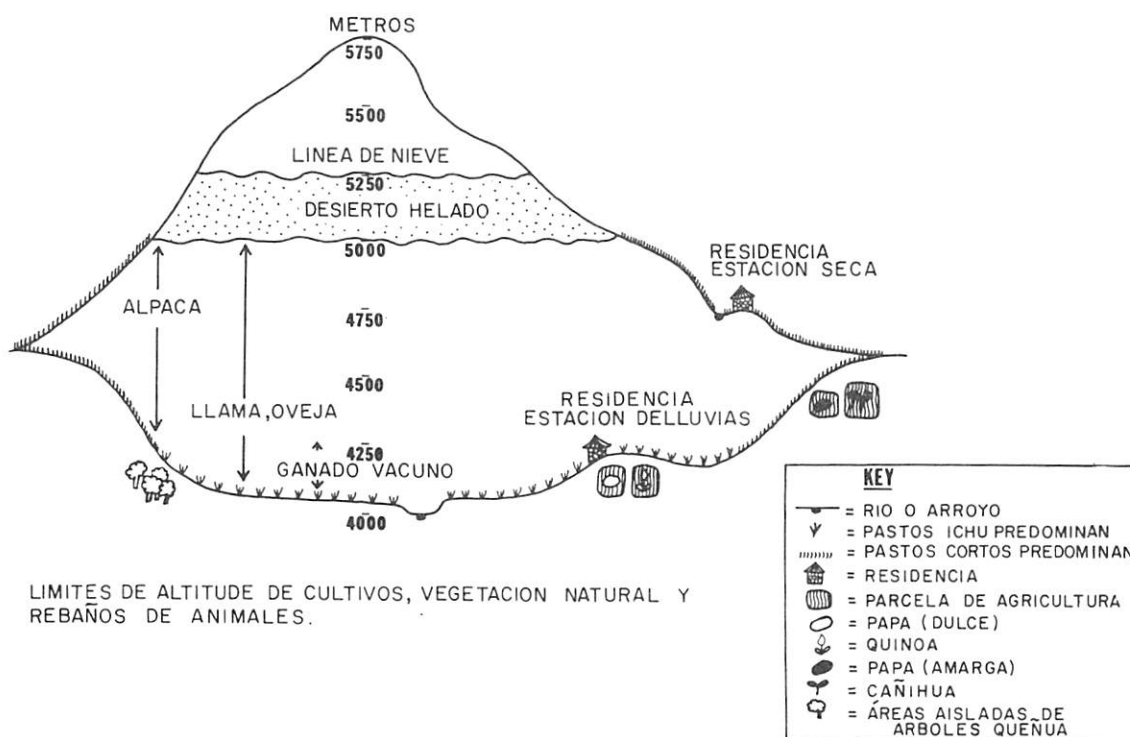


Figura 20. Límites de altitud de Cultivos, Vegetación Natural y Rebaños en Nuñoa. (Reproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little, 1976.)

de semillas de papa y en la elaboración de sogas y soguillas. En vista de sus usos múltiples, es que se considera necesario el acceso del nativo rural de Nuñoa a una fuente de ichu.

A pesar de que Nuñoa está muy por encima de la línea actual del límite de vegetación selvática, aparecen bolsones diseminados de árboles de quinual (Polylepis incana), pequeños y de lento crecimiento, ubicados en las laderas protegidas por debajo de los 4250 m. Aunque es limitada su distribución, estos arbolitos se usan para sostén de techos, utensilios de cocina, estribos y husos de ruecas. La madera de quinual generalmente no es apta para los mangos rectos necesarios para las herramientas agrícolas, por lo que éstos deben obtenerse de árboles existentes fuera de Nuñoa. El quinual no es comúnmente usado como combustible por la población rural ya que tienen estiércol en abundancia. El estiércol también constituye el principal fertilizante en todo el distrito (Winterhalder *et al.*, 1974).

Más de 100 plantas diferentes del área de Nuñoa son usadas como alimento o por sus propiedades medicinales. De las alimenticias, por lo menos 20 figuran en la dieta diariamente. El uso de hierbas es más generalizado durante la última porción de la estación lluviosa, pero en forma desecada se usa todo el año.

Plantas de uso doméstico

Dentro del Distrito de Nuñoa, los principales cultivos son los cereales y los tubérculos andinos domesticados. La relativa dureza de éstos está indicada por la altitud más elevada en que son cultivados efectiva y productivamente (ver Figura 20 y Tabla 2). Los cereales andinos más importantes son quinua (Chenopodium quinoa) y cañihua (Chenopodium pallidicaule) (Figura 21). La quinua generalmente está restringida a altitudes menores de 4250 m, mientras que el cultivo de la cañihua ha sido observado a más de 4450 m. A pesar de que los granos del Viejo Mundo (avena y cebada) son cultivados ocasionalmente por la población rural, parecen tener menos resistencia a las condiciones ambientales y su distribución generalmente se limita a unas pocas laderas

TABLA 2

FUENTES DE ALIMENTACION DOMESTICA DEL ECOSISTEMA DE NUÑO^a

Fuente de Alimentación	Seguridad	Límite de Altitud (m) Cultivos	Condiciones de Producción
Tubérculos Andinos			
Papa (amarga)	Alta	4450	En general, se planta en surcos son fertilizante. Las papas son las más resistentes; la <u>amarga</u> tiene mejor rendimiento que la <u>dulce</u> . Las lluvias posteriores a la plantación favorecen el crecimiento rápido que previene el daño de la heladas. Mucha lluvia tardía en la estación de crecimiento, favorece los gusanos.
Papa (dulce)	Alta	4250	
<u>Oca</u>	Baja	4200	
<u>Isaño</u>	Baja	4200	
<u>Ulluco</u>	Baja	4200	
Cereales Andinos			
<u>Cañihua</u>	Alta	4450	Se plantan en campos que han tenido cultivos de papa el año anterior. Poca preparación y sin fertilizante. Ya que la <u>quinua</u> crece mejor en estaciones húmedas y la <u>cañihua</u> en las secas generalmente se plantan juntas. La <u>Cañihua</u> se afecta poco con la nieve y soporta condiciones severas.
<u>Quinoa</u>	Alta	4250	
Granos del Viejo-Mundo			
Cebada	Mod.	4200	Más susceptibles que los Andinos a las heladas, granizo y nieve. Crece en áreas resguardadas. Las semilla se obtienen en ecozonas más bajas. La Cebada, de mayor éxito, es usada con frecuencia como suplemento alimenticio de ganado.
Avena	Baja	4100	
Trigo	Baja	4100	
Otros			
Cebollas	Baja	4100	Crecen en áreas resguardadas en la parte baja del ecosistema. Se afectan con la helada; es limitada. Las plantas silvestres son usadas por sus frutos y las hojas como verdura.
Frijoles	Baja	4100	
Verduras de hoja	Baja	4100	
Camélidos Andinos			
Llama	Mod.	5000	La alpaca, oveja y llama son la más importantes animales de re ya que todos utilizan pasturas cortas de mayores elevaciones. El ganado vacuno está restring a áreas bajas. Los bueyes son raramente usados para arar. Las familias que emigran en la estaciones, no crían pollos ni chanchos.
Alpaca	Alta	5000	
Oveja	Alta	5000	
Ganado vacuno	Baja	4500	
Cerdos	Baja	4500	
Cerdo de Guinea	Mod.	5000	
Pollos	Baja	4500	

^aReproducido con permiso del Instituto de Ecología para Baker y Little (1976:389).



