

## Puna

Emilia García E.<sup>1,2</sup> & Stephan G. Beck<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés,  
Casilla 10077 – Correo Central, La Paz, Bolivia

<sup>2</sup>emgar\_ge@hotmail.com, <sup>3</sup>lpb@accelerate.com

### Abstract

The diverse ecosystems of the high Central Andes from northern Peru to northern Argentina are called puna. Emphasis is given to the Bolivian puna. It includes high dense grassland in the humid puna and the paramo yungueño, open grassland, cushion vegetation (*Azorella*, *Pycnophyllum*) and tolares (evergreen resinous shrubs of *Baccharis* and *Parastrephia*) in the dry to desert puna. Dominating grasses are *Deyeuxia*, *Festuca*, and *Poa*, whereas in dryer areas prevail *Festuca orthophylla* and several species of *Stipa*. Low herbaceous grasses of *Muhlenbergia* and *Distichia humilis* together with halophytic scrubs cover the extended salt plains. In the fens (bofedales) vascular plants, such as Juncaceae, Cyperaceae, and Asteraceae are dominating. The aquatic flora is diverse and it plays an important role for human use (boats, handicrafts) and alimentation of cattle. Few trees beside *Polylepis* and *Buddleja* grow nowadays in the puna. In spite of altitude and extreme climatic conditions the puna houses about 1,500 plant species and about 40 endemic genera. Most of the genera known from the paramo and jalca are also found in the puna. The landscape has been modified in the past and is changing under man's action as shown by the prehispanic settlements, terraces and the present intensive farming activities. A lot of the humid puna has been converted in farming ground, the steeper areas and the fallow land are used for grazing by cattle, sheep, lama and alpaca, in the southern more arid areas only lama survive under hard environment conditions. Numerous edible tubercles of *Solanum*, *Oxalis*, *Ullucus*, and *Tropaeolum* are originated in the puna, beside the pseudo cereals *Chenopodium quinoa* (quinua) and *Ch. pallidicaule* (cañahua) and many medicinal plants known by the Aymara and Quechua. Conservation efforts are still poor and locally concentrated in a few protected areas.

**Key words:** Puna, flora, vegetation, ecology, use.

### Resumen

La puna incluye ecosistemas altoandinos diversos, desde el norte del Perú hasta el norte de Argentina. El énfasis en el presente trabajo es la puna de Bolivia, que incluye praderas de altura en la puna húmeda y el páramo yungueño, praderas abiertas, la vegetación en cojín de *Azorella* y *Pycnophyllum*; y los tolares de arbustos resinosos de *Baccharis* y *Parastrephia* en puna seca a desértica. Pastos dominantes son *Deyeuxia*, *Festuca* y *Poa*, mientras que en áreas más secas prevalecen *Festuca orthophylla* y *Stipa* spp. Céspedes herbáceos bajos de *Muhlenbergia* y *Distichlis humilis* con cojines halofíticos cubren extensas planicies salinas. En los humedales (bofedales) dominan plantas vasculares de las familias Juncaceae, Cyperaceae y Asteraceae. La flora acuática es diversa y juega un papel importante al hombre (balsas, artesanías) y alimentación del ganado. Fuera de *Polylepis* y *Buddleja* actualmente los árboles son escasos en la puna. Pese a la altitud y condiciones climáticas extremas, la puna alberga aproximadamente 1.500 especies de plantas y 40 géneros endémicos. La mayoría de los géneros conocidos del parámo y la jalca crece también en la puna. El paisaje ha sido antes modificado como lo demuestran asentamientos prehispanicos y terrazas; hoy continúa cambiando por actividades agrícolas. Gran parte de la puna húmeda se ha convertido en terrenos de cultivo. Áreas más inclinadas y terrenos en descanso se usan para pastoreo de ganado vacuno, ovejas, llamas y alpacas; en el Altiplano sur, más árido, sólo las llamas sobreviven bajo condiciones difíciles y escasez de forraje. Numerosos tubérculos comestibles de los géneros *Solanum*, *Oxalis*, *Ullucus* y *Tropaeolum* son originarios de la puna, junto con pseudocereales como quinua (*Chenopodium quinoa*) y cañahua (*Ch. pallidicaule*), además de numerosas plantas medicinales, conocidas por Aymaras y Quechuas. Esfuerzos de conservación son todavía pobres y localizados en algunas áreas protegidas del occidente del país.

**Palabras clave:** Puna, flora, vegetación, ecología, uso.

## Introducción

El término *puna* es una voz Quechua que se refiere a las tierras altas de los Andes centrales entre 3.600 y 4.100 m en la clasificación tradicional local en Bolivia (Beck 1985, 1988). En los textos generales sobre los Andes Centrales altos por lo general no se marca un límite con los pisos altitudinales superiores. Se denomina puna a la extensa región superior de los Andes Centrales situada entre el norte de Argentina y la parte central del Perú dominada por especies herbáceas, en su mayoría gramíneas. La vegetación no se refiere solamente a los pastizales sino incluye también matorrales – sobre todo los tolares – y áreas con crecimiento arbóreo, como los bosques altoandinos de *Polylepis* y los bosquecillos de *Gynoxys*, ubicados en medio de los pajonales de la vertiente alta de los Yungas, denominado páramo yungueño (Beck 1995, Ribera *et al.* 1996). Nuestra contribución no incluirá los bosques de *Polylepis*, ya que existe un capítulo aparte (ver Kessler en este mismo libro). Las depresiones salinas y los salares en el centro y sur del Altiplano boliviano y argentino se encuentran cubiertas por una flora de halófitos muy específica. No se debe olvidar tampoco las numerosas lagunas y lagos de la región, el Titicaca como el más impresionante, que tienen vegetación acuática y comunidades de helófitos interesantes.

Existen numerosas descripciones de la puna (Beck 1985, 1988), que se resumen y complementan: Karl Reiche (1869-1929), August Weberbauer (1872-1948) y Theodor Herzog (1880-1961) fueron los primeros botánicos que presentaron tratados extensos sobre el mundo vegetal de los Andes en la serie de monografías fitogeográficas *Die Vegetation der Erde* (Vegetación de la Tierra) editado por Engler y Drude (Chile: Reiche 1907, Perú: Weberbauer 1911, Bolivia: Herzog 1923). La descripción que coincide más con las observaciones en Bolivia aparece en la segunda edición del libro de Weberbauer (1945), quien

se refiere a la puna como “*el piso más alto de la Sierra, exento de agricultura*” (!) y lo diferencia del altoandino que está “*dominado por el césped de puna con plantas arrosietadas y plantas de porte almohadillado*”. Arriba de la ceja de monte, Weberbauer (1945) habla de una “*estepa de gramíneas pura y densa, parecida a la Jalca*”, en otra parte les llama por su talla mayor “*pajonales o estepas (!) de manojos separadas en todo el piso altoandino y en el borde oriental de la Puna los manojos de las gramíneas se juntan formando una cubierta cerrada*”. Si bien es la descripción más ajustada al caso de Bolivia, sugerimos no utilizar la palabra estepa del ruso ‘stepj’ que debería ser aplicado para pastizales de zonas templadas continentales y no para formaciones de gramíneas tropicales de altura (Walter 1973). Es probable que formaciones similares en la Patagonia merezcan esta denominación.

Para las formaciones ericoides siempre verdes con secreción de resinas, Weberbauer (1945) utiliza la denominación de tholar o tolar, por el nombre vernacular de las especies dominantes – las tolas – que corresponden mayormente a especies de *Baccharis* y *Parastrephia*. En la literatura las tolas están frecuentemente citadas bajo *Lepidophyllum*, un sinónimo para la mayoría de las especies de *Parastrephia*, excepto un verdadero *Lepidophyllum* que crece en Patagonia.

Herzog (1923) en su descripción de las bases para el ordenamiento de la vegetación insiste en una separación de la meseta alta o puna de las serranías altas al este de la Cordillera Real y la Cordillera Oriental. Esta definición se encuentra también en los trabajos de Cabrera (1957) en su obra clásica *La vegetación de la puna argentina* delimita a esta zona entre las elevadas montañas de la Cordillera Real y los picos de la cadena andina se halla enclavado el Altiplano o puna. Ruthsatz (1983) agrega que por fuera de los límites estrictos del Altiplano existen además planicies de altura con carácter puneño.

Troll (1959) distingue las zonas de vegetación por encima del límite de bosque en páramo, puna húmeda, puna seca, puna

espinosa o salina y en puna desértica. Según Cabrera (1976), Ruthsatz (1983) y Beck & García (1991) se puede diferenciar la puna (*s.l.*) en los pisos nival-subnival, altoandino superior e inferior y el verdadero piso puneño (*s.s.*). La prepuna contempla una región biogeográfica y florística distinta, conocida solamente en el sur de Bolivia y norte de Argentina y no corresponde a las áreas de nivel inferior de la puna (Lopez & Beck 2002, Lopez 2003). Navarro (2002) en el afán de un nuevo ordenamiento biogeográfico y en base a relevamientos fitosociológicos de algunas localidades, propone una provincia de la puna peruana, que se extiende desde el sur de los Andes de Ecuador hasta el centro de la Cordillera Oriental y el Altiplano de Bolivia, incluyendo la jalca del Perú. El autor incluye la parte central, el sur y este de la puna en la provincia boliviano-tucumana y la parte occidental, central y sur en la provincia del Altiplano andino. Para las altas cordilleras y el Altiplano, Ibsch *et al.* (2003) distinguen entre las ecorregiones de Bolivia a la puna norteña que incluye la puna húmeda y puna semihúmeda, la vegetación altoandina de la Cordillera Oriental con los pisos nival y subnival y la puna sureña con la puna seca y puna desértica, incluyendo en ésta a los pisos nival y subnival de la Cordillera Occidental.

Ninguna clasificación ni delimitación geográfica corresponde totalmente a la diversidad real de ambientes. Los rasgos generales reflejan los diferentes tipos de puna citados por Troll (1959), que fue respaldado por los trabajos de Ruthsatz (1983). Esta autora sitúa al límite inferior de la puna en 3.400 m por su experiencia de trabajo en el norte de Argentina y el superior a 4.200 m.

No es posible establecer un límite altitudinal fijo para la puna que se extienda más allá de 10 grados latitudinales, aunque algunos sectores del Altiplano boliviano casi abarcan tres grados longitudinales con una amplitud mayor a los 300 km. Los efectos orográficos y de Massenerhebung inducen diferentes

condiciones ecológicas y por lo tanto diferencias en estructura y composición de la vegetación en un mismo nivel altitudinal.

### **Presencia humana y uso de la puna hace miles de años**

Las tierras altas de los Andes Centrales han sido habitadas por lo menos durante 15.000 años y contienen los vestigios más antiguos de asentamientos humanos en el continente (Dollfus 1984). Los signos de diferentes culturas se encuentran a lo largo de la cadena andina en forma de andenes o restos de construcciones sagradas o profanas como Macchu Picchu y Sacsayhuaman en el Perú y Tiahuanaco e Iscanwaya en Bolivia. La mayoría de estas obras de culturas pasadas quedan todavía bajo tierra o cubiertas por la vegetación densa en las vertientes húmedas de los Yungas. Esta extensa región tenía hace 1.000 años una población humana mayor a un millón de habitantes y hoy en día debe contar con varios millones de habitantes, relacionados con el ambiente y los recursos de la puna, como por ejemplo citamos para las principales ciudades en el oeste de Bolivia y Perú en la tabla 1. La mayoría de estos centros urbanos se desarrolla todavía por la alta tasa de natalidad y migración de la gente del campo hacia la ciudad. En el auge de la explotación de la plata en 1600 la ciudad de Potosí tenía 150.000 habitantes, lo que superaba a la población de Nueva York, París y Londres en ese tiempo (Graf & Villarroel 2002).

El mapa del Altiplano del sur de Perú, Bolivia y norte de Argentina de Ruthsatz (1983) muestra la densidad poblacional en cinco pisos altitudinales. Se observan asentamientos pequeños, alejados de los centros urbanos y distribuidos en todo el Altiplano. Seguramente poco o nada cambió en los últimos 20 años y se mantiene vigente la tendencia de un menor número de habitantes conforme aumentan la altitud y la aridez. Paralelamente, mejora la estructura y composición de la vegetación hacia su estado natural.

La población humana ha dejado rastros en el paisaje andino. Deben existir pocos lugares en el Altiplano que no han sido tocados por sus habitantes en los miles de años de interacción entre las culturas del pasado y el paisaje. Ellenberg (1958, 1966, 1979, 1992, 1996), Ruthsatz (1977, 1983), Beck & Ellenberg (1977), Kessler & Driesch (1993) y Dollfus (1996) entre otros autores se refieren a numerosos indicadores del efecto formativo y destructivo humano, que se activó con la introducción de ganado y cultivos asociados a malezas, en la zona andina.

