

**ANALES DEL
IV CONGRESO**

LATINOAMERICANO DE BOTANICA

Medellín, Colombia

29 de junio -- 5 de julio de 1986

VOLUMEN I

Simposio

**ECOLOGIA DE TIERRAS
ALTAS**

Separata

Bogotá, Colombia, 1987

LOS PRINCIPALES GRADIENTES ECOCLIMATICOS EN LOS ANDES TROPICALES

GUILLERMO SARMIENTO

Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes
Mérida, Venezuela

OBJETIVOS Y ANTECEDENTES

El objetivo primordial del presente trabajo es ofrecer un panorama a muy pequeña escala, es decir, a escala continental, de la variedad climática en los Andes tropicales, tomando especialmente en cuenta aquellos elementos climáticos de mayor significado ecológico en lo que se refiere a sus influencias sobre la distribución geográfica y sobre el funcionamiento de los ecosistemas naturales y de los agroecosistemas. Las limitaciones y las dificultades para alcanzar este objetivo resultan evidentes y deseamos puntualizarlas desde el inicio. Ya es bien conocida la complejidad climática de cualquier sistema montañoso (Barry, 1981; Yoshino, 1975; Geiger, 1965), con sus característicos cambios en cortas distancias debidos en buena medida al efecto decisivo de climas locales así como a la interacción de diferentes gradientes topoclimáticos determinados por factores como posición topográfica, altitud, pendiente, exposición, efectos pasivos, etc. Si una montaña aislada configura un patrón tridimensional relativamente complejo de ecoclimas, qué puede esperarse de un sistema orográfico tan extenso como los Andes, que aún limitándolo a la zona tropical, se extiende a través de más de 30° de latitud desde el Macizo de Santa Marta en el litoral Caribe de Colombia (11° N) hasta el centro de Bolivia a latitudes de 20° S. El conjunto de cadenas paralelas, valles y altiplanos llega a tener más de 500 km de ancho, sus cimas sobrepasan los 6.000 m y dibujan una complicada geografía, dividiéndose como ocurre en Colombia en varias cadenas longitudinales separadas por profundas depresiones tectónicas, o formando como en Perú, Bolivia, Norte de Chile y de Argentina, un vasto altiplano con alturas por encima de los 4.000 m. Además, la dirección del eje de la cordillera cambia varias veces, afectando la circulación general de la atmósfera al constituir barreras orográficas que modifican totalmente el patrón regional de las precipitaciones.

Las dificultades derivan así mismo, del hecho de que esta complejidad climática tiene que ser vislumbrada a partir de datos insatisfactorios. En efecto, no solamente la densidad de estaciones meteorológicas es baja: algunas decenas de estaciones climáticas y unas pocas centenas de estaciones pluviométricas; sino que la mayor parte de los registros no cubren más que dos o tres décadas. Además, la localización de las estaciones presenta una marcada desviación hacia las situaciones de valle con un muestreo mucho más laxo de las laderas o de las cumbres.

Por todos estos motivos puede resultar desmesurado plantear una zonificación climática satisfactoria de los Andes tropicales. Quizás un objetivo más alcanzable sea el de obtener un cuadro general válido a la escala planteada, probablemente falso en muchos aspectos y en las zonas menos muestreadas, pero aún así útil para la interpretación ecológica y biogeográfica del continente Sudamericano. Este esquema considerará solamente los principales gradientes de variación climática representándolos en un mapa a pequeña escala de regímenes pluviotérmicos suficientemente distintos como para sugerir y predecir diferencias en el comportamiento de cultivos, especies silvestres y formaciones vegetales.