Figura 21. La mayor parte de las variedades de quinua (centro) y cañihua (derecha) no son afectadas por las nevadas fuertes. Un campo de cebada creciendo en la ladera inferior, en la parte de atrás, fue aplastado por la nieve y se perdió casi toda la cosecha. El cultivo en los pisos del valle es limitado a áreas por debajo de los 4000 m debido a la creciente frecuencia e intensidad de las heladas que aparecen sobre esta altitud.

inferiores bien protegidas. Estos cultivos, frecuentemente doblados y apretados por el peso de la nieve, tienden a perder sus granos durante las granizadas y su dependencia de las condiciones de humedad del suelo es mayor que la de los cereales andinos.

Cinco tubérculos andinos crecen dentro de este distrito: oca (Oxalis crenata), ulluco (Ullucus tuberosa), isaño (Tropaeolum tuberosum) y la papa dulce (Solanum andigenum) y la amarga (Solanum curtilobaum), de todas éstas, las papas son las más resistentes y las más utilizadas. La papa dulce crece mejor hasta los 4250 m, mientras que la amarga, más resistente a las heladas, es cultivada a los 4450 m. Ambas papas y los cereales andinos son cultivados dentro de microzonas de altitud específica. La papa dulce y la quinua están concentradas en las elevaciones inferiores; la papa amarga y la cañihua permiten extender su cultivo hasta 200 m más arriba. Dentro de cada microzona se plantan variedades de cada cultivo, cada una con patrones de crecimiento, de resistencia y de cualidades alimenticias ligeramente diferentes. Muchos otros factores, aparte de la altitud, limitan la arabilidad de la tierra de este distrito. Estas restricciones incluyen condiciones de suelo, pendiente, exposición, disponibilidad de agua, drenaje e insidencia e intensidad de las heladas locales (Figuras 22-26). Por ejemplo, las laderas empinadas y secas adyacentes al valle inferior no son extensivamente utilizadas para el cultivo. La exposición occidental es considerada más propicia que la oriental ya que los rápidos cambios térmicos causados por la intensa luz solar matinal sobre los cultivos cubiertos de escarcha pueden resultar considerablemente dañinos. Sin irrigación, la humedad del suelo en la mayor parte del valle inferior es insuficiente para los cultivos. Además, las heladas en el fondo del valle son más frecuentes que en las laderas inferiores adyacentes. Entonces, las áreas más apropiadas para la agricultura son las laderas bajas y menos abruptas, que cuentan con buenos recursos de agua y tienen exposición occidental. Observaciones hechas en el distrito han estimado que menos del 2% del área total es apta para la agricultura (Schaedel, 1959). Este valor no refleja la tierra actualmente cultivada ya que una gran porción debe ser dejada en

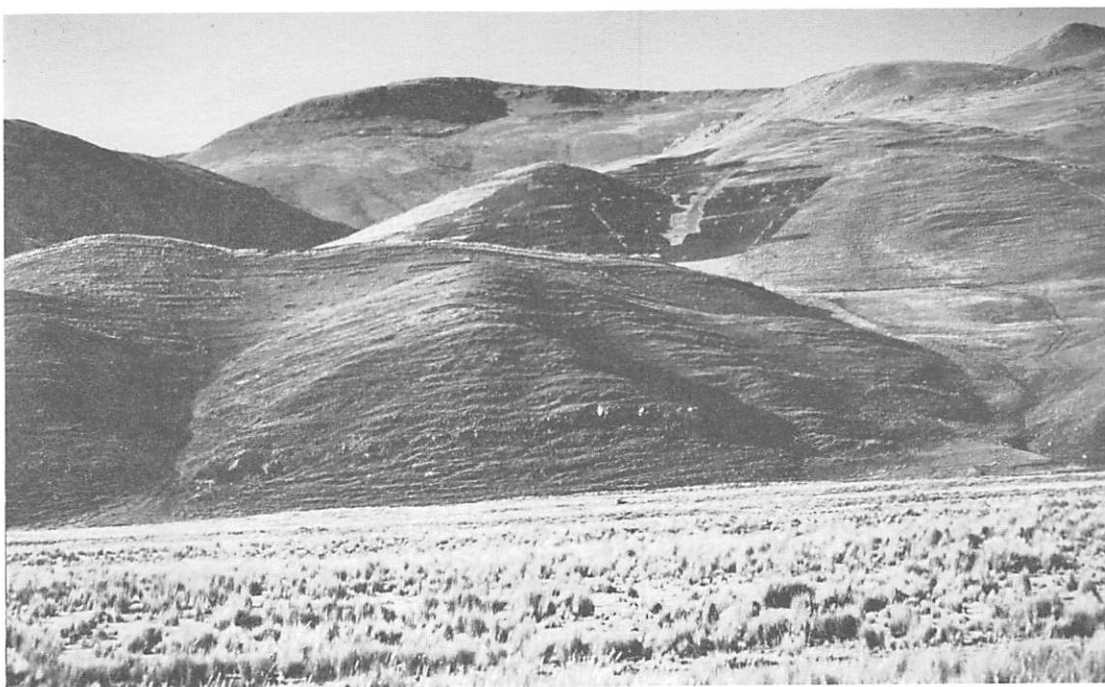


Figura 22. La mayoría de los cultivos se hacen en las laderas inferiores de las montañas debido a que están menos expuestas a las heladas. Aquí, campos recientemente preparados se encuentran por encima de un área ya usada para la agricultura, ahora fuertemente erosionada. Varias condiciones ambientales del altiplano se combinan con los requerimientos de los cultivos para limitar la cantidad de tierra arable.



Figura 23. Un gran esfuerzo humano se requiere para la preparación de los campos paperos. Al año siguiente de la cosecha de papa, este campo se plantará con cereales andinos (ver Figura 21) y luego se dejará en barbecho durante varios años.

Figura 25. La papa amaraga, muy resistente, se sumerge en el río debajo de paja y rocas, para eliminar su sabor amargo. Este proceso dura varias semanas, durante las cuales un guardián vive en la pequeña choza para evitar robos.

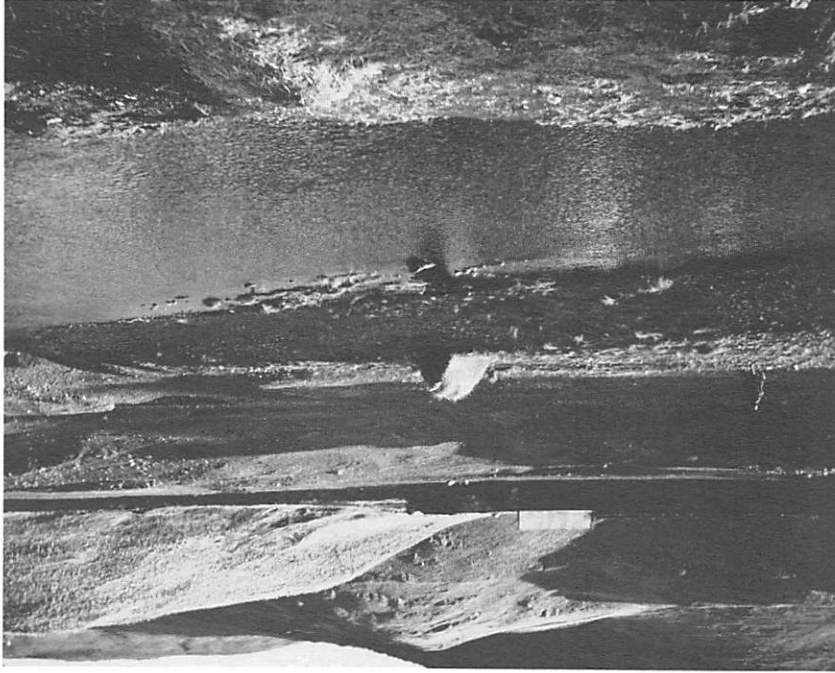


Figura 24. El estiércol animal se usa como fertilizante y como combustible. Se recolecta en los corrales, se transporta con llamas hacia los campos preparados para la papa y se aplica directamente al suelo antes de plantar. En cambio, no se aplica previamente a la plantación de cereales andinos.