### Geología y suelos de la puna

Los Andes en Bolivia forman dos cordilleras importantes por su extensión: una la Cordillera Occidental con un sistema montañoso y la presencia de importantes volcanes, principalmente en el extremo sur del país y otra, la Cordillera Oriental (ver Argollo en este volumen). La Cordillera Occidental ingresa al país por el sur del lago Titicaca, a la altura del paralelo 17° hasta el paralelo 21°, en los cerros de Lipez. En el sector norte se observa un complejo de montañas y planicies, con glaciares como el Illampu, Huayna Potosí, Mururata, lagunas glaciales, bofedales, serranías y colinas, mientras que en el sur los volcanes se mezclan con mesetas altas por encima de los 4.500 m,

formadas por coladas de lava y acumulaciones de ceniza. Además, son un elemento típico en el paisaje las lagunas salinas o borateras, y los manantiales de aguas termales (Montes de Oca 1997). Entre ambas cordilleras se presenta una extensa región de planicies, colinas y serranías, conocida en conjunto como Altiplano, el cual se divide en el altiplano norte, (más húmedo), el Altiplano central (semihúmedo) y el Altiplano sur (árido). El Altiplano es una extensa cuenca que está cubierta por sedimentos de lagos desaparecidos, lagos ligeramente salobres (Titicaca y Poopó) y restos de los salares de Uyuni y Coipasa. Los sedimentos corresponden al Plioceno y Pleistoceno (Ahlfeld & Branisa 1960, Liberman 1991, Montes de Oca 1997).

La región occidental de Bolivia se relaciona con la faja mineralógica. La Cordillera Oriental corresponde al bloque paleozoico, la Occidental se caracteriza por su origen volcánico, que data del Terciario y Cuaternario y el Altiplano está formado por sedimentos cuaternarios (Montes de Oca 1997).

Los suelos de la puna tienen principalmente textura franca o franco-arenosa con pH generalmente alcalinos por la naturaleza de la roca madre (granitos, feldspatos y micas) y bajo contenido de materia orgánica (Salm 1983). Dependiendo de si se trata del Altiplano norte, central o sur, la mineralización del nitrógeno es más o menos rápida (Ruiz 1982), dependiendo

**Tabla 1:** Número de habitantes y altitud de ciudades en la región de la puna occidental de Bolivia y Perú (según datos de INE 2001, internet Perú). Símbolos: \* fundado en 1985, antes unida con La Paz, datos del municipio, \*\* datos del distrito.

Ciudad	Número de habitantes (año)		Altitud (m)
Juliaca**	166.630 (1995)	195.400 (2000)	3.825
El Alto*	405.490 (1992)*	649.960 (2001)*	4.070
La Paz	713.380 (1992)	789.590 (2001)	3.600
Oruro	183.400 (1992)	201.200 (2001)	3.708
Potosí	112.000 (1992)	133.000 (2001)	4.070
Puno**	103.480 (1995)	112.980 (2000)	3.827

de la actividad de microorganismos en relación con la temperatura y la humedad del suelo. Además, existen suelos formados por depósitos aluviales en los bordes de ríos y lagos. Son suelos formados por sedimentos finos, limos y arcillas, por lo que resultan sitios fértiles. En los bofedales el sustrato corresponde a suelos orgánicos, ácidos y con alta proporción de materia orgánica en distintos grados de descomposición. Corresponde al tipo de suelos con la mayor cobertura vegetal y una alta riqueza específica representada por hierbas en roseta, gramíneas, graminoides y arbustos enanos. En el Altiplano sur los suelos son salinos (con NaCl) y fuertemente alcalinos (con boratos, carbonatos, sulfatos y otras sales). Según Salm & Gehler (1987) la concentración de sales en suelos del Altiplano sur es de 10-39 g de sales por kilogramo de suelo.

### Aspectos climáticos de la puna

Gran parte de los Andes en Bolivia se sitúa en la zona tórrida ecuatorial con radiación elevada. Existe nubosidad estacional con cielos despejados la mayor parte del día, provocando un aumento de la irradiación terrestre, en especial durante la noche. Esto determina una pérdida nocturna de calor y una amplitud térmica pronunciada con grandes variaciones de temperatura a lo largo del día, que constituye el "clima de ritmo diurno" según Troll (1959, 1968). La posición latitudinal, la altitud, la topografía, la exposición de las laderas, la cobertura vegetal, junto con el movimiento de los vientos alisios y los fenómenos de El Niño y la Niña son factores que contribuyen a producir variaciones climáticas.

La Cordillera Oriental tiene un efecto muy importante sobre el clima, debido a su altitud y a su ubicación norte-sudeste. Constituye una barrera geográfica para los vientos y corrientes de humedad para la Cordillera Occidental. En ciertos sectores se ubican las llamadas abras o pasos por donde atraviesan nubes y vientos húmedos. La zona denominada Yungas, situada

a menor altitud y con exposición este, tiene una humedad más pronunciada y temperaturas más altas (Lorini 1991). En Altiplano sur, la amplitud térmica es muy grande con una diferencia de 50°C entre el día y la noche (Montes de Oca 1997).

La disponibilidad de humedad es variable según las épocas del año y factores locales. Es mayor entre diciembre y febrero, por el aporte de masas húmedas provenientes del norte y noreste, y la cercanía de un gran cuerpo de agua como es el Lago Titicaca. La evaporación del lago es muy elevada (Iltis 1991), lo cual contribuye al ciclo hidrológico de la región. Los glaciares de la Cordillera Oriental también contribuyen con humedad, formando ríos y arroyos que bajan por las laderas (Lorini 1991). Existe un gradiente de humedad decreciente en sentido N-S y E-W. Las precipitaciones, según la altitud caen en forma de nieve, granizo o lluvia. Se distinguen en general dos épocas: húmeda de noviembre a marzo o abril y una seca, de mayo a octubre. Dependiendo de la latitud y la altitud se producen heladas, distribuidas desde pocos días al mes hasta heladas permanentes. En el Altiplano norte, el promedio de precipitación anual es de 600 a 800 mm (Lorini 1991), pero en el sur este promedio alcanza entre 80 y 100 mm (Navarro 1992).

### Diversidad y afinidades florísticas

La vegetación de la puna consta en su mayor parte de comunidades herbáceas, dominadas por gramíneas y graminoides, denominadas en general, praderas o pastizales. También incluye formaciones herbáceas y arbustivas, con especies siempreverdes, microfoliadas y resinosas, que forma en algunos sectores extensos matorrales conocidos como tolares. Algunos sectores presentan comunidades mixtas de tolares y pajonales. La transición casi imperceptible entre puna, jalca y páramo no posibilita una delimitación estricta de la mayoría de los taxa en la región. Existen

solamente pocos géneros restringidos a una región mientras que la mayoría de ellos se distribuye a lo largo de los Andes altos, desde Venezuela hasta Argentina.

No existe un resumen de la diversidad florística de la puna. Cabrera (1957) presenta un catálogo de 648 especies de plantas vasculares argentinas con dominancia de Compositae y arriba de 50 especies de Gramineae y Leguminosae. Esta relación no cambió. Su catálogo incluye también algunas especies de la prepuna.

Young *et al.* (1997) estiman para la flora vascular de la puna peruana 1.000-1.500 especies, incluyendo numerosas especies del páramo y de la jalca. Actualmente se está elaborando un catálogo de las plantas vasculares de Bolivia, que va a incluir todas las especies conocidas de la puna y de la vegetación colindante, como la del páramo yungueño y las cabeceras de valles. La valiosa *Flora genérica de los páramos* (Sklenar *et al.* 2005) incluye en su mayor parte taxa de amplia distribución de la región alta de los Andes y resulta muy útil también para la puna. Muchos de los grupos taxonómicos citados están presentes en la ceja de monte y crecen también como islas de bosque dentro del páramo yungueño. Sólo muy pocas taxa no se comparten, como muestra el siguiente análisis al nivel de familias y géneros seleccionados (Tablas 2 y 3). Aparte de las familias de la tabla 2, se registraron familias de plantas acuáticas en ambientes de la puna: Callitrichaceae, Ruppiaceae y Zannichelliaceae

no incluidas en la flora genérica del páramo (ver vegetación acuática más abajo).

Estas familias del páramo no fueron registrados ni para el páramo yungueño ni para la flora de Bolivia, a pesar de que Coriariaceae y Winteraceae crecen en Perú. En nuestra región se encuentran 22 familias de helechos y plantas afines (*sensu* Sklenar *et al.* (2005), con excepción del género *Nephropteris* (Pteridaceae) que no ha sido registrado para Bolivia. De las gimnospermas se citan para el páramo verdadero los géneros *Ephedra* y *Prumnopitys*, pero curiosamente no figura el género más diverso *Podocarpus*, que crece en el páramo yungueño hasta los 3.300 m. Sklenar *et al.* (2005) citan 14 géneros como exclusivamente endémicos del páramo verdadero, de éstos *Aphanelytrum* y *Ascidogyne* se encuentran también en Bolivia.

La puna tiene una diversidad de especies que resulta menor que la de otras grandes formaciones de vegetación. Sin embargo, el número total de especies resulta elevado, considerando las difíciles condiciones bajo las cuales crecen las plantas. Los factores desfavorables son la alta radiación, en especial la UV-B (E. Palenque 2003, com. pers.), las bajas temperaturas con la producción de heladas, la escasez de agua, determinada por el efecto de las temperaturas bajo cero y por la naturaleza de los suelos, alcalinos y salinos. En la tabla 3 se listan géneros y especies que predominan en la puna y se indica aquellos que son endémicos o exclusivos de la puna. Se podría incluir también

**Tabla 2:** Familias de plantas vasculares registradas solamente en la puna o en el páramo.

Puna	Páramo
Calyceraceae	Cistaceae
Chenopodiaceae	Coriariaceae
Frankeniaceae	Garryaceae
Linaceae	Winteraceae
Polemoniaceae	
Santalaceae	

**Tabla 3:** Géneros y especies con dominancia en la puna (en base a Zuloaga *et al.* 1999). Símbolos: \* exclusivamente en la puna, \*\* con pocas especies en jalca y páramo.

<b>Familia</b>	<b>Género/especie</b>
Alstroemeriaceae	<i>Schickendantzia pygmaea</i> *
Apiaceae	<i>Azorella</i> **
Asteraceae	<i>Aphyllocladus</i>
Asteraceae	<i>Belloa</i> *
Asteraceae	<i>Chaetanthera</i> *
Asteraceae	<i>Chersodoma</i> *
Asteraceae	<i>Chiliotrichiopsis keidelii</i>
Asteraceae	<i>Chuquiraga</i>
Asteraceae	<i>Cuatrecasasiella (Luciliopsis)</i> *
Asteraceae	<i>Facelis</i>
Asteraceae	<i>Mniodes</i> *
Asteraceae	<i>Lucilia</i>
Asteraceae	<i>Nardophyllum</i>
Asteraceae	<i>Novenia acaulis</i>
Asteraceae	<i>Paranephelius</i> **
Asteraceae	<i>Parastrephia</i> *
Asteraceae	<i>Plazia daphnoides</i> otra especie en Chile?
Asteraceae	<i>Stuckertiella</i> otra especie en Chile
Asteraceae	<i>Werneria</i> (s.l.)
Balanophoraceae	<i>Ombrophytum subterraneum</i> *
Basellaceae	<i>Ullucus tuberosus</i> *
Brassicaceae	<i>Alpaminia, Catadysia, Englerocharis, Pelagatia</i> (Perú)
Brassicaceae	<i>Aschersoniodoxa</i> *
Brassicaceae	<i>Brayopsis</i> *
Brassicaceae	<i>Dictyophragmus punensis</i> * (Arg.)
Brassicaceae	<i>Eudema</i>
Brassicaceae	<i>Parodiodoxa chionophila</i> * (Arg.)
Brassicaceae	<i>Petroravenia esepitata</i> * (Arg.)
Brassicaceae	<i>Weberbaueria</i> *
Bromeliaceae	<i>Abromeitiella</i>
Bromeliaceae	<i>Puya</i>
Cactaceae	<i>Cintia knizei</i> *
Cactaceae	<i>Lobivia, Maihue niopsis</i> * ( <i>Opuntia</i> s.l.)
Cactaceae	<i>Neowerdermannia</i> *
Cactaceae	<i>Oreocereus</i> *, <i>Puna</i> * ( <i>Opuntia</i> s.l.)
Calyceraceae	<i>Calycera</i>
Calyceraceae	<i>Moschopsis monocephala</i> *
Caryophyllaceae	<i>Plettkea</i> *, <i>Pycnophyllum</i> *
Caryophyllaceae	<i>Pycnophyllopsis</i> *
Cyperaceae	<i>Oreobolopsis</i> *, <i>Phylloscirpus, Trichophorum, Zameioscirpus</i> *
Iridaceae	<i>Cardenanthus</i>

Familia	Género/especie
Juncaceae	<i>Distichia, Patosia</i> *
Malvaceae	<i>Acaulimalva</i> *
Malvaceae	<i>Nototriche</i> **
Orchidaceae	<i>Aa</i>
Orchidaceae	<i>Myrosmodes</i>
Oxalidaceae (Geraniaceae)	<i>Hypseocharis</i>
Plantaginaceae	<i>Bougueria nubicola</i> *
Poaceae	<i>Aciachne</i> ***
Poaceae	<i>Anthochloa lepidula</i> *
Poaceae	<i>Dielsiochloa floribunda</i> *
Poaceae	<i>Dissanthelium</i>
Poaceae	<i>Munroa</i>
Portulacaceae	<i>Montiopsis</i>
Ranunculaceae	<i>Barneoudia</i> * (Arg.)
Ranunculaceae	<i>Oreithales integrifolia</i>
Rosaceae	<i>Polylepis</i>
Rosaceae	<i>Tetraglochin</i>
Santalaceae	<i>Arjona glaberrima</i> *
Solanaceae	<i>Fabiana</i>
Valerianaceae	<i>Belonanthus</i> **
Valerianaceae	<i>Phyllactis</i> **
Valerianaceae	<i>Stangea</i> *
Verbenaceae	<i>Junellia, Lampaya</i> *

a *Anthobryum* (Cabrera & Willink 1973), género que actualmente fue sinonimizado con *Frankenia*.

En el Altiplano sur existe una alta proporción de especies endémicas como *Chersodoma candida* y *Ch. jodopappa* (Cabrera 1978) y *Chaetanthera sphaeroidalis* (Navarro 1993), que crecen en las acumulaciones de rocas o en los tolares, bajo la protección de los arbustos. Es cierto que la diversidad florística disminuye con el aumento de la aridez, pero esa diversidad no resulta despreciable como indican las cerca de 200 especies en el área de la Reserva de Fauna "Eduardo Abaroa", en el extremo sur del país. Las cactáceas forman el grupo más importante desde el punto de vista de la diversidad, endemismo, presencia de nuevas especies y nuevos registros para Bolivia, que la tabla anterior no refleja. Muchas se consideran

vulnerables y en peligro, por la extracción no controlada con fines comerciales y por la alteración de sus hábitats.

Baumann (1988) analizó la distribución y biogeografía de 23 géneros altoandinos, la mayoría de éstos muestra este patrón. También Graf (2001), en una comparación palinológica entre el páramo y la puna indica la semejanza de los palinomorfos más importantes. Este caso se aplica también a la mayoría de las especies, como muestran algunos ejemplos en la tabla 4.

### Formas de vida en los ambientes de la puna

Las formas de vida que se encuentran en la puna son arbustos enanos como por ejemplo *Baccharis alpina*, arbustos resinosos, hierbas perennes en roseta, con raíces pivotantes

engrosadas como especies de *Astragalus*, *Nototriche*, *Hypochaeris*, cojines suaves como *Arenaria*, *Pycnophyllum* o duros como *Azorella*, *Junellia* y *Frankenia*. Gramíneas en matas de los géneros *Deyeuxia*, *Festuca*, *Poa* y *Stipa*; así como cespitosas como *Muhlenbergia* y *Aristida*. Varios ejemplos clásicos de las formas de vida según Raunkiaer, completado por Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) se presentan en los trabajos de Gutte para la puna peruana, por ejemplo en la descripción de las comunidades vegetales del piso alpino (Gutte 1985). Un libro único sobre la morfología de las formas de crecimiento de las plantas de las altas montañas tropicales con numerosos ejemplos de convergencias de puna, páramo y los trópicos de África y Asia presenta Rauh (1988) con numerosas figuras y fotos.

Las adaptaciones frecuentes de las plantas de la puna pueden ser morfológicas, tales como pelos, resinas, disminución de las superficies foliares, protección de los órganos transpirantes con enrollamiento de las hojas, estomas hundidos o succulencia. Otras adaptaciones tienen que ver con ajustes en la fisiología de las plantas como potenciales hídricos elevados (suelos salinos, trabajo de Geyger *et al.* 1992), presencia de solutos que actúan como anticongelantes (Flores *et al.* 2005) o como fuentes de CO<sub>2</sub> (González 1985), metabolismo fotosintético C<sub>4</sub> (como las especies de *Atriplex*), acumulación de antocianos como protección

de la clorofila contra radiación excesiva, presencia de antioxidantes que contrarrestan el stress oxidativo producido por la alta radiación y la falta de agua. Dentro del proyecto financiado por la cooperación sueca, un grupo de investigadores químicos se encuentra estudiando la presencia y naturaleza de metabolitos secundarios en plantas andinas silvestres. Sus resultados muestran la presencia de diferentes metabolitos en plantas con similitudes morfológicas pertenecientes a familias diferentes. Algunos de estos compuestos son grasa, aceites y resinas, obtenidos por cromatografía de los extractos etéreos (Flores *et al.* 2004). Algunas especies tienen aceites esenciales constituidos por gran cantidad de monoterpenos y sesquiterpenos. Se ha interpretado la presencia de grasas como una protección contra el frío y la acumulación de terpenos como una manera de disuadir e consumo por herbívoros. Otros compuestos son los carotenoides, flavonoides y otros derivados fenólicos, con propiedades fotoprotectoras (atrapan radicales libres). Los azúcares, principalmente la sacarosa, se acumula como un mecanismo de protección contra las heladas. Quizá el compuesto más interesante sea el ácido oleanólico, con propiedades antioxidantes, evitando la peroxidación de los lípidos. Este ácido cumple la función biológica de transporte de glucósidos hacia las vacuolas, las cuales sirven de reservas

**Tabla 4:** Algunas especies de amplia distribución andina.

Rango latitudinal aproximado	Familia	Especie
4°N-21°S	Asteraceae	<i>Baccharis alpina</i>
4°N-17°S	Asteraceae	<i>Chuquiraga jussieui</i>
2°N-17°S	Asteraceae	<i>Loricaria thuyoides</i>
23°N-66°S	Caryophyllaceae	<i>Colobanthus quitensis</i>
10°N-25°S	Ericaceae	<i>Pernettya prostrata</i>
10°N-54°S	Ranunculaceae	<i>Caltha sagittata</i>
9°N-30°S	Ranunculaceae	<i>Ranunculus praemorsus</i>
19°N-33°S	Rosaceae	<i>Lachemilla pinnata</i>

de agua y por lo tanto contribuyen a evitar su congelación (Flores *et al.* 2004).

### La vegetación de la puna

Las cordilleras y el Altiplano presentan una amplia diversidad de condiciones topográficas, climáticas y edáficas, que corresponden a varios hábitats distintos en los cuales se desarrolla una vegetación rica en especies y en formas de vida. En el presente trabajo se caracterizan las siguientes grandes formaciones vegetales y agrupaciones florísticas:

- Praderas
- Tolares
- Areas con crecimiento arbóreo
- Páramo yungueño
- Areas salinas con halófitas
- Bofedales o humedales de turberas
- Vegetación acuática
- Flora criptogámica

**Praderas:** La vegetación empieza de manera dispersa en lugares protegidos de las acumulaciones de rocas y piedras del piso subnival, entre 4.800 y 5.000 m. Aparecen grupos aislados de gramíneas de los géneros *Deyeuxia* y *Poa*. En estos ambiente se presentan varios endemismos como las especies *Anthochloa lepidula*, *Dielsiochloa floribunda*, *Dissanthelium calycinum*, *D. trollii* y *D. macusaniense* (Beck 1995, 1998, Renvoize 1998, Navarro 2002). En las planicies y laderas a menor altitud se desarrollan las praderas como una vegetación herbácea y densa, pocos centímetros de altura con especies de los géneros *Deyeuxia* (*Deyeuxia minima*), *Agrostis*, *Poa* y *Stipa*. También es común *Luzula racemosa* y especies de *Gentianella* (Beck 1988, Navarro 2002).

Una gran parte de la superficie del piso altoandino entre los 4.400 y 4.800 m está cubierta por un tipo de vegetación baja, sobre las morrenas consolidadas. Las especies dominantes son gramíneas de hojas aciculares

y, dependiendo de las condiciones de humedad, cubren todo el suelo o crecen en forma aislada. Es un mosaico de formaciones gramínoideas, en su mayoría con ciperáceas del género *Trichophorum* y la especie endémica de la puna *Oreobolopsis tepalifera*, junto con hierbas en su mayoría perennes. Las familias mejor representadas en las praderas son Asteraceae, Caryophyllaceae, Geraniaceae, Malvaceae, entre muchas otras que tienen un número menor de géneros y especies (Gonzales 1997).

Debido al gradiente de humedad decreciente en sentido norte-sur, las praderas cambian su fisonomía y su composición florística. Las Pooideae son más frecuentes en el Altiplano húmedo y frío. En las depresiones de este altiplano por lo general se desarrolla un césped abierto con especies de *Muhlenbergia* (*M. fastigiata*, *M. ligularis*). En lugares más áridos, con suelos pedregosos y poco fértiles son comunes las especies de *Aristida*, Arundinoideae y Chloridoideae (*Eragrostis*), junto con *Chondrosium simplex* y *Microchloa indica*, como especie acompañante en suelos salinizados está *Distichlis humilis*. Hacia el sur, las praderas disminuyen su cobertura y en ellas predominan las especies de *Stipa*. Los pajonales son muy abiertos y la especie más común es la "paja brava" o "iru ichu", *Festuca orthophylla*. En los suelos influenciados por la salinidad crece *Puccinellia parvula* (Beck 1998).

Navarro (2002) ha descrito esta vegetación como pajonales, que se desarrollan sobre suelos bien drenados, en suelos poco profundos, pedregosos y erosionados, así como en lugares con acumulación de agua, cerca de los bofedales y de la vegetación acuática. El pajonal de suelos bien drenados desarrolla 2-3 estratos. El más alto está formado por *Festuca dolichophylla*, junto con otras especies de *Festuca*. En el estrato intermedio son frecuentes las especies *Deyeuxia filifolia*, *D. heterophylla*, *D. vicunarum*, *Festuca rigescens*, *Stipa hans-meyeri*, *Poa asperiflora* y otras especies de este género. En el estrato bajo se encuentran hierbas en roseta y rastreras de los géneros *Arenaria*, *Gamochaeta*, *Belloa*, *Perezia*,

junto con arbustos enanos de *Baccharis alpina* y *B. caespitosa*. En forma aislada se tienen los cojines planos de *Azorella diapensioides*. Este tipo de pajonal es utilizado como campo de pastoreo, siendo sometido a quema de forma periódica, lo cual favorece el crecimiento de especies forrajeras como *Trifolium amabile* y *Lachemilla pinnata*. La carga animal excesiva en muchos lugares provoca la degradación de este pajonal y en sustitución de las gramíneas crecen arbustos espinosos y hierbas tóxicas, como *Tetraglochin cristatum*, *Senecio spinosus*, *Aciachne pulvinata* o *A. acicularis*, y *Astraglaug garbancillo*. Las áreas degradadas, en especial las planicies con sobrepastoreo, muestran pequeños cojines de *Aciachne pulvinata*, que es favorecida por la humedad de lloviznas y neblinas, por lo que es más abundante en las laderas de exposición este (Seibert & Menhofer 1991, 1992, Seibert 1993, Beck 1998, Navarro 2002) En forma natural, Un tipo de pajonal semejante en su aspecto y composición florística al pajonal degradado se desarrolla en las crestas de cerros y cadenas montañosas, que son más áridos (Navarro 2002).

**Tolares:** La palabra tola, en Aymara y Quechua significa leña y está asociada a arbustos en su mayoría resinosos, que resultan combustibles. Los géneros correspondientes a las tolas son principalmente *Baccharis* y *Parastrephia*, aunque también puede llamarse tola a especies del género *Chersodoma*. Sus especies reciben diferentes denominaciones según las regiones, haciendo referencia a algunas características de la planta, como por ejemplo, oke tola (*Chersodoma jodopappa*), tola gris (Tabla 5). Los arbustos de otros géneros que se utilizan como leña no se conocen como tola, así por ejemplo, la kailla o ñañhuaya que son especies de *Tetraglochin*.

Los tolares son matorrales siempreverdes de los Andes Centrales cubren una extensa área en el Altiplano Central, Sur y en los pisos altoandino árido y semiárido. Estas formaciones ericoides siempreverdes con secreción de

resinas (Weberbauer 1945) abarcan un rango altitudinal entre 3.000-4.500 m, de acuerdo a las condiciones climáticas y edáficas. Los tolares de *Parastrephia lepidophylla* tienen el más amplio rango de adaptación, es decir que pueden encontrarse en la puna húmeda, de donde casi ha desaparecido, hasta la puna semidesértica, sobre suelos francos, franco arenosos y también en suelos franco arcillosos. Generalmente, se adapta a llanuras con una napa freática alta o antiguos abanicos al pie de las laderas. También las otras tolas muestran preferencias por las laderas o llanuras, así en laderas o serranías están frecuentemente los tolares de *Parastrephia quadrangularis*, *Baccharis tola* y *Fabiana densa*. Los tolares de *Baccharis boliviensis* se distribuyen en laderas y abanicos aluviales, junto con *Fabiana densa* y *Baccharis tola*. *Lampaya castellani* prefiere suelos arenosos, antiguas dunas de la puna semidesértica (Ruthsatz 1977, Alzérreca et al. 2002, Zeballos et al. 2003).