Figura 26. Durante la estación seca, la humedad relativa baja y la alta insolación durante las horas diurnas, junto con las temperaturas congelantes de la noche, generan las condiciones ideales para el deshidratado de la papa. Las papas así procesadas son livianas y compactas y pueden ser almacenadas durante largos períodos. El agua se escurre de las papas mediante su pisoteo durante varias veces al día.

barbecho (de 2 a 12 años después de 2 años de uso). Finalmente, como una consecuencia de la inestabilidad climática, la producción de la tierra bajo cultivo varía de lugar a lugar y de año a año. Las heladas en diciembre pueden quemar los brotes nuevos; el granizo inmediatamente antes de la cosecha de quinua y cañihua puede soltar el grano maduro; el ataque de insectos puede hacer un gran daño; y demasiada lluvia puede llevar a la putrefacción y pérdida de la cosecha. En vista de la limitada cantidad de tierra arable de Nuñoa y de la inconsistencia productiva de un área dada, es de suponer que sería necesario un patrón de alternativas de subsistencia para mantener a la población de Nuñoa. La flora natural parece no contribuir significativamente en este aspecto. Es por lo tanto necesario contemplar el futuro de los consumidores naturales y domésticos, dentro de esta problemática alimenticia.

Animales Domésticos

Se han hecho pocos intentos de implantar la crianza de aves de corral o de pequeños mamíferos domésticos en las áreas rurales. Las excepciones han sido el perro, y ocasionalmente el gato, y el cerdo de guinea. Estas tres especies deben ser vistas como jugando un rol simbiótico con el grupo humano al cual están vinculados. El perro protege los cultivos y los animales contra los robos y ayuda a arrear. El rol del gato, si lo hay, es reducir la población de roedores y por lo tanto proteger los alimentos almacenados. El cerdo de guinea es usado como proveedor de comida ceremonial y como reserva alimenticia. Estos tres animales domésticos son alimentados con sobras (i.e., cáscaras de papa y huesos, y en el caso de los perros, excremento humano) y así no compiten directamente por recursos de alimento humano.

Las alteraciones más grandes en la población de animales naturales del Distrito han sido consecuencia de la instalación de herbívoros domésticos en los habitats antes ocupados por la vicuña, guanaco y ciervo. Los herbívoros reemplazantes son la alpaca, la llama, la oveja, la vaca y el caballo. La llama y la alpaca reemplazaron probablemente a los camélidos salvajes en la mayor parte de las tierras altas centrales del Perú, con su domesticación en el período entre 2500 y

1750 A.C., mientras que la vaca, el caballo y especialmente la oveja ocuparon la cordillera y desplazaron a un gran número de camélidos salvajes y domésticos, poco después de la invasión española (Pires-Ferreira et al., 1976).

Como en el caso de los cultivos, la importancia de estos animales domésticos radica en parte en su distribución. Aunque los rebaños de alpacas y llamas se encuentran en casi todo el distrito, son mayores en número a mayor altitud. La principal concentración de ovejas está en una zona de altitud intermedia y el ganado generalmente ocupa el piso del valle inferior. Esta distribución parece estar relacionada con las diferencias en los patrones de pastoreo así como con la tolerancia a los factores climáticos. El ganado, por ejemplo, tiene dificultad en pastorear debidamente en los pastos cortos de gran altitud. La poca fertilidad del ganado y la baja adaptabilidad de los terneros a las grandes altitudes del distrito es una razón frecuentemente usada para explicar su ausencia en estos sectores más altos. Los caballos no son ni numerosos ni forman tropillas. Las familias que habitan las más remotas áreas tienen generalmente algunos para cubrir sus necesidades de transporte. El caballo es considerado esencial en este aspecto, lo que puede explicar su distribución prescindiendo de la altitud. Debido a que no constituye una fuente de alimento, como son los otros domésticos, su adaptación a una altitud dada casi no tiene consecuencias.

Dada su limitada capacidad para alterar el medio ambiente biótico para la agricultura, la gente de Nuñoa cuenta con el pastoreo como un patrón alternativo de subsistencia. Las ventajas de los herbívoros domésticos en la puna alta surgen principalmente de la eficiente utilización que éstos hacen del medio ambiente y del hecho que ellos consumen plantas que no son útiles para el ser humano. A diferencia de los cultivos, que dependen de las condiciones en un área restringida, los herbívoros pueden utilizar las áreas de pastos de todo el distrito. Son menos influenciados por los disturbios climáticos locales y por lo tanto constituyen una fuente de alimento más segura. Así, aunque una sequía moderada pueda destruir gran parte de los cultivos, es muy

probable que los herbívoros domésticos sobrevivan en razón de su movilidad y de su mayor reserva endógena de alimentos.

La calidad de los suelos y pasturas figura como principal limitante en el tamaño del rebaño. La relación animal/tierra en Nuñoa varía de 0.5 a 3.5 equivalente oveja por hectárea; siendo el equivalente oveja la cantidad de tierra necesaria para soportar una oveja de 40 kg por año (ver Figura 17). Los pastizales de las áreas altas y bien provistas de agua de Nuñoa son generalmente considerados como buenos pastos para los camélidos. Estas áreas tienen una alta proporción de hierbas suculentas, especialmente importantes para la alpaca (Figuras 27 y 28). Otro factor limitante en el tamaño del rebaño y en el pastoreo como patrón de subsistencia parece ser la disponibilidad de pasto verde durante la estación seca (Koford, 1957). Durante este período, los rebaños convergen en las áreas de buena disponibilidad de agua y deben ser sostenidos allí por un mínimo de tres meses. Una descripción más detallada del pastoreo así como de otras prácticas de subsistencia del área de Nuñoa, son dadas por Thomas (1973).

En general, el medio ambiente físico y biótico de Nuñoa y las características y restricciones comunes de este ecosistema, junto a aquellas tratadas para la puna húmeda, conforman un medio ambiente con una variedad de microclimas que cambian tanto en tiempo como en espacio. Para la población humana que depende del ecosistema inmediato para su sustento, las estrategias de adaptación reflejan la complejidad del medio ambiente. La población funciona ecológicamente como un importante consumidor primario y como un dominante secundario, logrando acceso a los flujos de materia y de energía en primer lugar a través de cultivos y de animales domésticos localmente originarios (Figura 29). Estas especies de plantas y animales han sido modificadas y reguladas por grupos humanos a través de siglos en un intento de adaptarlas a las diversas condiciones ambientales, así como a las restricciones humanas. Como resultado, se utiliza una variedad de cultivos que se complementan uno con otro en tolerancia, requerimientos, estacionalidad y producción. Un patrón complementario similar existe entre los cultivos y los animales

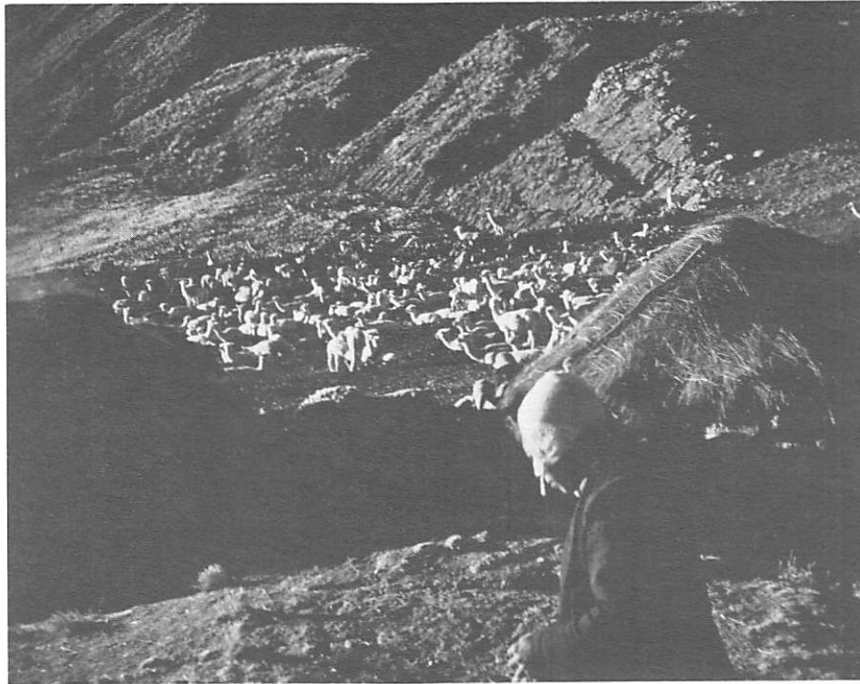


Figura 27. Esta vivienda, con su corral adjunto, es típica de las familias rurales que viven con un patrón de asentamiento disperso. Cada residencia tiene generalmente estructuras separadas para dormir, cocinar y comer, así como para almacenar. Los rebaños pastan durante el día y son encerrados en los corrales durante la noche. El estiércol que queda en los corrales representa una concentración de nutrientes y materia orgánica que se usa como fertilizante o como combustible.



Figura 28. La disponibilidad de pasturas verdes durante la estación seca representa un importante factor que influye en el tamaño del rebaño. Como se ve aquí, el aceso a pisos de valles que disponen de agua es importante para el rebaño, sobre todo durante dicha estación. El área oscura sobre las laderas inferiores (derecha) es el estiércol de los corrales de la vivienda que aparece en la Figura 27.

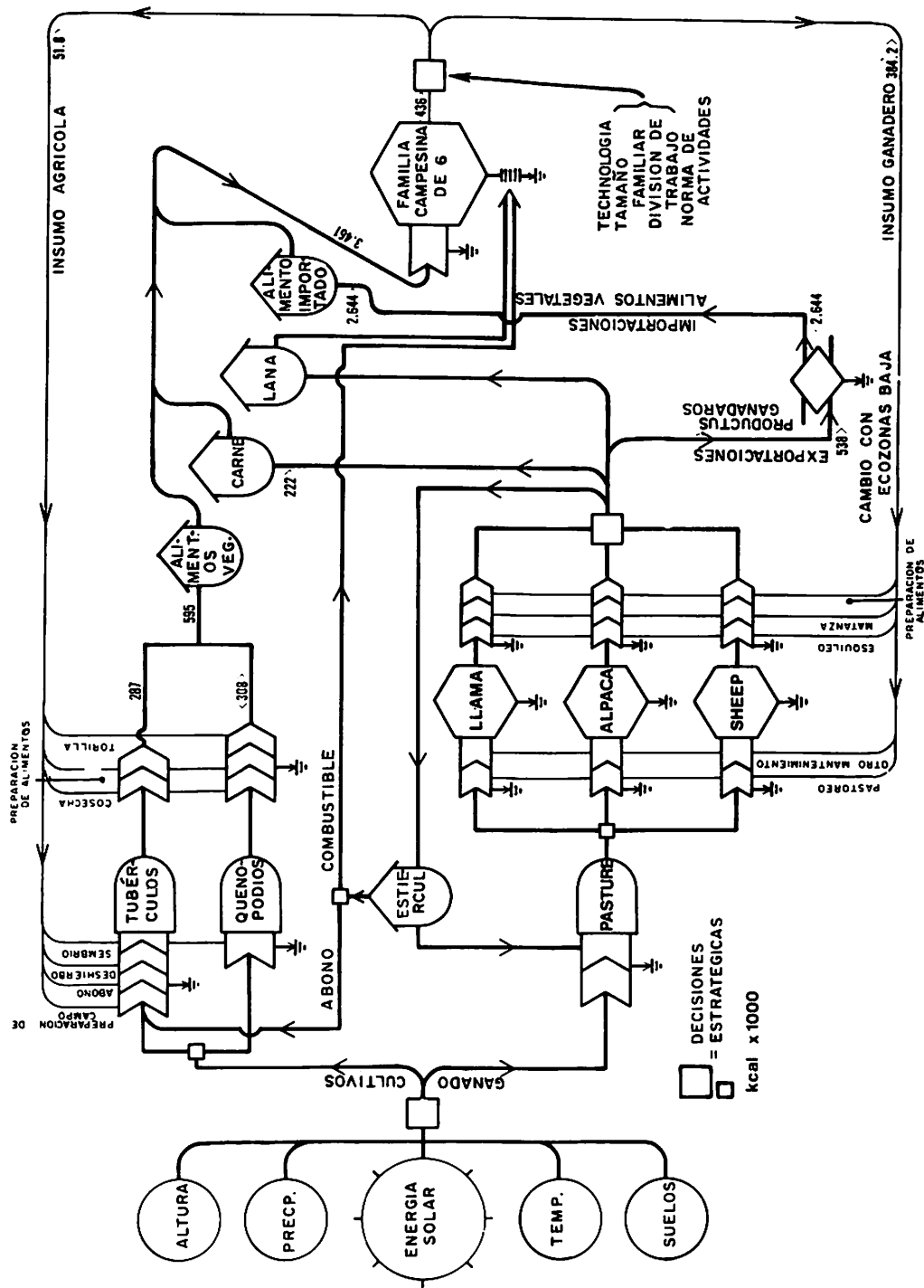


Figura 29. Diagrama simplificado del flujo de energía de la población rural de Nuñoa. (Reproducido con permiso de W.C. Brown, Dubuque, Iowa, de Thomas, 1973.)

domésticos. El cultivo en Nuñoa consiste en la utilización intensiva de áreas pequeñas y dispersas hasta los 4450 m. El pastoreo, por otro lado, puede ser realizado en todo el ecosistema, hasta el desierto helado.

MODIFICACION HUMANA DEL MEDIO AMBIENTE

El grupo humano de Nuñoa utiliza una mezcla compleja e interdependiente de recursos. Vimos seguridad en estos recursos como un ajuste a un medio variable consistente de pequeñas parcelas de tierra, implicando modificaciones substanciales en la comunidad biótica hechas por los humanos. La modificación, a su vez, es un proceso contínuo que demanda ajustes de biocomportamiento de parte de los humanos. El sistema de subsistencia parece ser efectivo en la reducción de las perturbaciones ambientales y en el aumento del acceso humano al flujo de materia y energía de la comunidad biótica.

Degradación Ambiental

La modificación humana del medio ambiente del altiplano, la duración de la presencia humana como morador y el tamaño y organización económica de las poblaciones humanas pre-hispánicas en las zonas altas del Perú corroboran la importancia de considerar el rol humano en la modelación de la fauna y flora contemporáneas. Las investigaciones específicas sobre los efectos de los humanos en el ecosistema de altura son, no obstante, limitadas y no sistemáticas. El informe ONERN/CORPUNO Vol. I (1965) señala que la deforestación, la degradación de las pasturas y la erosión de los suelos son características comunes en el Sur del Perú. Crawford et al. (1970; citando Ellenberg, 1958) atribuye una depresión de la línea arbórea del altiplano desde un clímax natural de 4600 m hasta la altitud actual y "artificialmente baja" de 4000 m a causas bióticas, específicamente al sobre-pastoreo. Citando influencias humanas ejercidas a través de los efectos del fuego y del sobre-pastoreo, Ellenberg (1964) dice, "...la mayoría de las estepas altoandinas pueden ser consideradas como comunidades semi-naturales.... Las estepas y los semi-desiertos surgen donde el clima permitía una vegetación natural mucho más exuberante." Debido a que los vastos pastizales de la puna eran corrientes en el tiempo de la Conquista,

la deforestación debe haber ocurrido mucho antes. Parecería que el corte de árboles para la construcción y combustible contribuyeron a la desaparición de los bosques de zonas altas (Budowski, 1968). Heizer (1965, mencionando a Wickers y Lowdermilk, 1938) sugiere que una función del terraceo era controlar la erosión de las laderas después de la eliminación de los bosques antiguos. En épocas recientes, los arbustos y otras vegetaciones leñosas han sido eliminadas de grandes áreas erosionadas para suministrar combustible para los centros poblados y vías de ferrocarril (Cabrera, 1968). Además, Durojeanni (1972) ha comprobado con pesar el corte continuo de lo que una vez fueron vastas arboledas de quinuales (Polylepis sp.) y quisuares (Buddleja sp.) así como el amenazado status de los animales del altiplano.