Gracias a la actualización de la sistemática del género *Baccharis* por Müller (2006), se conoce más sobre algunas tolas del Altiplano. En este trabajo Müller incluye a la especie más común – *Baccharis incarum* – dentro del complejo de *Baccharis tola* con cuatro subespecies y cuatro variedades, que crecen todas en la puna. Concretamente la tola, *B. incarum* debe nombrarse *Baccharis tola* Phil. subsp. *santeliciis* (Phil.) Joch. Müller var. *incarum* (Wedd.) Joch. Müller o brevemente *Baccharis tola* var. *incarum*.

Los usos de las tolas son diversos: principalmente sirven como leña de uso doméstico, para panaderías y yeserías, aunque también las plantas son utilizadas en las minas. Los tolares juegan un papel clave en el control de la erosión hídrica y eólica, además de que las tolas tienen numerosas aplicaciones en la medicina nativa (Girault 1984), en la artesanía con el teñido de textiles y lana (Cajías & Fernández 1987). Varias tolas son consumidas como forraje por llamas y ovejas, aunque en cantidades pequeñas sobre todo en época de escasez, cuando no hay otros forrajes a causa de nevadas o sequías (Alzérreca et al. 2002).

**Tabla 5:** Las tolas más importantes del Altiplano boliviano (modificado de García & Hinojosa 1990, García 1997, Alzérreca *et al.* 2002 e Hinojosa *et al.* 2002).

Familia	Especie	Nombre vernacular
Compositae	<i>Parastrephia lepidophylla</i>	Suputola, tititola, quiru tola quirota
	<i>P. quadrangularis</i>	Alpachtola, phulica tola
	<i>P. phyllicaeformis</i>	Chekatola
	<i>P. lucida</i>	Chekatola (de altura), uno tola, yacu tola
	<i>Baccharis tola</i>	Ñakatola, leja tola
	<i>Baccharis boliviensis</i>	Jamachitola, phesqu tola
	<i>Chersodoma jodopappa</i>	Condortola, oke tola
Solanaceae	<i>Fabiana densa</i>	Tarataratola, tara
Verbenaceae	<i>Lampaya castellani</i>	Lampayatola, lamphaya

La ganadería y el sobrepastoreo en los tolares representan el principal problema para su conservación, por la excesiva cantidad de animales por hectárea y la falta de un manejo adecuado. A veces campesinos queman el tolar para obtener rebrote de las plantas forrajeras, estas quemadas pueden expandirse incontrolablemente y afectar grandes áreas, quedando el tolar desprovisto de vegetación y el suelo expuesto a la erosión por el viento y el agua.

Otro problema en la puna semi-húmeda presenta la expansión continua de las áreas cultivadas por el aumento de la mecanización agrícola, destruyendo las planicies y partes bajas de laderas para el cultivo de papas para su comercialización. En algunas regiones de antiguos tolares la erosión eólica ha destruido el suelo después del roturado de la capa arable, formando dunas, que son un indicio claro que se ha quebrantado la débil estructura del suelo. Este proceso antrópico de degradación puede continuar hasta la total desertificación del Altiplano (Alzérreca *et al.* 2002).

**Áreas con crecimiento arbóreo:** Michael Kessler (en este volumen) nos orientó sobre la distribución actual potencial de los bosques de *Polylepis* incluyendo en la puna y pisos

altoandinos; este autor indica sobre especies arbóreas acompañantes. En la amplia región de la puna se nota la presencia escasa de árboles en el paisaje. Los árboles en la cercanías de asentamientos humanos frecuentemente fueron plantados, sobre todo los introducidos *Eucalyptus globulus*, diversas especies de *Ulmus*, *Populus*, *Salix*, pero también *Cupressus* y *Pinus*. ¿Entonces, no nos muestra esto que es posible un crecimiento arbóreo? Buscando en las cronologías e historias de los viajeros se encuentran descripciones referentes a su uso y su distribución, Posnansky (1982) habla de las quishuaras (*Buddleja*) en las faldas del lago Titicaca utilizadas para embarcaciones a vapor que circularon entre Puno y Guaqui. Todavía existen estas especies de *Buddleja* en los límites de parcelas junto a pequeños muros de piedras amontonadas y frecuentemente en forma de arbustos gigantes de *B. coriacea*, *B. montana* y sus híbridos. Antiguos centros culturales incaicos sobre la península de Taraco (lago Titicaca, parte boliviana) y también en el área protegida Pampas Galeras (en la Cordillera Occidental del Perú) se presentan algunos árboles enormes de *Buddleja coriacea*, que cuentan desde varios cientos de años. Ejemplares aislados o en pequeños grupos de *Escallonia resinosa* y *E. myrtilloides* se observan

en las faldas del nevado Illimani; también muestras de herbario de árboles de *Duranta rupestris* se colectaron en la montaña del Tunari (Cochabamba).

Un elemento único de la puna de crecimiento arbóreo presenta la gigante *Puya raimondii*, que crece únicamente en Bolivia y Perú entre los 3.200 hasta 4.600 m. Se distribuye en laderas pedregosas de fuerte pendiente y buen drenaje en especial con exposición NW, que recibe mayor radiación solar. En Bolivia se registraron 19 lugares: 13 en Cochabamba, cuatro en La Paz y dos en Potosí; solo Comanche es considerada área protegida. Unas de las poblaciones más grandes se encuentra en la localidad de Araca (La Paz) con más de 10.000 individuos (Foster 1984, Ibsch *et al.* 1999, Garcia Lino 2005).

**Páramo yungueño:** Una franja no continúa en la Cordillera Oriental, arriba o entre los bosques montañosos entre (2.800) 3.000-3.700 (4.100) m de los Yungas de La Paz, Cochabamba y Santa Cruz, está cubierta con vegetación parecida en su fisionomía y flora a los Páramos verdaderos de los Andes tropicales más al norte. Este tipo de vegetación se extiende desde el norte de Perú y en manchas cada vez más reducidas hacia el norte de Argentina (Hallyo 1997, Rangel 2004). Pocos trabajos se publicaron para estos ecosistemas en Bolivia (Ribera 1992, Capra 1996, Beck 1995, 1998) a pesar que numerosos viajeros y exploradores a lomo de mula de los siglos pasados, se refirieron a ellos, como lo hizo Troll (1959) en una figura.

El páramo yungueño de La Paz se diferencia de la puna húmeda por sus condiciones casi perhúmedas. En la estación meteorológica de Cotapata, a 3.180 m, se midieron precipitaciones por debajo de 100 mm solamente para los meses de junio y julio mientras que para el periodo entre octubre 1995 y septiembre 1996, se registraron 3.485 mm (Capra 1996). La frecuencia alta de nubes y neblina, acompañada de lloviznas sobre las fuertes pendientes de sus laderas, no siempre invitan a estudiar estos

ecosistemas particulares. La vegetación se caracteriza por pajonales altos con matas de *Cortaderia*, *Deyeuxia*, *Festuca* y *Poa*, chusqueales con gramíneas bambusoides de *Chusquea* (*Ch. depauperata* y otras), especies no descritas de *Neurolepis* y ejemplares raros de otras gramíneas herbáceas como *Aphanelytrum procumbens* y *Hierochloe redolens*. En lugares abiertos por el pastoreo intenso se forma un césped bajo. Entre las matas de gramíneas crecen postradas sobre el suelo las siguientes especies: El arbusto *Miconia chionophylla*, especies herbáceas de *Arcytophyllum*, *Oriotrophium*, *Laedstadia*, el helecho *Jamesonia* y a veces un helecho con un pequeño fuste, *Blechnum loxense* (o una especie emparentada). Otros arbustos y subarbustos comunes del área son especies de las compuestas *Baccharis*, *Gynoxys*, *Loricaria*, *Senecio* (s.l.), *Buddleja montana*, *Escallonia myrtilloides* e *Hypericum laricifolium*. En las manchas de bosque de ceja de monte se ven *Morella*, *Oreopanax*, *Gaultheria*, *Weinmannia* y a veces *Podocarpus*. Arriba de los pajonales o del césped bajo, a los 3.800 m en la franja de condensación y acumulación de nubes, se forman bosquecillos de *Polylepis pepeii* con un tapiz de 50 cm de espesor, formado por especies del briófito *Sphagnum* (Beck datos no publicados).

En estos páramos yungueños no se tienen las condiciones climáticas favorables para el uso agropecuario. En la actualidad casi no vive gente allá, pero el paisaje y la cobertura vegetal muestran signos de la presencia humana. Ocasionalmente se encuentran senderos empedrados y escalonados, llamados *caminos del Inca*, con restos de muros de las casas construidas por culturas pasadas. En la época de la Conquista y con el auge de la minería aumentaron los senderos. La explotación minera favoreció los asentamientos permanentes, donde vivían familias con cultivos y hatos de ganado. Es casi seguro de que esta influencia humana puntual no es la causa de la transformación del paisaje boscoso de estos ambientes en un pajonal, tampoco el chaqueo ni el pastoreo

incipiente, sino más bien las quemas ocasionales. Hasta hoy en día –en años de extrema sequía– los incendios mantienen estos ecosistemas (Laegaard 1992). En varias zonas del páramo yungueño continúa el pastoreo y la explotación de maderas, cañas y leña.

La comparación de la vegetación en el mismo piso altitudinal muestra ecosistemas distintos: El bosque bajo natural con numerosas especies endémicas y de distribución restringida fue cambiado a un mosaico de pajonal y bosque con especies, en su mayoría de distribución amplia y resistente a las quemas periódicas. La tendencia en el aumento de las sequías amenaza la sobrevivencia de estos fragmentos y de los bosques húmedos de la caja de montaña.

**Áreas salinas con halófitas:** Las áreas con acumulación de sales se encuentran en el altiplano sur, entre los departamentos de La Paz y Oruro, alrededor de los salares y lagunas altoandinas salinas, como Laguna Colorada y otras lagunas del sur de Potosí. Estas áreas tienen suelos arcillosos lo cual favorece las inundaciones en la época de lluvias. Las costras salinas superficiales se forman por efecto de la alta evaporación diurna. La alta concentración de sales determina una baja diversidad de especies y un aumento en la proporción de hierbas anuales (Gehler 1992). La cubierta vegetal, que aparece como manchas aisladas está formada por cojines de khota (*Frankenia triandra*) y matas suculentas de kauchi (*Suaeda foliosa*). También son frecuentes *Sarcocornia pulvinata*, *Atriplex nitrophiloides* y *Distichlis humilis* (García 2006). Varias de estas especies se caracterizan por un potencial osmótico muy alto, que les permite obtener agua del medio (Geyger *et al.* 1992).

El Altiplano sur correspondiente a la puna desértica ha sido descrito florísticamente por Fries (1905) y Fiebrig (1911). Varios años después, Cárdenas (1932) publicó una breve descripción de las plantas potosinas. Entre 1979 y 1980, Liberman y Ruthsatz realizaron colecciones de plantas en el SO de Bolivia.

Alzérreca & Lara (1987) elaboraron un mapa de vegetación en alrededores de Laguna Colorada. Jordan (1983) en su trabajo sobre dunas de Bolivia incluyó referencias sobre las especies típicas de formaciones arenosas del sur de Potosí. En el diagnóstico de recursos naturales de la Reserva de Fauna Altoandina Eduardo Abaroa, García & Hinojosa (1990) realizaron una descripción de la vegetación y elaboraron una lista de aproximadamente 100 especies coleccionadas en el reconocimiento de terreno efectuado. Navarro (1993) publicó un tratamiento extenso sobre las comunidades vegetales del Altiplano sur, identificadas en base al método fitosociológico. Navarro (1996) también publicó el catálogo de las cactáceas de Bolivia, citando especies de la región de Lípez. Al final de 1993 se llevó a cabo una breve expedición botánica de investigadores de Smithsonian Institution en el Altiplano sur con énfasis en gramíneas, la cual contribuyó con nuevos registros. Las muestras producto de estas colecciones se encuentran depositadas en el Herbario Nacional de Bolivia en la ciudad de La Paz. Una lista de 187 especies fue registrada en García (1997) en el Plan de Manejo de la Reserva Eduardo Abaroa y en García (2006), en una descripción general de los Lípez. Dentro del programa de selección de Sitios Ramsar, se elaboró un diagnóstico general de dos lagos salinos, Poopó y Uru Uru del departamento de Oruro (Rocha 2002) con referencias de la flora y vegetación del lugar (Alcoba & Saez 2002).