Browman (1974) indica que el sobre-pastoreo es un problema de gran antigüedad. Evidencias de severa erosión, atribuibles en parte al sobre-pastoreo, existen desde 2000 años atrás en la cuenca Jauja-Huancayo (Browman, 1970). También señala que la insuficiencia de pastos en el área del Lago Titicaca fue denunciada con anterioridad y durante la ocupación incaica (con referencia a Diez de San Miguel, 1567). Koford (1957) y Mann (1968) mencionan que el sobre-pastoreo post-hispánico de la oveja podría haber ocasionado la erosión del suelo y la invasión de mala hierba. La actual predominancia de los manojos de pastos rústicos y no palatables puede en parte ser el resultado de un exceso de utilización, por parte de las ovejas, de plantas más suculentas (Koford, 1957).

Aunque ninguno de estos informes es detallado, ellos indican las clases de las principales alteraciones de la flora y fauna del altiplano y de sus suelos, que deben tener múltiples ramificaciones en todo este ecosistema (Stenberg, 1968). Como dijo Billings (1973), aunque algo de la vegetación alpina se recupera de los severos disturbios, la mayoría no lo hace. La fragilidad ambiental ha llegado a ser un término frecuentemente usado con referencia a la relativa facilidad con la que los ecosistemas pueden ser desequilibrados e irreversiblemente degradados. Parece paradójico que la flora y fauna

de altas montañas, que demuestran un alto grado de capacidad de recuperación, cayeran dentro de esta categoría. Sin embargo, dos factores apoyan la aplicación de este término a las áreas de altas montañas tropicales ocupadas por el Hombre.

Primero, un número desproporcionado de plantas de altura son bajas y compactas con amplios sistemas de raíces que impiden la erosión del suelo. Esto es muy importante cuando tales comunidades de plantas están ubicadas sobre las laderas, ya que acciones tales como la deforestación, la quema, el sobre-pastoreo, el pisoteo de la cubierta vegetal por los cascos de animales y la construcción de carreteras, pueden destruir porciones de esta cubierta vegetal y aumentar drásticamente el flujo cuesta abajo del suelo y del material subyacente.

Una vez ocurrido ésto hasta cierto grado, la vegetación, el suelo y la calidad del agua tanto de las zonas superiores como de las áreas que la reciben, son afectadas y la calidad ambiental puede degradarse por largos períodos y sobre extensas regiones. Segundo, el grado en el cual la fragilidad y el flujo cuesta abajo se convierten en problemas ambientales depende del modo e intensidad con que los humanos usen la tierra. La gran mortandad de una parte significativa de la población humana andina durante el primer siglo de la época colonial causó una dramática declinación de la presión directa de la población sobre los recursos de las tierras altas. Este problema, sin embargo, está empezando a reaparecer debido a que la población del Perú está actualmente sobrepasando aquella estimada para los períodos prehispánicos. Desde el inicio de este siglo, la población humana casi se ha cuadruplicado a 15 millones de habitantes en 1975 (Eckholm, 1975). Un acortamiento del período de barbecho, el cultivo en laderas más empinadas (Watters, 1971) y el sobre-pastoreo en áreas altas, sugieren que el deterioro del medio ambiente será un problema creciente en el futuro. Los problemas ambientales como éste reducen la productividad ambiental y la capacidad humana para usar los recursos de las zonas montañosas y deben, por lo tanto, ser considerados en todo estudio de adaptación humana.

Adaptación Humana

El propósito de esta monografía ha sido examinar el medio ambiente físico y biótico de la zona montañosa del Sur del Perú para que las respuestas de adaptación humana puedan ser estudiadas y analizadas de manera más precisa. Solamente cuando las condiciones ambientales son descritas en detalle dentro de un marco conceptual, es posible la identificación de respuestas de adaptación correctas. La habilidad para hacer esta identificación con cierta confianza parece crítica si vamos a anticipar los crecientes-y a menudo deletéreos-efectos del cambio en los sistemas humanos de tierras altas y sus correspondientes sistemas ambientales.

Los problemas ambientales que influyen a todos los organismos de zonas montañosas han sido descritos. Sería posible, sin embargo, ser más específico acerca de estos problemas cuando sólo se consideran los humanos. Si bien los patrones humanos de subsistencia varían considerablemente de área a área, hemos concentrado nuestra atención en los grupos campesinos dedicados a las actividades agro-pastorales de la puna húmeda. Nuñoa sirve como ejemplo de este generalizado patrón de interacción hombre-medio ambiente. De este caso es posible identificar condiciones generales ambientales que afectan no solamente a los humanos que habitan el ecosistema de Nuñoa, sino también potencialmente a otros grupos campesinos de las tierras altas:

- I. Heterogeneidad ambiental en el tiempo, espacio y modelo.
- II. Ocurrencia impredecible de problemas y oportunidades ambientales.
- III. Habilidad limitada para canalizar energía alimenticia en los grupos humanos.
- IV. Fragilidad ambiental.
- V. Flujo cuesta abajo de los materiales.

Estos factores, combinados con los agentes ya mencionados que afectan a todos los organismos de las zonas altas, constituyen la variedad de condiciones ambientales que influyen en los humanos, sus cultivos y sus animales domésticos. Estas condiciones son los factores a los que

los grupos campesinos deben adaptarse, modificarlos o bien encontrar alguna forma de evitarlos.

Mientras que los problemas ambientales y la rudeza de estas zonas son frecuentemente enfatizados en la literatura, estas zonas también proveen oportunidades ambientales. Con excepción de los desórdenes respiratorios, las enfermedades infecciosas son menos frecuentes en las poblaciones de zonas altas que en las de las bajas (Buck et al., 1967; Way, 1976). Asimismo, hay una clara reducción en la incidencia de las infecciones parasitarias tales como la malaria, esquistosomiasis y ascariasis (Clegg et al., 1970). La heterogeneidad ambiental sugiere que un amplio despliegue de recursos están disponibles para el consumo humano. Las frías temperaturas nocturnas permiten la deshidratación y el almacenamiento de alimentos que se estropearían en altitudes menores; la alta proporción de evaporación produce depósitos de sal en lagos poco profundos de altura que son valiosos tanto para los humanos como para los rebaños. La exposición de una variada roca madre facilita la ubicación y extracción de minerales. Finalmente, los flujos cuesta abajo pueden convertirse en importantes en la canalización y concentración del movimiento de recursos. Los suelos fértiles formados en algunos valles y la energía generada por el abastecimiento de agua descendente puede ser derivada para irrigar pastizales y cosechas, así como también para producir electricidad. Es la habilidad de los grupos humanos de montaña la que creará oportunidades a partir de los aparentes problemas ambientales que testifican las respuestas de adaptación. Sin embargo, esto requiere un detallado entendimiento de la complejidad, de la impredecibilidad, de las limitaciones y de la fragilidad del medio ambiente.

El aparente éxito de adaptación de los grupos humanos al altiplano es indicado por su presencia prolongada, por el tamaño de la población y por la serie de civilizaciones pre-hispánicas que florecieron en esta región (Baker, 1969), así como por la persistencia de patrones de modificación ambiental de conformidad con los gradientes altitudinales (Murra, 1968; Brush, 1976). Este éxito es ampliamente

explicado por la amplia variedad de respuestas de adaptación que los humanos usan para amortiguar los agentes ambientales o para modificar la flora y fauna. Los humanos, en contraste con otros animales, ponen gran énfasis en las estrategias de comportamiento (culturales y sociales) involucrando a la tecnología y en la cooperación intra y entre grupos. Estas estrategias, en combinación con los ajustes fisiológicos y morfológicos, disminuyen la perturbación ambiental y aumentan la cantidad y variedad de recursos disponibles.

Los recursos relievantes del altiplano son aquellos capaces de adaptarse y de producir bien en una variedad de microzonas. Son generalmente aptos para el almacenamiento, transporte e intercambio con productos de otras regiones. Cuando es posible, se usa un recurso básico múltiple integrado por productos de diferentes tolerancias y márgenes de recuperación ambientales. Comúnmente, éstos tienen programas no conflictivos en el tiempo y espacialmente son accesibles a grupos localizados. Las técnicas de producción generalmente requieren una dispersión de recursos en tiempo y espacio para evitar una pérdida simultánea. Esto requiere una gran movilidad de parte de la unidad productiva y dispersión en el patrón de asentamiento. Finalmente, el intercambio entre unidades productivas del mismo grupo sirve para amortiguar los efectos de una pérdida localizada de recursos y provee ocupación a la mano de obra en tareas que la unidad no podría realizar sola. El intercambio entre los grupos que habitan diferentes zonas tiene la misma función, además de proveer recursos esenciales que no se producen en el altiplano.

Consecuencias del Cambio

Aunque el propósito de esta monografía no es el de examinar las estrategias biológicas y de conducta usadas por los grupos campesinos del altiplano, tales respuestas son las que guían la utilización y modificación humanas de la región. Puede hipotetizarse que las respuestas generales de adaptación humana reflejan un alto grado de elasticidad o flexibilidad del mismo modo que otros organismos en fatizan esta idéntica

cualidad de adaptación (Thomas, 1979). Podría esperarse que las respuestas biológicas humanas tienen una considerable plasticidad fenotípica; evidencia de ésto ha sido revisada por Mazess (1975), Baker y Little (1976) y Frisancho (1975). Recientes resúmenes de literatura sobre respuestas de adaptación socio-culturales y de comportamiento se pueden encontrar en Alberti y Mayer, 1974; Browman, 1974; Brush, 1976; Flores Ochoa, 1977; Mitchell, 1976; Murra, 1975; Thomas, 1979 y Webster, 1973.

En vista de los cambios rápidos y penetrantes, tanto planeados como no planeados, y que van a afectar a las zonas altas en las próximas décadas, sería útil anticipar sus consecuencias en los sistemas ambientales y humanos. Desafortunadamente, con el poco conocimiento de (1) las complejas condiciones ambientales de zonas altas, (2) las respuestas bioculturales que han permitido a los humanos adaptarse a estas condiciones, y (3) la escala y proporción con que se produce el deterioro, se hace muy difícil hoy hacer una evaluación de las consecuencias del cambio.

Esto sugiere que es imprescindible realizar una completa colección de los datos concernientes a la estructura, función y proceso de los sistemas humano-ambientales de montaña. Por ser indeseables a largo plazo, los programas serían elaborados con rapidez en base a la información que se tiene hoy día, ya que las soluciones deben darse con urgencia. Si éste es el caso, sería correcto y necesario establecer una estructura conceptual más sistemática que podría utilizar el conocimiento existente para procurar una base a la anticipación de algunos de las más comunes y destructoras consecuencias del cambio (Thomas, 1979). Esa estructura deberá identificar y proporcionar generalizaciones de adaptación acerca de las críticas variables interactuantes en los sistemas ambientales de zonas montañosas. Enfocaría el subsistema humano y aquellas condiciones ambientales que influyen directamente su adaptabilidad o su bienestar. Esto no quiere decir que un conocimiento de la estructura, función y proceso ecológico carezca de importancia. Por el contrario, reconoce que las poblaciones humanas y sus interacciones con el medio ambiente son de vital interés. Dada

la complejidad ambiental de estas regiones y el tiempo y esfuerzo que demandaría la recopilación de datos ecológicos básicos, parecería más prudente concentrarse sobre los humanos, sus recursos y los factores ambientales que hacen impacto directamente sobre su habilidad de explotar estos recursos.

Se ha concedido especial atención a los errores que los humanos están cometiendo en su medio ambiente físico y biótico. En las circunstancias actuales, una investigación de acercamiento opuesta sería tal vez más realista y con más probabilidades de ser productiva. Esto se basa en la suposición de que, teniendo las poblaciones humanas una prolongada estadía en una región, están conscientes de los problemas y ventajas ambientales y se hayan acomodado a ellos. Esto, por supuesto, no quiere decir que todo lo que ellos hagan sea adaptación, o que los cambios recientes en las condiciones ambientales no hayan alterado la efectividad de algunas respuestas. A pesar del cambio, sin embargo, se supone que una gran cantidad de sus respuestas siguen siendo apropiadas. Así, debe intentarse identificar lo que humanos hacen bien al adaptarse a las condiciones de las regiones montañosas y cómo ciertos cambios son capaces de anular estas respuestas de adaptación.

Esta concepción parecería justificada en vista de nuestras limitadas habilidades para predecir las consecuencias sistemáticas de muchos programas de cambios planeados. Hasta que estas habilidades predictivas mejoren substancialmente, sería conveniente adoptar una perspectiva prudente, subrayando las variables críticas en el sistema hombre-medio ambiente que deberían mantenerse, si el sistema, como nosotros lo vemos, está llamado a persistir. El examen de las condiciones ambientales que influyen las respuestas humanas es, pues, el primer paso.

REFERENCIAS

- Alberti, G. and E. Mayer. 1974. Reciprocidad e Intercambio en los Andes Peruanos. Instituto de Estudios Peruanos. Lima.
- Altland, P. D. and B. Highman. 1971. Effects of polycythemia and altitude hypoxia on rat heart and exercise tolerance. *Amer. J. Physiol.* 221:338-393.
- Baker, P. T. 1969. Human adaptation to high altitude. *Science* 163: 1149-1156.
- _____, G. Escobar, G. DeJong, C. J. Hoff, R. B. Mazess, J. M. Hanna, M. A. Little, and E. Picon-Reategui. 1968. High altitude adaptation in a Peruvian community. *Occasional Papers in Anthropology* No. 1. Pennsylvania State Univ., University Park, PA.
- _____, and M. A. Little. 1976. *Man in the Andes: a multidisciplinary study of high-altitude Quechua*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, PA.
- Beals, E. 1969. Vegetational change along altitudinal gradients. *Science* 165:981-985.
- Beek, K. J. and D. L. Bramao. 1968. Nature and geography of South American soils. *In* E. J. Fittkau *et al.* (eds.), *Biogeography and ecology in South America*. Dr. D. W. Junk, Publishers, The Hague. pp.82-112.
- Bennett, W. C. and J. B. Bird. 1960. *Andean culture history*. Natural History Press, Garden City, New York.
- Billings, W. D. 1973. Arctic and alpine vegetations: similarities, differences, and susceptibility to disturbance. *Bio.Science* 23:697-704.
- Browman, D. L. 1970. Early Peruvian peasants: the culture history of a central highlands valley. Unpublished Ph.D. dissertation. Harvard Univ., Cambridge, Mass.
- _____, 1974. Pastoral nomadism in the Andes. *Current Anthropol.* 15:188-196.
- Brush, S. B. 1976. Man's use of an Andean ecosystem. *Hum. Ecol.* 4:147-166.
- Buck, A. A., T. T. Sasaki, R. I. Anderson, J. C. Hitchcock, and G. R. Leigh. 1967. Comprehensive epidemiological studies of four contrasting Peruvian villages. Geographic Epidemiology Unit. Johns Hopkins Univ., Baltimore, MD.
- Budowski, G. 1968. La influencia humana en la vegetación natural de montañas tropicales Americanas. *In* C. Troll (ed.), *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas*. Ferd. Dümmlers Verlag, Bonn. pp. 157-162.
- Bullard, R. W. 1972. Vertebrates at altitudes. *In* M. K. Yousef, S. M. Horvath and R. W. Bullard (eds.), *Physiological adaptations: desert and mountain*. Academic Press, New York. pp. 209-225.