**Bofedales o humedales de turbera:** En los Andes altos se encuentran turberas a lo largo de la cordillera, desde Venezuela y Colombia hasta Chile y Argentina. En Bolivia y Perú se les llama por lo general bofedales, a veces también ciénega y vegas, como en Argentina y Chile. En la puna (*s.l.*) de Argentina, Chile, Bolivia y norte de Perú los bofedales fueron intensamente estudiados durante los últimos años en relación con su composición florística, ecología y aspectos biogeográficos por Ruthsatz (1993, 1995, 2000). Rivas-Martínez & Tovar (1982) han

descrito comunidades vegetales altoandinas de los Andes Centrales del Perú. Gutte presentó en 1980 un estudio fitosociológico de los bofedales del centro de Perú. Seibert & Menhofer (1992) describieron y caracterizaron las comunidades vegetales en la región de los Kallawayas, cerca al límite con el Perú, tomando en cuenta también los bofedales. Estudios locales con énfasis en la vegetación altoandina fueron realizados en los alrededores de La Paz (Ostria 1987, Estenssoro 1991, Gonzales 1997, Meneses 1997).

En Bolivia, los bofedales se ubican en el Altiplano y en ambas cordilleras en un rango altitudinal entre 3.800 y 5.000 m. Cubren áreas relativamente pequeñas a veces muy localizadas, bajo condiciones climáticas muy variables con precipitaciones menores a 100 mm hasta mayores a los 1.000 mm. Representan típicamente una formación vegetal azonal. Forman un mosaico de cojines elevados duros, parches de un césped denso o abierto, pequeños manchones de gramíneas en matas en el borde, numerosos y pequeños pozos, lagunas y riachuelos. Su extensión más grande se observa en el fondo de valles glaciares anchos, aunque también se forman en las laderas, al lado de riachuelos o alrededor de manantiales. El factor determinante por la formación de los bofedales es el agua superficial y subterránea, que da vida a estos ecosistemas. Las aguas pluviales casi no contribuyen con minerales. Estos bofedales corresponden a turberas de tipo minerótrofo-solígeno (fen en inglés y Niedermoor en alemán); no son equivalentes a los bogs ácidos o Hochmoore del norte, que tienen un número muy reducido de especies vasculares.

Ruthsatz (2000) encontró alrededor de 160 especies en total, de las cuales solamente 29 crecen en más del 40% de los bofedales, 42 especies se observan en 10-40% de éstos y 35 especies presentan una constancia menor al 10%. El resto se encuentra en el borde de los bofedales y en lugares alterados. Para cada bofedal fueron registradas entre 25 y 40 especies (Tablas 6 y 7).

Existen algunas diferencias regionales en la distribución de las especies de la flora acompañante. Por lo general, la diversidad de las especies es algo más rica en los bofedales de la Cordillera Oriental, por ejemplo ahí se encontraron solamente *Arjona glaberrima* e *Isoetes andicola*. Los bofedales contribuyen esencialmente para la alimentación del ganado doméstico y animales silvestres, en especial durante la época seca. Rebaños de todos los animales domésticos se observan en el bofedal durante la época de escasez de pastos. También tienen una importancia biológica como sitios de alimentación, refugio y nidificación de la fauna andina; las alpacas pastorean preferentemente en estos bofedales, cortando las puntas de las hojas de los cojines, en menor cantidad se ven llamas y ovejas. El más grande peligro lo representan los chanchos domésticos, que destruyen la capa vegetal buscando raíces y rizomas.

Aparentemente los campesinos sabían aprovechar los bofedales ya hace siglos atrás. Existen signos claros de que ellos ayudan a formar bofedales artificiales (Ruthsatz 2000), porque utilizan además sus aguas para riego de los cultivos y para su propio consumo. Rara vez se ha registrado su uso como combustible, con la fabricación de briquets de turba para cocinar o calentar. Cerca de las ciudades se explotan los bofedales para vender la turba para los jardines urbanos, reduciendo en estas áreas la capacidad de retención de agua y dañando el suministro de agua potable a largo plazo. Otros aspectos relacionados con su papel como reguladores hidrológicos y como depósitos de macrorrestos vegetales y pólenes fósiles para los estudios paleoclimáticos (Estenssoro 1991), les confieren una importancia ecológica única, a la vez que demandan su conservación.

**Vegetación acuática:** Las referencias más antiguas sobre las algas y otras plantas presentes en el Lago Titicaca datan de 1939, con los trabajos de Frenguelli (1939) citado en Iltis

**Tabla 6:** Especies principales formadores de los cojines duros (modificado de Ruthsatz 2000).

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Frecuencia</b>	<b>Rango altitudinal (m)</b>
<i>Distichia muscoides</i>	Juncaceae	muy alta	4.200-4.800
<i>Plantago tubulosa</i>	Plantaginaceae	muy alta	3.900-4.700
<i>Zameioscirpus muticus</i>	Cyperaceae	media	4.200-4.700
<i>Oxychloe andina</i>	Juncaceae	media	4.100-4.700
<i>Patosia clandestina</i>	Juncaceae	rara	3.900-4.400
<i>Distichia filamentosa</i>	Juncaceae	muy rara	4.600-4.900

**Tabla 7:** Especies entremezcladas en los cojines (modificado de Ruthsatz 2000).

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Frecuencia</b>	<b>Rango altitudinal (m)</b>
<i>Werneria pygmaea</i>	Compositae	muy alta	3.800-4.700
<i>Hypochaeris taraxacoides</i>	Compositae	alta	3.800-4.700
<i>Juncus stipulatus</i>	Juncaceae	alta	3.800-4.700
<i>Phylloscirpus deserticola</i>	Cyperaceae	alta	3.800-4.700
<i>Carex</i> sp.	Cyperaceae	alta	3.800-4.750

(1991) sobre diatomeas de la zona litoral y de Tutin (1940) sobre las colecciones realizadas durante la Expedición Percy Sladen en 1937. Posteriormente, entre 1956 y 1977 varios autores se refieren al fitoplancton. Otros trabajos se realizaron desde 1979 hasta 1989 en el lago Titicaca y otros lagos de la cordillera. De acuerdo con estos trabajos, un 90% de la flora corresponde a tres tipos de algas: cianofíceas, clorofíceas y diatomeas, seguidas de euglenófitas, pirófitas, xantofíceas y crisofíceas (Iltis 1991). Este autor menciona que el número de especies conocidas (260) resulta bajo para un lago de la extensión del Titicaca y con biotopos tan diversos. También señala que, a pesar de la ubicación intertropical del lago Titicaca, hay una menor proporción de taxa pantropicales o subtropicales respecto a las formas cosmopolitas. Existen muy pocas especies que pueden considerarse endémicas: diatomeas como *Cyclotella* y *Peridiniopsis*, a pesar de ser una cuenca endorreica que tiene efecto marcado en los endemismos animales (Iltis 1991). Varias orillas presentan islas flotantes de

tatora (*Schoenoplectus californicus* ssp. *tatora*) que mantiene comunidades asociadas de macrófitas y representa refugio para varias especies de peces (Collot 1980, Loza 2005).

Una comparación de la flora algal del lago Titicaca con otras floras muestra ciertas afinidades con lagos de la Cordillera de los Andes, diferencias importantes con otros 18 lagos tropicales y mucho más pronunciadas con 13 lagos templados. Las cianofíceas forman el grupo más abundante en los lagos andinos respecto a los lagos alpinos de zonas templadas y las aguas dulces amazónicas de Bolivia. Pocas afinidades con los lagos de llanura o montañas de regiones templadas. Mayores similitudes con floras de zonas tropicales de Sudamérica. Carney *et al.* (1987) a partir de estudios anteriores del Perú, sugieren que existe una región biogeográfica característica de los Andes Centrales, aunque se necesitan mayores inventarios, principalmente en lagos andinos poco o nada estudiados (Iltis 1991). Los lagos andinos de altura tienen también una alta proporción de clorofíceas (clorococales) y

desmidiáceas. Estas son más abundantes en los lagos andinos situados entre 4.300-4.900 (Iltis 1991).

Las plantas vasculares acuáticas de Bolivia fueron estudiadas de forma amplia en años recientes por Ritter (2000), De la Barra (2003) y Beck *et al.* (2000) presentan resúmenes de la vegetación acuática de Bolivia, que incluyen la región altoandina y puna. Los registros específicos del Lago Titicaca, los lagos de la cordillera y del Altiplano se encuentran en Raynal-Roques (1991). Otros estudios sobre macrófitas se han realizado en diferentes lagunas de la puna (Ramirez & Beck 1979, Franken 1988, Stab 1990, Liberman *et al.* 1991). En Rocha (2002) se encuentra una descripción de los humedales y lugares Ramsar de los lagos Poopó y Uru Uru, en Oruro. Estos estudios muestran la riqueza de especies y las formas de vida. A través de estos trabajos y las monografías de grupos seleccionados, se conoce que las plantas comunes son *Azolla filiculoides* (Azollaceae, Pteridophyta), *Myriophyllum quitense* (Haloragaceae), *Hydrocotyle ranunculoides* (Apiaceae), *Elodea potamogeton* (Hydrocharitaceae), *Stuckenia pectinata*, *S. stricta* (Potamogetonaceae), *Ruppia maritima* (Ruppiales), *Zannichellia andina*, *Z. palustris* (Zannichelliaceae), *Lemna gibba*, *L. minuta* (Lemnaceae) y *Schoenoplectus californicus ssp. tatora* (Cyperaceae). Esta última junto con las especies de *Isoetes* (Pteridophyta), *Myriophyllum* y *Lilaeopsis* son típicamente andinas, mientras que las especies de *Lemna*, *Ruppia*, *Ranunculus*, *Hydrocotyle* y *Zannichellia palustris* son cosmopolitas. Estas plantas se encuentran en los lagos y lagunas o en pequeños pozos como *Lilaea*, (Juncaginaceae) desde la orilla hasta una profundidad aproximada de 9 m (Collot 1981, 1982). Collot *et al.* (1983) en su estudio sobre la distribución, biomasa y producción de las macrófitas en el lago Titicaca concluyen que las comunidades de macrófitas se relacionan con la profundidad, con el tipo de orillas y con la densidad de las totoras. Casi un tercio del fondo del lago Titicaca menor está cubierto por

el alga *Chara*, seguida por *Potamogeton*. En este trabajo se distinguieron las siguientes comunidades desde la orilla hacia dentro del lago: Comunidad de *Lilaeopsis* e *Hydrocotyle*, comunidad de *Myriophyllum-Elodea*, comunidad de *Schoenoplectus californicus*, comunidad de *Lemna* y *Azolla*, comunidad de *Chara*, comunidad de *Potamogeton*.

Los lagos y sus áreas pantanosas alrededor de los altos valles andinos tienen especies que no están presentes en el lago Titicaca como *Ranunculus mandoniana*, *Isoetes herzogii*, *Callitriche heteropoda*, *Crassula*, *Eleocharis albibracteata* y *Rorippa nasturtium-aquaticum*. La mayoría de las plantas acuáticas son utilizadas como forraje para los animales además de que los totorales mantienen comunidades de peces y aves acuáticas que sirven de alimento a los pobladores.

**Flora criptogámica:** Inventarios preliminares de líquenes y descripciones de sus comunidades se encuentran en los trabajos de Tassilo Feuerer del Instituto Botánico de Hamburgo, disponible en su página web, junto con estudios sobre su valor como bioindicadores (Anze 1993, Canseco 2004). En los Andes se han estudiado micorrizas arbusculares en proyectos conjuntos con el IRD (ex ORSTOM) en terrenos de uso agrícola (Sivila 1994, Lipa 2006, R. Sivila & D. Hervé, en prep.).

### Usos en los ecosistemas de la puna

A continuación se presenta un resumen de las formas de uso de los recursos de la puna, en términos de paisaje, suelos, vegetación y flora.

### Prácticas agrícolas, pecuarias, mineras

En la puna las actividades mineras, agrícolas y pecuarias son muy antiguas. En Potosí, los yacimientos de plata del Cerro Rico ya fueron explotados en la época de la Colonia. En La Paz, Oruro y Potosí, a lo largo de las dos ramas de los Andes y el altiplano se explotan oro,

estaño, plata, cobre, zinc, plomo y wolfram. La puna desértica, en el extremo sur del departamento de Potosí tiene importantes acumulaciones del mineral de bórax, la ulexita y también yacimientos de azufre. En varios cerros y ríos de estos departamentos se extrae oro, tanto por empresas privadas como por cooperativistas. El lavado de oro y extracción de minerales se da muchas veces dentro de las áreas protegidas (Apolobamba, Cotapata) y el mercurio que se utiliza para la amalgamación es transportado por los diferentes ríos hasta la llanura beniana. El IRD junto con instituciones universitarias se encuentra estudiando y cuantificando los niveles de mercurio en los afluentes del río Mamoré. Se está evaluando la bioacumulación y magnificación en peces y en los pobladores, consumidores del agua y los pescados.