- Cabrera, A. L. 1968. Ecologia vegetal de la puna. In C. Troll (ed.), Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas. Ferd. Dümmlers Verlag, Bonn. pp. 91-116.
- Cardenas, M. 1969. Manual de plantas economicas de Bolivia. Impr. Ichthus. Cochabamba, Bolivia.
- Chiodi, H. 1970-71. Comparative study of the blood gas transport in high altitude and sea level camelidae and goats. Respir. Physiol. 11:84-93.
- Clegg, E. J., G. A. Harrison and P. T. Baker. 1970. The impact of high altitude on human populations. Hum. Biol. 42:486-518.
- Consolazio, C. F., R. E. Johnson and L. J. Pecora. 1963. Physiological measurements of metabolic functions in man. McGraw Hill, Inc., New York.
- Crawford, R. M. M., D. Wishart, and R. M. Campbell. 1970. A numerical analysis of high altitude scrub vegetation in relation to soil erosion in the eastern Cordillera of Peru. J. Ecol. 58(1):173-191.
- Crowe, P. R. 1971. Concepts in climatology. St. Martin's Press, New York.
- Cruz-Coke, R., A. P. Cristoffanini, M. Aspillaga, and F. Biancani. 1967. Evolutionary forces in human populations in an environmental gradient in Arica, Chile. Hum. Biol. 38:421-438.
- Darden, T. R. 1972. Respiratory adaptations of a fossorial mammal, the pocket gopher (Thomomys bottae). J. Comp. Physiol. 78:121-137.
- Darlington, P. J., Jr. 1965. The biogeography of the southern end of the world. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Daubenmire, R. F. 1947. Plants and environment: a textbook of plant autecology. John Wiley & Sons, New York.
- Deustua, J. L. 1972. Organizacion de una hacienda ganadera en Puno. Ministerio de Agricultura, Informe No. 28. Peru.
- Diez de San Miguel, G. 1567 (1964). Visita hecha a la provincia de Chucuito por Garci Diez de San Miguel en el ano 1567. Documentos Regionales para la Ethnohistoria Andina 1. Casa de la Cultura del Peru, Lima.
- Dourojeanni, M. 1972. Flora y fauna del Peru: importancia de su conservacion. El Serrano 272. Lima, Peru.
- Eaton, J. W., T. D. Skelton, and E. Berger. 1974. Survival at extreme altitude: protective effect of increased hemoglobin-oxygen affinity. Science 183:743-744.

- Eckholm, E. P. 1975. The deterioration of mountain environments. *Science* 189:764-770.
- Eidt, R. C. 1968. The climatology of South America. *In* E. J. Fittkau *et al.* (eds.), *Biogeography and ecology in South America*. Dr. D. W. Junk, Publishers, The Hague. pp. 54-81.
- Ellenberg, H. 1958. Wald oder steppe? Die nat rliche Pflanzendecke der Anden Perus: I and II. *Umschau*.
- _____, 1964. Proceedings and Papers of the IUCN 9th Technical Meeting (Nairobi, September 1963). IUCN Publications, New Series 4(II):172-177.
- Fittkau, E. J. 1968. The fauna of South America. *In* E. J. Fittkau *et al.* (eds.), *Biogeography and ecology in South America*. Dr. D. W. Junk, Publishers, The Hague. pp. 624-658.
- Flores Ochoa, J. A. 1977. Pastores de Puna. Uywamichiq Punarunakuna. Instituto de Estudios Peruanos. Lima, Peru.
- Folk, G. E. 1974. Textbook of environmental physiology (2nd ed.) Lea and Febiger, Philadelphia.
- Frisancho, A. R. 1975. Functional adaptation to high altitude hypoxia. *Science* 187:313-319.
- Garbell, M. A. 1947. Tropical and equatorial meteorology. Pitman, New York.
- Grahn, D., and J. Kratchman. 1963. Variation in neonatal death rate and birth weight in the United States and possible relations to environmental radiation, geology and altitude. *Amer. J. Hum. Genet.* 15(4): 329-352.
- Hall, F. J., D. B. Dill and E. S. Guzman. 1936. Comparative physiology in high altitudes. *J. Cell. Comp. Physiol.* 8:301-313.
- Heizer, R. F. 1955. Primitive man as an ecological factor. Kroeber Anthropological Society Papers:13.
- Hodge, W. H. 1946. Cushion plants of the Peruvian puna. *J. N.Y. Bot. Garden* 47(558):133-141.
- Holdridge, L. R. 1957. Life zone ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- Hultquist, B. 1956. Studies on naturally occurring ionizing radiation. *Kungl-Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Vol. 6.
- James, D. E. 1973. The evolution of the Andes. *Sci. Amer.* 229(2):60-67.
- Jenks, W. F. 1956. Peru. *In* W. F. Jenks (ed.), *Handbook of South American geology* (Geological Society of America. Memoir 65). Waverly Press, Baltimore, MD. pp. 215-247.

- Johnson, A. M. 1976. The climate of Peru, Bolivia and Ecuador. In W. Schwerdtfeger (ed.), World survey of climatology, Volume 12: climates of Central and South America. Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam. pp. 147-188.
- Koford, C. 1957. The vicuña and the puna. Ecol. Monogr. 27(2):153-219.
- Larsen, R. M. 1973. The thermal micro-environment of a highland Quechua population: biocultural adjustment to cold. M. A. thesis. Univ. of Wisconsin, Madison.
- Lettau, H. 1976. Dynamic and energetic factors which cause and limit aridity along South America's Pacific coast. In W. Schwerdtfeger (ed.), World survey of climatology, Volume 12: climates of Central and South America. Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam. pp. 188-192.
- Leith, H. 1973. Primary production: terrestrial ecosystems. Hum. Ecol. 1(4):303-332.
- Little, M. A. 1968. Racial and developmental factors in foot cooling: Quechua Indians and U.S. whites. In High altitude adaptation in a Peruvian community. Occasional Papers in Anthropology, No. 1. Pennsylvania State Univ., University Park, PA. pp. 327-537.
- Mann, G. 1968. Ökosysteme Sudamerikas. In E. J. Fittkau et al. (eds.), Biogeography and ecology in South America. Dr. D. W. Junk, Publishers, The Hague. pp. 171-229.
- Mazess, R. B. 1975. Human adaptation to high altitude. In A. Damon (ed.), Physiological anthropology. Oxford, New York. pp. 167-209.
- Mitchell, W. P. 1976. Irrigation and community in the central Peruvian highlands. Amer. Anthropol. 78:25-44.
- Morrison, P. R. 1962. Temperature regulation in animals native to tropical and high altitude environments. In J. P. Hannon and E. Viereck (eds.), Comparative physiology of temperature regulation. Proc. 2nd Symp. Arctic Biol. Med. Arctic Aeromedical Laboratory, Fort Wainwright, Alaska. pp. 381-413.
- _____, 1964. Wild animals at high altitudes. Symp. Zool. Soc. London, 13:49-55.
- _____, K. Kerst, C. Reynafarje and J. Ramos. 1963a. Hematocrit and hemoglobin levels in some Peruvian rodents from high and low altitude. Int. J. Biometeorol. 7:51-58.
- _____, K. Kerst and M. Rosenmann. 1963b. Hematocrit and hemoglobin levels in some Chilean rodents from high and low altitude. Int. J. Biometeorol. 7:45-50.

- Murra, J. V. 1965. Herds and herders in the Inca state. In A. Leeds and A. P. Vayda (eds.), Man, culture and animals. AAAS. Washington, D.C. pp. 185-216.
- _____, 1968. An Aymara kingdom in 1567. *Ethnohistory* 15:115-151.
- _____, 1972. El "control vertical" de un maximo de pisos ecologicos en la economia de las sociedades andinas. In Inigo Ortiz de Zuniga, Vista de la Provincia de Leon de Huanuco (1562), Vol. 2. Univ. Hermilio Valdizan, Huanuco. pp. 429-476.
- _____, 1975. Formaciones economicas y politicas del mundo Andino. Instituto de Estudios Peruanos. Lima, Peru.
- Olrog, C. C. 1968. Birds of South America. In E. J. Fittkau et al. (eds.), Biogeography and ecology in South America. Dr. D. W. Junk, Publishers, The Hague. pp. 849-878.
- ONERN/CORPUNO. 1965. Programa de inventariy evaluacion de los recursos naturales del Departamento de Puno, Sector de Prioridad I, 6 vols. Lima, Peru.
- Papadakis, J.. 1969. Soils of the world. American Elsevier, New York.
- Pearson, O. P. 1951. Mammals in the highlands of southern Peru. *Bull. Comp. Zool.* 106(3).
- _____, 1959. Biology of the subterranean rodents ctenomys in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado,"* No. 9, Univ. Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru.
- _____, and C. P. Ralph. 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado,"* No. 18, Univ. Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru.
- Pires-Ferreira, J. Wheeler, E. Pires-Ferreira, and P. Kaulicke. 1976. Pre-ceramic animal utilization in the central Peruvian Andes. *Science* 194:483-490.
- Prohaska, F. 1970. Distinctive bioclimatic parameters of the subtropical-tropical Andes. *Int. J. Biometeorol.* 14(1):1-12.
- Putzer, H. 1968. Überblick über die geologische Entwicklung Sudamerikas. In E. J. Fittkau et al. (eds.), Biogeography and ecology in South America. Dr. D. W. Junk, Publishers, The Hague. pp. 1-24.
- Ruthsatz, B. 1974. Los arbustos de las estepas Andinas del Noroeste Argentino y su uso actual. *Boletin de la Sociedad Argentina de Botanica* XVI(1-2):27-45.
- Schaedel, R. P. 1959. Los recursos humanos del Departamento de Puno. Plan regional para el desarrollo del sur del Peru, Vol. 5. Lima, Peru.

- Schwabe, G. H. 1968. Towards an ecological characterization of the South American continent. In E. J. Fittkau et al. (eds.), Biogeography and ecology in South America. Dr. D. W. Junk, Publishers, The Hague. pp. 113-136.
- Schwerdtfeger, W. 1976a. High thunderstorm frequency over the subtropical Andes during the summer; cause and effects. In W. Schwerdtfeger (ed.), World survey of climatology, Volume 12: climates of Central and South America. Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam. pp. 192-195.
- _____, 1976b. The water-budget of Lake Titicaca. In W. Schwerdtfeger (ed.), World survey of climatology, Volume 12: climates of Central and South America. Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam. pp. 195-199.
- Shimwell, D. W. 1972. The description and classification of vegetation. Univ. of Washington Press, Seattle, Wash.
- Sick, W. D. 1968. Geographical substance. In E. J. Fittkau et al. (eds.), Biogeography and ecology in South America. Dr. D. W. Junk, Publishers, The Hague. pp. 449-474.
- Simmonds, N. W. 1965. The grain chenopods of the tropical American highlands. Econ. Bot. 19:223-235.
- Simpson, G. G. 1968. South American mammals. In E. J. Fittkau et al. (eds.), Biogeography and ecology in South America. Dr. D. W. Junk, Publishers, The Hague. pp. 879-909.
- Smith, E. E. and J. W. Crowell. 1963. Influence of hematocrit ratio on survival of unacclimatized dogs at simulated altitude. Amer. J. Physiol. 205:1172.
- Soil Survey Staff. 1975. Soil taxonomy: a basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. Soil Conserv. Serv., U.S. Dept. of Agric. Handbook. No. 436.
- Solon, L. R., W. M. Lowder, A. Shambon, and H. Blatz. 1960. Investigations of natural environmental radiation. Science 131:903-906.
- Sternberg, H. O'R. 1968. Man and environmental change in South America. In E. J. Fittkau et al. (eds.), Biogeography and ecology in South America. Dr. D. W. Junk, Publishers, The Hague. pp. 413-445.
- Thomas, R. B. 1973. Human adaptation to a high Andean energy flow system. Occasional Papers in Anthropology No. 7. Pennsylvania State Univ., University Park, PA.
- _____, 1979. Effects of change on high mountain human adaptive patterns. In P. J. Webber (ed.), High altitude geoecology, Westview, Boulder, Colo. pp. 139-188.
- Tosi, J. A. 1960. Zonas de vida natural en el Peru. Instituto Interamericano de Ciencias Agricolas de la OEA. Zona Andina Boletin Technico No. 5, Lima, Peru.
- Tramer, E. J. 1969. Bird species diversity: components of Shannon's formula. Ecology 50:927-929.

- Troll, C. C. 1960. The relationship between the climates, ecology and plant geography of the southern cold temperate zone and of the tropical high mountains. *Proc. Royal Soc. (London) Ser. B.* 152:529-532.
- _____, 1968. The Cordilleras of the tropical Americas; aspects of climate, phytogeographical and agrarian ecology. In C. Troll (ed.), *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas*. Ferd. Dümmlers Verlag, Bonn. pp. 15-56.
- Turek, Z., F. Kreuzer, and L. J. C. Hoofd. 1973. Advantage or disadvantage of a decrease of blood oxygen affinity for tissue oxygen supply at hypoxia: a theoretical study comparing man and rat. *Pflugers Arch.* 342:185-197.
- Ugent, D. 1970. The potato. *Science* 170:1161-1166.
- Vuilleumier, B. S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173:771-780.
- Watters, R. F. 1971. Shifting cultivation in Latin America. FAO, Rome.
- Way, A. B. 1976. Morbidity and postneonatal mortality. In P. T. Baker and M. A. Little (eds.), *Man in the Andes: a multidisciplinary study of high-altitude Quechua*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, PA. pp. 147-160.
- Weberbauer, A. 1936. Phytogeography of the Peruvian Andes. In J. F. MacBride, (ed.), *Flora of Peru: Part I. Field Musium of Natural History, Botanical Series, Publication 351, Vol. 13*. Chicago. pp. 13-80.
- _____, 1945. *El mundo vegetal de los Andes Peruanos*. Ministerio de Agricultura, Lima, Peru
- Webster, S. 1973. Native pastoralism in the south Andes. *Ethnology* 12:115-133.
- Wickes, D. R. and W. C. Lowdermilk. 1938. Soil conservation in ancient Peru. *Soil Conserv.* 4:91-94.
- Winterhalder, B., R. Larsen and R. B. Thomas. 1974. Dung as an essential resource in a highland Peruvian community. *Hum. Ecol.* 2:89-104.