Las minas privadas más grandes tienen sus actividades regidas por la Ley del Medio Ambiente y su reglamento, que establece que deben mitigar el impacto sobre el entorno y realizar labores de restauración.

En todos los sectores de las cordilleras y el Altiplano se realizan labores agrícolas y, en la mayor parte de ellos, se combina con el pastoreo de animales: camélidos, vacunos, ovinos. Para ello se utilizan las laderas y las planicies, junto con los bofedales.

Los principales cultivos son los tubérculos andinos: papa (*Solanum andigenum*), oca (*Oxalis tuberosa*), papalisa o ulluco (*Ullucus tuberosus*) e isaño (*Tropaeolum tuberosum*), que se tratan extensamente en un capítulo de este libro. En menor grado se cultivan tarwi (*Lupinus mutabilis*), haba, cebada, avena y alfalfa, estos últimos principalmente para forraje. En algunas comunidades se mantiene el cultivo de raíces andinas como maca (*Lepidium meyenii*), mauka (*Mirabilis expansa*), aunque en pequeña escala (Rea 1985). En el altiplano árido se produce quinua y cañahua.

Las especies forrajeras ya han sido mencionadas en la parte correspondiente a las praderas y los bofedales, si bien hay que

mencionar que también se tienen pastos introducidos como *Agropyron*, *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne*. El pasto nativo *Bromus catharticus* cebadilla es uno de los forrajes más palatables y nutritivos, por lo que se cultiva en varios lugares de la puna húmeda y semihúmeda.

En las zonas alrededor del lago Titicaca y las lagunas andinas las macrófitas son ampliamente utilizadas por las comunidades de las orillas como alimento del ganado vacuno. Se utilizan la totora (*Schoenoplectus californicus* ssp. *tatora*), waca llachu (*Myriophyllum quitense*), hancha o chanco llachu (*Elodea potamogeton*) y chillka llachu (*Stuckenia stricta*). La totora tiene también otros usos. Los tallos verdes y parte de los rizomas son consumidos por las familias asentadas en las riberas mientras que los tallos aéreos (totora amarilla) tienen uso artesanal para la construcción de botes o techos. Se encuentran todavía descendientes de los Urus que viven en islas flotantes y casas fabricadas con totora. Se reporta el uso de las especies conocidas como llachu también como relleno de colchones y como combustible (para los Urus). De acuerdo con Levieil & Orlove (1991), cada especie de macrófitas, cada parte de la planta y cada etapa del desarrollo tienen un uso particular. Sin embargo, a pesar de tener algunos datos, faltan estudios sobre la importancia socioeconómica de estas plantas.

### Plantas combustibles

En todo el Altiplano el recurso de mayor necesidad es la leña, por el frío y por la distancia a ciudades y pueblos donde se distribuya gas. Las comunidades vegetales de todos los ambientes de la puna tienen especies que pueden ser utilizadas como leña. Estas especies se caracterizan por ser resinosas o por arder sin consumirse rápidamente. Entre las plantas combustibles más utilizadas están las tolas (géneros *Baccharis* y *Parastrephia*) y la yareta (*Azorella compacta*). Otras especies se muestran en la siguiente tabla (Tabla 8).

Varias plantas que crecen en los diferentes tipos de vegetación andinos tienen utilidad para los pobladores, por ejemplo, el ñoke, amañoke o sicha (*Ombrophytum subterraneum*) una balanoforácea parásita de las raíces de las tolas, es comestible y los habitantes de la puna han aprendido a reconocer las características de los suelos en los que se pueden encontrar estas plantas. Otras plantas comestibles son aquellas que tienen raíces reservantes como especies de *Lepidium*, *Calandrinia*, *Wahlenbergia* o frutos como varias cactáceas, especies de *Salpichroa* (Solanaceae).

En los lugares donde no hay árboles que puedan aprovecharse como material de construcción, las mesas, sillas y puertas son hechas con la madera que se obtiene de los cardones (*Trichocereus tarijensis*, *T. pasacana*) cactus columnares que pueden alcanzar varios metros de alto. Los techos de las viviendas tradicionales, hechas de adobe, utilizan paja

para dar firmeza a la mezcla de barro y para los techos. Se prefieren las hojas de la gramínea *Festuca dolichophylla* que son largas y flexibles.

En todas las comunidades se utilizan varias de las especies que crecen en la puna con fines medicinales. Diferentes autores se han ocupado del tema de las plantas medicinales (Cárdenas, 1989, Girault 1984, Bastien 1987, Fisel 1989, Pestalozzi 1998, Macía *et al.* 2005) con distinta profundidad y enfoque. Algunos de los estudios han analizado más el concepto de enfermedad y las relaciones del hombre andino con las plantas, mientras que otros han registrado las plantas utilizadas y su forma de preparación y aplicación. Son muchas las familias de plantas que tienen especies con uso medicinal, sobre todo las Caryophyllaceae (*Arenaria*, *Cerastium*, *Pycnophyllum*, *Spergularia*), Compositae (*Achyrocline*, *Gnaphalium*, *Senecio*, *Werneria*), Lamiaceae (*Hedeoma*, *Lepechinia*, *Clinopodium*), Leguminosae (*Adesmia*, *Astragalus*, *Lupinus*),

**Tabla 8:** Plantas utilizadas como leña en los Lípez, con datos del nombre vernacular, nombre científico y familia botánica, basado en (García e Hinojosa 1990, García 1997 e Hinojosa *et al.* 2002).

Nombre vernacular	Nombre científico	Familia
Yareta	<i>Azorella compacta</i>	Apiaceae
Phesqu thola	<i>Baccharis boliviensis</i>	Asteraceae
Lejia thola	<i>Baccharis tola</i> var. <i>viscosissima</i>	Asteraceae
Oke thola	<i>Chersodoma jodopappa</i>	Asteraceae
Chajllampa	<i>Chuquiraga atacamensis</i>	Asteraceae
Quiru thola / quirota	<i>Parastrephia lepidophylla</i>	Asteraceae
Uno thola / yacu thola	<i>Parastrephia lucida</i>	Asteraceae
Phulica thola	<i>Parastrephia quadrangularis</i>	Asteraceae
Chachacoma	<i>Senecio</i> cf. <i>spinosus</i>	Asteraceae
Cuerno de cabra	<i>Adesmia occulta</i>	Fabaceae
AHagüe thola	<i>Adesmia polyphylla</i>	Fabaceae
Canlla	<i>Adesmia spinosissima</i>	Fabaceae
MuHa thola	<i>Clinopodium parvifolia</i>	Lamiaceae
Tara	<i>Fabiana densa</i>	Solanaceae
Koa thola	<i>Fabiana squamata</i>	Solanaceae
Rica rica	<i>Acantholippia tarapacana</i>	Verbenaceae
Lamphaya	<i>Lampaya castellani</i>	Verbenaceae

Malvaceae (*Acaulimalva*, *Nototriche*), Plantaginaceae (*Bougueria*, *Plantago*), Rosaceae (*Lachemilla*, *Polylepis*, *Tetraglochin*), Solanaceae (*Cestrum*, *Solanum*), Valerianaceae (*Valeriana*) y Verbenaceae (*Acantholippia*, *Junellia*, *Lampaya*, *Verbena*). Además, están representantes de las pteridofitas como *Asplenium*, *Cheilanthes* y *Polypodium*, que crecen en ambientes de la puna y el páramo y gimnospermas como *Ephedra rupestris*. Entre las plantas tintóreas se registraron el ayrampo (*Opuntia soehrensii*), las tolas (*Baccharis*), los frutos de *Berberis* (Cajías & Fernández 1987, Pestalozzi 1998).

En las ceremonias rituales realizadas en diferentes circunstancias (siembra, cosecha, celebración del final de una construcción, de una compra y otros) se utilizan plantas mágicas que se queman y que son llamadas de forma general koa (*Clinopodium boliviana*, *C. parviflora*, *Fabiana squamata*, *Chuquiraga atacamensis*).

### **Tradición de manejo de los ecosistemas de la puna**

El Altiplano cubre 24 millones de hectáreas (22% de Bolivia), de los cuales 10.8 millones corresponden a tierras de pastoreo o campos agrícolas. En esta superficie está concentrada además un 50% de la población rural (Banco Mundial 1993 en Morales 1994). En general, las difíciles condiciones climáticas ocasionan que la productividad sea baja. La falta de agua durante varios meses al año, las heladas, niveles bajos de nutrientes y materia orgánica de los suelos son la causa para que la cobertura vegetal sea escasa y la producción agrícola riesgosa (Hanagarth 1989). Varios intentos de solución a la excesiva presión sobre los suelos se relacionaron con la extensión de la frontera agrícola y el traslado de los pobladores a las tierras bajas (Santa Cruz, Beni, Yungas, Chapare). También se realizaron esfuerzos para introducir técnicas de fertilización química, mecanización, manejo de pasturas y riego en pequeña escala. Los grandes proyectos Ingavi,

Omasuyos y Ulla Ulla fueron financiados por el Banco Mundial bajo el programa Desarrollo Integrado hasta 1986 pero no tuvieron resultados sostenibles. Solamente se mantuvo el subprograma de recuperación de la población de vicuñas en Ulla Ulla (hoy ANMI Apolobamba). Actualmente se desarrollan proyectos sobre temas puntuales, en su mayor parte con apoyo de organizaciones no gubernamentales (Morales 1994).

Las estrategias culturales del uso de los recursos forrajeros en la puna está ampliamente documentado (Molinillo & Monasterio 1997) y varias de las técnicas son comunes en todos los países andinos. En la puna de Bolivia se tiene una alternancia en el uso de las laderas y los fondos de valle. En época húmeda el pastoreo se concentra en los céspedes de los fondos de valle y los tolares o matorrales de las laderas. En la época seca, el forraje se restringe a los bofedales y praderas húmedas con mayor concentración de los rebaños. En las zonas de producción agrícola, la ganadería se maneja en el marco del cultivo de tubérculos y raíces, además de gramíneas. Los animales aprovechan los cultivos, los rastrojos y los barbechos o terrenos en descanso, en distintos estados de sucesión. Se practican la rotación y el descanso aunque con intervalos cortos, entonces no hay un verdadero aumento de la diversidad de especies palatables. Hasta el momento se han realizado varios estudios y ensayos, pero falta profundizar el inventario de los forrajes, su valor nutritivo, su palatabilidad y los hábitos de dieta de los distintos animales (García 1992).

### **La conservación de la puna**

En la tabla de sitios sudamericanos identificados como centros de diversidad vegetal y de endemismo, figuran con un sitio altoandino en Argentina y Chile, Perú con un sitio de la puna, pero no se nombra ninguna región en Bolivia (WWF & IUCN 1994-1997).

Esta falta de atención es el resultado de un insuficiente conocimiento de la puna de Bolivia.

La puna de Bolivia es una región muy amplia con una alta diversidad de ecosistemas y especies, varios centros de origen de plantas de importancia económica y varios endemismos. Ha sido y es el lugar de establecimiento de varias culturas Aymara, quechuas y mestizas, con una larga historia de latifundio y minifundio, a partir de la Reforma Agraria de 1952, y falta de definiciones sobre la tenencia de la tierra. Su diversidad biológica, ecológica, cultural y social le da la potencialidad de conservar germoplasma *in situ*, junto con la capacidad de tolerar la acción permanente del hombre y la naturaleza. Sin embargo, varios lugares empiezan a mostrar signos de degradación por erosión, salinización, producto de la acción combinada de prácticas inadecuadas de cultivo, por el sobrepastoreo y el cambio climático (calentamiento global, aumento en la frecuencia y duración de las sequías).

Los ecosistemas de puna de Bolivia están representados en varias áreas protegidas como el ANMI Apolobamba, el PN-ANMI Madidi, PN-ANMI Cotapata, PN Sajama y la Reserva Altoandina Eduardo Abaroa. A partir de 1990, Bolivia pertenece a la Convención sobre Humedales con ocho sitios Ramsar, tres de los cuales se encuentran en la puna: Laguna Colorada (Potosí), Lago Titicaca (La Paz), lagos Poopó y Uru Uru (Oruro) (Rocha 2002). Sus características de vegetación y flora particulares las hacen únicas en el país y su gestión también requiere acciones diferentes. En todas ellas es importante mantener y mejorar la participación de los actores locales, integrar las áreas protegidas en las políticas socioeconómicas del país (Ribera & Liberman 2006) y paralelamente desarrollar programas de conservación, que involucren estudios a nivel paisaje y medidas de restauración.

## Referencias

- Ahlfeld, F. & L. Branisa. 1960. Geología de Bolivia. Instituto Boliviano del Petróleo, Edit. Amigos del Libro, Cochabamba. 190 p.
- Alcoba, M. & C. Saez. 2002. Vegetación y flora. Pp. 25–42 En: Rocha, O. (ed.) Diagnóstico de los Recursos Naturales y Culturales de los lagos Poopó y Uru Uru, Oruro, Bolivia (para su nominación como Sitio Ramsar). Convención RAMSAR, WCS/Bolivia. La Paz.
- Alzérreca, H. & R. Lara. 1987. Mapa de vegetación y caracterización de forrajeras nativas de la Reserva Nacional Altoandina "Eduardo Abaroa". Pp. 389–398 En: Memorias de la 8a. Reunión Nacional de ABOPA (Sucre 11 – 15 septiembre 1985). ABOPA, Sucre.
- Alzérreca, H., J. Laura C., G. Prieto C., J. Céspedes E., P. Calle M., A. Vargas A. & A. Cardozo G. 2002. Estudio de la tola y su capacidad de soporte para ovinos y camélidos en el ámbito boliviano del sistema TDPs. Bolivia Autoridad Binacional Programa de Naciones Unidas del Lago Titicaca para el Desarrollo (ALT), Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD), Asociación Integral de Ganaderos en Camélidos de los Andes Altos (AIGACAA), CD-ROM, La Paz. 520 p.
- Anze, R. 1993. Ensayos para la utilización de líquenes del valle de La Paz como indicadores de contaminación atmosférica por dióxido de azufre. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 95 p.
- Bastien, J. W. 1987. Healers of the Andes. Kallaway Herbalists and their medicinal plants. University of Utah Press, Salt Lake City. 198 p.
- Baumann, F. 1988. Geographische Verbreitung und Ökologie südamerikanischer Hochgebirgspflanzen. Beitrag zur Rekonstruktion der quaternären Vegetationsgeschichte der Anden. Physische Geographie 28: 1-206.
- Beck, S. G. 1985. Flórmula ecológica en Bolivia. 1: Puna semiárida en el altiplano boliviano. Ecología en Bolivia 6: 1-41.
- Beck, S. G. 1988. Las regiones ecológicas y las unidades fitogeográficas de Bolivia. pp. 233-271 En: Morales, C. de (ed.) Manual de Ecología. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.

- Beck, S. G. 1995. El páramo yungueño de Bolivia, datos acerca de la flora y vegetación. Pp. 20-20. En: C. Josse & M. Rios (eds.) Resúmen II Congreso Ecuatoriano de Botánica. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Beck, S. G. 1998. Ecología y fitogeografía de las gramíneas de Bolivia. pp. 1-10. En: S. A. Renvoize. Gramíneas de Bolivia. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Beck, S. G. & H. Ellenberg. 1977. Posibilidades de desarrollo en la zona andina desde el punto de vista ecológico. Ministerio de Cooperación Económica, Bonn. 142 p.
- Beck, S. G. & E. García. 1991. Flora y vegetación en los diferentes pisos altitudinales. Pp. 65-108 En: E. Forno & M. Baudoin (eds.). Historia Natural de un Valle en los Andes: La Paz. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- Beck, S. G., Sarmiento, J., Paniagua, N., Miranda C. & M. Ribera. 2000. Humedales de Bolivia, una aproximación a su conocimiento actual. Homenaje al Dr. h.c. Troels Myndel Pedersen. Universidad Nacional de Nordeste, Corrientes, Argentina. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria (Buenos Aires) 54: 119-150.
- Cabrera, A. L. 1957. La vegetación de la puna argentina. Revista de Investigaciones Agrícolas 11: 317-412.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1-85 En: Kugler, W.F. (ed.). Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, seg. Edición, Vol. 2(1). ACME, Buenos Aires.
- Cabrera, A. L. 1978. Flora de la Provincia de Jujuy. Parte 10. Compositae. Colección Científica del I.N.T.A. Buenos Aires. 725 p.
- Cabrera, A. L. & A. Willink 1973. Biogeografía de América Latina. Serie Biología. Monografía N° 13. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington DC. 117 p.
- Cajías, M. & B. Fernández 1987. Manual de tintes naturales. Manual Técnico 12. Servicios Múltiples de Tecnologías Apropriadas, La Paz. 120 p.
- Canseco, A. 2004. Comunidades de líquenes: Indicadoras del nivel de calidad del aire en la ciudad de La Paz, Bolivia. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 113 p.
- Cárdenas, M. 1932. Contribución al estudio de la Flora del sud de Bolivia. *Plantae Potosinae* Catálogo (1): 1-25.
- Cárdenas, M. 1989. Manual de plantas económicas de Bolivia. 2. edición. Los Amigos del Libro, Cochabamba. 333 p.
- Carney, H. J., P. J. Richerson & P. Eloranta. 1987. Lake Titicaca (Peru/Bolivia) phytoplankton: Species composition and structural comparison with other tropical and temperate lakes. *Arch. Hydrobiol.* 110: 365-385.
- Capra S., M. E. 1996. El páramo yungueño. Estudios de la vegetación, clima y suelos en el área Pongo-Cotapata. Tesis en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 93 p.
- Collot, D. 1981. Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopó, lacs des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo). *ORSTOM*, La Paz. 115 p.
- Collot, D. 1982. Vegetación acuática del lago Poopó. *Ecología en Bolivia* 1: 47-55.
- Collot, D., F. Koriyama & E. García. 1983. Répartitions, biomasses et productions des macrophytes du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 16(3): 241-261.
- Dejoux, C. & A. Iltis (eds.) 1991. El lago Titicaca. Síntesis del conocimiento limnológico actual. *ORSTOM*. Hisbol, La Paz. 584 pp.
- De la Barra, N. 2003. Clasificación ecológica de la vegetación acuática en ambientes lacustres de Bolivia. *Rev. Bol. Ecol.* 13: 65-93.
- Dollfus, O. 1984. Desarrollo de las formas del aprovechamiento de tierras en los Andes Centrales. En: Paul T. Baker (ed.). Población Humana e Interacciones con la Biosfera en los Andes Centrales. Informe sobre los conocimientos actuales de los ecosistemas andinos. *MAB* 2: 55-69.
- Dollfus, O. 1996. Los Andes como memoria. Pp. 11-29 En: Morlon, P. (ed.). Comprender la Agricultura Campesina en los Andes Centrales, Perú-Bolivia. IFEA & CBC, Lima.
- Ellenberg, H. 1958. Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus I, II. (Bosque o estepa? La cobertura vegetal natural de los Andes de Perú). *Umschau in Wissenschaft und Technik* 58: 645-648, 22: 679-681.
- Ellenberg, H. 1966. *Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde* (Vida y lucha en los

- limites de crecimiento arbóreo de la tierra). *Naturwiss. Rundschau* 19 (4): 133-139.
- Ellenberg, H. 1979. Man's influence on tropical mountain ecosystems in South America. The second Tansley Lecture. *Journal of Ecology* 67: 401-416.
- Ellenberg, H. 1981. *Desarrollar sin destruir*. 2da edición. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 55 p.
- Ellenberg, H. 1992. Forword. Pp. v-vi En: Balslev, H. & J. Luteyn (eds.) *Páramo - an Andean Ecosystem Under Human Influence*. Academic Press, Londres.
- Ellenberg, H. 1996. Paramos und Punas der Hochanden Suedamerikas, heute grossenteils als potentielle Waelder anerkannt. (Paramos y punas de los Andes altos de Sudamérica, hoy en día mayormente reconocidos como bosques potenciales). *Verhandlungen der Gesellschaft fuer Oekologie* 25: 17-23.
- Estenssoro, E. S. 1991. Los bofedales de la cuenca alta del valle de La Paz. Pp. 109-121 En: Forno, E. & M. Baudoin (eds.). *Historia Natural de un Valle en los Andes*: La Paz. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- Fiebrig, K. 1911. Ein Beitrag zur Pflanzengeographie Boliviens. *Pflanzengeographische Skizze auf Grund einer Forschungsreise im andinen Suden Boliviens*. Bot. Jahrb. 45: 1-68.
- Fisel, U. 1989. Huaraco. Una comunidad campesina en el altiplano central de Bolivia. *Observaciones sobre plantas, tierra y vida de la gente*. *Ecología en Bolivia* 14: 35-72.
- Flores, Y., J. R. Villagómez, N. M. Blanco, L. Salcedo, O. Sterner & G. R. Almanza. 2004. Defense mechanisms of Bolivia highland plants. *Revista Boliviana de Química* 21(1): 36-41.
- Foster, B. 1984. *Puya*, the pineapple's Andean ancestor. *Journal of the Bromeliaceae* 34(4): 205-209.
- Franken, M. 1991. Plantas acuáticas. Pp. 511-520 En: Forno, E. & M. Baudoin (eds.). *Historia Natural de un Valle en los Andes*: La Paz. Servicio Gráfico Quipus. La Paz.
- Frenguelli, J. 1939. Diatomeas del Lago Titicaca. *Notas Mus. La Plata* 4: 175-196.
- Fries, R.E. 1905. Zur Kenntnis der Alpen Flora in nördlichen Argentinien. *Nova Acta Regiae Soc. Sc. Upsal. Ser. 4* 1(1): 1-205.
- García, E. 1992. El pastoreo y los recursos forrajeros en Bolivia. Pp. 225-263 En: M. Marconi (ed.). *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia*. Centro de Datos para la Conservación (CDC) y USAID/Bolivia, La Paz.
- García, E. 1997. Caracterización de flora y vegetación de la Reserva Nacional de Fauna Andina "Eduardo Abaroa" (informe no publicado). Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 32 p.
- García, E. (comp.) 2001. *Yareta ¿Un recurso natural sostenible?* Plural Editores, La Paz. 83 p.
- García, E. 2006. Flora: Riqueza, uso y amenazas. Pp. 125-140 En: Olivera, M., P. Ergueta & M. Villca Sanjinez (eds.). *Conservación y Desarrollo Sostenible en el Suroeste de Potosí, Bolivia*. Prefectura del Departamento de Potosí – TRÓPICO, La Paz.
- García, E. & I. Hinojosa. 1990. Flora y vegetación. Pp. 128-160 En: IE, CEEDI & MNHN (eds.). *Diagnóstico del Estado Actual de los Recursos Naturales en la Región de la Reserva Nacional de Fauna Andina "Eduardo Abaroa"*, La Paz.
- García Lino, M. C. 2005. Estado de conservación de *Puya raimondii* Harms en el valle de Araca, Municipio Cairoma, La Paz, Bolivia. Tesis en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 106 p.
- Gehler, E. 1992. Mineralstoffgehalte von Salzböden und Halophyten des bolivianischen Altiplano. *Dissertation Georg August Universität, Göttingen*. 114 p.
- Geyger, E., M. Liberman & J. Lorini. 1992. Ecofisiología de plantas cultivadas y silvestres en el altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 19: 1-41.
- Gilson, H. C. 1939. Description of the expedition. En: *The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937*. *Trans. Linn. Soc. London ser. 3*,1: 1-20.
- Girault, L. 1984. *Kallawaya guérisseurs itinérants des Andes*. *Mem. ORSTOM* 107, Paris. 668 p.
- Gonzales, J. A. 1985. El potencial agua en algunas plantas de altura y el problema del stress hídrico en alta montaña. *Lilloa* 36(2): 167-172.
- Gonzales Rocabado, M. J. 1997. Comunidades vegetales de morrenas pleistocénicas y holocénicas de los nevados Huayna Potosí, Mururata e Illimani (Cordillera Real, La Paz, Bolivia). Tesis en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 159 p.

- Graf, K. 2001. Comparación palinológica entre el páramo y la puna de los Andes sudamericanos. Asociación Paleontológica Argentina. XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, Publicación especial 8: 107-114.
- Graf, K. & C. Villarroel A. 2002. Geografía de Bolivia. Aspectos y posibilidades de un país que surge. Instituto Geográfico, Universidad de Zürich, Zürich. 200 p.
- Guerlesquin, M. 1981. Contribution a la connaissance des Characées d' Amerique du Sul (Bolivie, Equateur, Guyana française). Rev. Hydrobiol. trop. 14(4): 381-404.
- Gutte, P. 1980. Beitrag zur Kenntnis zentralperuanischer Pflanzengesellschaft II. Die hochandinen Moore und ihre Kontaktgesellschaften. Feddes Rep. 91: 327-336.
- Gutte, P. 1985. Beitrag zur Kenntnis zentralperuanischer Pflanzengesellschaften. IV. Die grasreiche Vegetation der alpinen Stufe. Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math.-Naturwiss. R. 34 (4): 357-401.
- Hanagarth, W. 1989. Ecology and risk-spreading in the small-holding agriculture of the semiarid puna in Bolivia. Plant Res. and Devpt. 30: 76-103.
- Halloy, S. 1997. Anconquiya region. North-western Argentina. Pp. 478-485 En: WWF & IUCN 1994-1997. Centres of Plant Diversity. A Guide and Strategies for Conservation. Vol. 3, Americas. IUCN, Cambridge.
- Herzog, Th. 1923. Die Pflanzenwelt der bolivianischen Anden. Die Vegetation der Erde XV. Leipzig. Reprint Vaduz, Gantner 1976. 258 p.
- Hinojosa, I., H. Calla, F. Rojas & M. Kirigin. 2002. QueHua, yareta y thola: Especies vegetales combustibles en Potosí, Bolivia. Asociación Boliviana para la Conservación-TROPICO. Edobol®, La Paz. 66 p.
- Ibisch, P. L., S. G. Beck, B. Gerkmann & A. Carretero. 2003. Ecoregiones y ecosistemas. Pp. 47-88 En: Ibisch, P. L. & G. Mérida (eds.). Biodiversidad: La Riqueza de Bolivia. Estado de Conocimiento y Conservación. Ministerio de Desarrollo Sostenible, Editorial FAN, Santa Cruz.
- Ibisch, P., Dingler, B., Obando, G., Soria, A. & Beck, S. G. 1999. *Puya raimondii* Harms in Bolivien - ein Fall für den Artenschutz? Die Bromelie, Sonderheft 4: 1-29.
- Iltis, A. 1991. Estudio florístico general. Pp. 193-197 En: Dejoux, C. & A. Iltis (eds.) El Lago Titicaca. Síntesis del Conocimiento Limnológico Actual. ORSTOM, Hisbol, La Paz.
- Jordan, E. 1983. Los arenales recientes de Bolivia en su múltiple diferenciación. Ecología en Bolivia 3: 1-88.
- Kessler, M. & P. Driesch 1993. Causas e historia de la destrucción de bosques altoandinos en Bolivia. Ecología en Bolivia 21: 1-18.
- Laegaard, S. 1992. Influence of fire in the grass paramo vegetation of Ecuador. Pp.151-170 En: Balslev, H. & J. Luteyn (eds.). Páramo - an Andean Ecosystem Under Human Influence. Academic Press, Londres.
- Lara, R. & H. Alzérreca. 1982. Contribuciones al conocimiento de la vegetación de las tierras altas de Bolivia. Ministerio Asuntos Campesinos y Agropecuarios (MACA)-Instituto Nacional de Fomento Lanero (INFOL). Estudios Especializados 32: 1-62.
- Levieil, D. & B. Orlove. 1991. Importancia socio-económica de las macrófitas. Pp. 509-515 En: Dejoux, C. & A. Iltis (eds.) El Lago Titicaca. Síntesis del Conocimiento Limnológico Actual. ORSTOM, Hisbol, La Paz.
- Lewis, M. 1991. Musgos. Pp. 123-149 En: Forno, E. & M. Baudoin (eds.) Historia Natural de un Valle en los Andes: La Paz. Servicio Gráfico Quipus, La Paz.
- Liberman, M. & C. Baied (eds.). 1997. Desarrollo sostenible en ecosistemas de montaña: Manejo de áreas frágiles en los Andes. Artes Gráficas Latina, La Paz. 383 p.
- Liberman, M., F. Pedrotti & R. Venanzoni. 1991. La vegetación flotante (Clase Lemnetea) del Lago Uru Uru, Dpto. Oruro, Bolivia. Ecología en Bolivia 17: 47-51.
- Lipa, F. 2006. Micorrización en plantas colonizadoras y su relación con la sucesión vegetal de parcelas en descanso de la comunidad de Patarani (Provincia Aroma, La Paz). Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 52 p.
- López, R. P. 2003. Phytogeographical relations of the Andean dry valleys of Bolivia. Journal of Biogeography 30: 1659-1668.
- López, R. P. & S. G. Beck. 2002. Phytogeographical affinities and life form composition of the Bolivian Prepuna. Candollea 57(1): 77-96.
- Lorini, J. 1991. Clima pp. 27-46 En: Forno, E. & M. Baudoin (eds.) Historia Natural de un Valle

- en los Andes: La Paz. Servicio Gráfico Quipus, La Paz.
- Loza, F. 2005. Patrones de distribución espacio-temporal de las poblaciones de totora del lago Titicaca Menor 1986-2004. Tesis de MSc en Ecología y Conservación, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 102 p.
- Meneses Q., R. I. 1997. Estudio de la vegetación en la zona minera de Milluni (prov. Murillo, depto. La Paz). Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, 107 p.
- Molinillo, M. & M. Monasterio 1997. Pastoreo y conservación en áreas protegidas de páramo de la Cordillera de Mérida, Venezuela. Pp. 93-109 En: Liberman, M. & C. Baied (eds.) Desarrollo Sostenible Ecosistemas de Montaña: Manejo de Áreas Frágiles en los Andes. Artes Gráficas Latina, La Paz.
- Montes de Oca, I. 1997. Geografía y recursos naturales de Bolivia. Edobol, La Paz. 614 p.
- Morales, C. B. de. 1988. Manual de ecología. Artes Gráficas Latina, La Paz. 323 p.
- Morales, C. B. de. 1994. Huaraco. Comunidad de la puna. Artes Gráficas Latina, La Paz. 261 p.
- Mueller-Dombois, H. & Ellenberg, D. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, Nueva York. 547 p.
- Navarro, G. 1993. Vegetación de Bolivia: El Altiplano meridional. Rivasgodaya 7: 69-98.
- Navarro, G. 1996. Catálogo ecológico preliminar de las cactáceas de Bolivia. Lazaroa 17: 33-84.
- Navarro, G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas de Bolivia. pp.1-500 En: Navarro, G. & M. Maldonado (eds.) Geografía Ecológica de Bolivia. Vegetación y Ambientes Acuáticos. Fundación Simón I. Patiño, Cochabamba.
- Ostria, C. 1987. Phytoécologie et paléoécologie de la vallée alto-andine de Hichu Kkota (Cordillère orientale Bolivie). Thèse Univ., Paris 6. 180 p.
- Pestalozzi, H. U. 1998. Flora ilustrada altoandina. La relación entre hombre, planta y medio ambiente en el Ayllu Majasaya Mujlli. M & C Editores, Cochabamba. 244 p.
- Posnansky, M. 1982. Los efectos sobre la ecología del altiplano de la introducción de animales y cultivos por los españoles. Pp. 13-22. Centro Pedagógico y Cultural Portales, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Cochabamba.
- Ramirez, C. G. & S. G. Beck. 1981. Makrophytische Vegetation und Flora in Gewässern der Umgebung von La Paz, Bolivien. Arch. Hydrobiol. 91: 82-100.
- Rangel Ch., J. O. 2004. Patrones de riqueza y diversidad en la flora paramuna. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 39(3-4): 307-314.
- Rauh, W. 1988. Tropische Hochgebirgspflanzen. Wuchs- und Lebensformen. Springer, Berlin. 206 p.
- Raynal-Roques, A. 1991. Las plantas superiores. Pp. 233-249 En: Dejoux, C. & A. Iltis (eds.) El Lago Titicaca. Síntesis del Conocimiento Limnológico actual. ORSTOM, Hisbol, La Paz.
- Reiche, K. 1907. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Chile. Die Vegetation der Erde VIII. Engelmann, Leipzig. 374 p.
- Renvoize, S. 1998. Gramíneas de Bolivia. Royal Botanic Gardens, Kew. 644 p.
- Ribera, M. 1992. Regiones ecológicas. Pp. 9-72 En: Marconi, M. (ed.) Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia. CDC-Bolivia / USAID-Bolivia, La Paz.
- Ribera, M. O. & M. Liberman. 2006. El uso de la tierra y los recursos de la biodiversidad en las áreas protegidas de Bolivia. Un análisis crítico con propuestas para su conservación y manejo sostenible. SERNAP-GEF II, La Paz. 520 p.
- Ribera, M. O., M. Liberman, S. G. Beck & M. Moraes. 1996. Vegetación de Bolivia y mapa de la vegetación y de áreas protegidas. pp. 169-222 En: Mihotek, K. (ed.) Comunidades, Territorios Indígenas y Biodiversidad en Bolivia. CIMAR, Santa Cruz.
- Ritter, N. P. 2000. Biodiversity and phytogeography of Bolivia's wetland flora. Ph. D. in Natural Resources Dissertation. University of New Hampshire, Durham. 399 p.
- Rocha, O. O. (ed.) 2002. Diagnóstico de los recursos naturales y culturales de los lagos Poopó y Uru Uru, Oruro, Bolivia (para su nominación como Sitio Ramsar). Convención RAMSAR, WCS/Bolivia, La Paz. 240 p.
- Ruiz, M. C. 1982. Mineralización del nitrógeno en algunos suelos del departamento de La Paz. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Puras y Naturales. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 74 p.
- Ruiz, M. C. & Z. Bustamante 1988. Descomposición de la materia orgánica bajo condiciones controladas. Ecología en Bolivia 11: 47-64.

- Ruthsatz, B. 1977. Pflanzengesellschaften und ihre Lebensbedingungen in den Andinen Halbwüsten Nordwest-Argentiniens. *Dissertationes Botanicae* 39: 1-168.
- Ruthsatz, B. 1983. Der Einfluss des Menschen auf die Vegetation semiarider bis arider tropischer Hochgebirge am Beispiel der Hochanden. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 96: 533-576.
- Ruthsatz, B. 1993. Flora und ökologische Bedingungen hochandiner Moore Chiles zwischen 18°00' (Arica) and 40°30' (Osorno) südl. Br. *Phytocoenologia* 23: 157-199.
- Ruthsatz, B. 1995. Vegetation und Ökologie tropischer Hochgebirgsmoore in den Anden Nordchiles. *Phytocoenologia* 25(2): 185-234.
- Ruthsatz, B. 2000. Die Hartpolster-Moore der Hochanden und ihre Artendiversität. *Berichte der R. Tuexen-Gesellschaft (RTG)* 12: 351-371.
- Salm, H. 1983. Estudio preliminar de suelos del altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 4: 43-57.
- Stab, S. 1990. Vegetation und Hydrochemie tropischer Hochgebirgslagunen in der Cordillera Real-Bolivien. Diplomarbeit Universität Münster, Münster. 99 p.
- Seibert, P. 1993. La vegetación de la región de los Kallawayá y del altiplano de Ulla Ulla en los Andes Bolivianos. *Ecología en Bolivia* 20: 1-84.
- Seibert, P. & X. Menhofer. 1991/92. Die Vegetation des Wohngebietes der Kallawayá und des Hochlandes von Ulla Ulla im den bolivianischen Anden. *Phytocoenologia* 20 (2): 145-276, 20 (3): 289-438.
- Sivila, R. 1994. Comportamiento de la microflora del suelo bajo un agro ecosistema de rotación de cultivo en la región de Huaraco (Altiplano Central). *Ecología en Bolivia* 23: 33-37.
- Sklenar, P., J. L. Luteyn, C. Ulloa Ulloa, P. M. Jørgensen & M. O. Dillon. 2005. Flora genérica de los Paramos. Guía ilustrada de las plantas vasculares. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 92: 1-499.
- Troll, C. 1959. Die tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale und pflanzengeographische Zonierung. *Bonner Geogr. Abhandlungen* 24: 1-93.
- Troll, C. 1968. The cordilleras of the tropical Americas. Aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology. pp. 15-56. En: Troll, C. (ed.) *Colloquium Geographicum*. Band 9. Geocology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas. *Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium 1966*.
- Tutin, M.A. 1940. The macrophytic vegetation of the Lake Titicaca. En: The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London ser.* 3,1(2): 161-189.
- Walter, H. 1973. Die Vegetation der Erde in oekophysiologischer Betrachtung. Vol.1 Die tropischen und subtropischen Zonen. 3. Auflage, Gustav Fischer, Jena. 743 p.
- Weberbauer, A. 1945. El mundo vegetal de los Andes peruanos. Nueva edición, revisada y ampliada de la de 1911 "Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden, W. Engelmann, Leipzig", Ministerio de Agricultura, Lima. 776 p.
- WWF & IUCN. 1994-1997. Centres of plant diversity. A guide and strategies for conservation. Vol. 3, Americas. IUCN, Cambridge. 562 p.
- Young, K. R., B. León, A. Cano & O. Herrera-MacBryde. 1997. Peruvian Puna. Peru. Pp. 470-476 En: WWF & IUCN 1994-1997. Centres of Plant Diversity. A Guide and Strategies for Conservation. Vol. 3, Americas. IUCN, Cambridge.
- Zeballos, M., E. García & S. G. Beck. 2003. Contribución al conocimiento de la flora del departamento de Oruro. *Artes Gráficas Latina, La Paz*. 84 p.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone & D. Rodríguez. 1999. Análisis de la biodiversidad en plantas vasculares de la Argentina. *Kurtziana* 27(1): 17-167.