Existen varios análisis climáticos locales a lo largo de los Andes tropicales (Monasterio y Reyes, 1980; Azócar y Monasterio, 1980; Monasterio, 1979 y 1986; Guhl, 1982; Van der Hammen, 1984), así como algunos estudios regionales a nivel de pequeñas cuencas hidrográficas. En el otro extremo de las escalas de análisis se cuenta con visiones generales de los climas andinos (FAO, 1975; Sarmiento, 1986; Snow, 1976) y también con un cuadro tridimensional de las formaciones vegetales y el uso de la tierra (Troll, 1968; Czajka, 1968). Nosotros queremos presentar, partiendo de este conocimiento previo, una perspectiva ecológica que nos permita sugerir ciertas relaciones de los gradientes y las tendencias climáticas con las condiciones y las limitantes para los sistemas naturales y culturales. Comenzaremos discutiendo los principales gradientes altitudinales, tan evidentes y decisivos en la ecología andina, para continuar con algunos gradientes latitudinales que influyen en la delimitación de la zona tropical montana así como en su zonificación ecológica. Luego consideramos los patrones pluviométricos, esbozando una regionalización ecoclimática basada en los mismos, para terminar con algunas sugerencias y predicciones sobre el comportamiento de los ecosistemas en las diferentes unidades pluviotérmicas.

GRADIENTES ALTITUDINALES

El gradiente altitudinal más simple y evidente en los Andes tropicales es el gradiente altitérmico representado por una disminución de la temperatura media próxima a los 0.6°C por cada 100 m de eleva-

ción. Este lapso altitérico varía poco regionalmente, aunque parece disminuir a sólo $0.4^{\circ}/100$ m en latitudes próximas al trópico, debido al mayor calentamiento de las llanuras subtropicales. La consecuencia directa del lapso altitérico es la distribución de las especies y de las formaciones vegetales dentro de límites altitudinales más o menos precisos, pero contra lo que pudiera esperarse, esta variabilidad altitudinal ecológica, lejos de ser continua como el gradiente térmico, forma cinturones o pisos separados por características estructurales y funcionales determinadas probablemente por umbrales críticos en las temperaturas. Ejemplos importantes serían el límite altitudinal superior de los bosques húmedos montanos, el límite de crecimiento arbóreo, el límite de vegetación, los rangos altitudinales de cultivos tropicales (café, caña de azúcar, plátanos) o subtropicales (maíz) o el límite superior de la agricultura o el pastoralismo. Si bien muchos de estos límites están determinados por una combinación de factores ambientales que inciden sobre el balance hídrico, térmico y fotosintético, la temperatura juega siempre un rol de primer orden.

Los gradientes altitudinales de las precipitaciones presentan en cambio patrones más complejos, con una amplia variabilidad entre diferentes cordones montañosos en función de su orientación, altitud, elevación total, etc. En general puede resumirse esta variabilidad en dos situaciones extremas con toda una gama de situaciones intermedias (Figura 1). Un caso típico es el incremento gradual de las lluvias con la altitud hasta alcanzar un máximo a alturas medias, del orden de los 2.000 a 2.500 m, determinado especialmente por el nivel de condensación de las precipitaciones orográficas, al cual corresponde el clásico cinturón de selvas nubladas. Luego las precipitaciones decrecen con la altura. El otro caso típico se encuentra en las laderas donde el máximo de lluvias se produce en la parte baja, a alturas inferiores a los 1.000 m, con una disminución paulatina con la altitud. En este caso toda la ladera presenta formaciones forestales húmedas hasta el límite altitudinal del bosque, resultando mucho más convencional separar un cinturón específico de bosques montanos.

En directa relación con los gradientes altitudinales de precipitación y de temperatura está la ocurrencia de heladas en los Andes tropicales, la que no sólo determina un límite ecológico de primera magnitud sino que establece así mismo, la existencia de períodos libres de heladas equivalentes a las estaciones de crecimiento de las zonas templadas. El límite inferior de heladas es más bajo cuanto menor la precipitación anual y por supuesto mayor la latitud, particularmente por debajo de los 15° . A latitudes más ecuatoriales puede haber heladas en zonas secas poco por encima de los 2.000 m, o por el contrario, en áreas húmedas, recién aparecen por encima de los 3.000 m. A partir de este límite de aparición de temperaturas congelantes, el número de días con heladas puede incrementarse ya sea muy gradualmente o

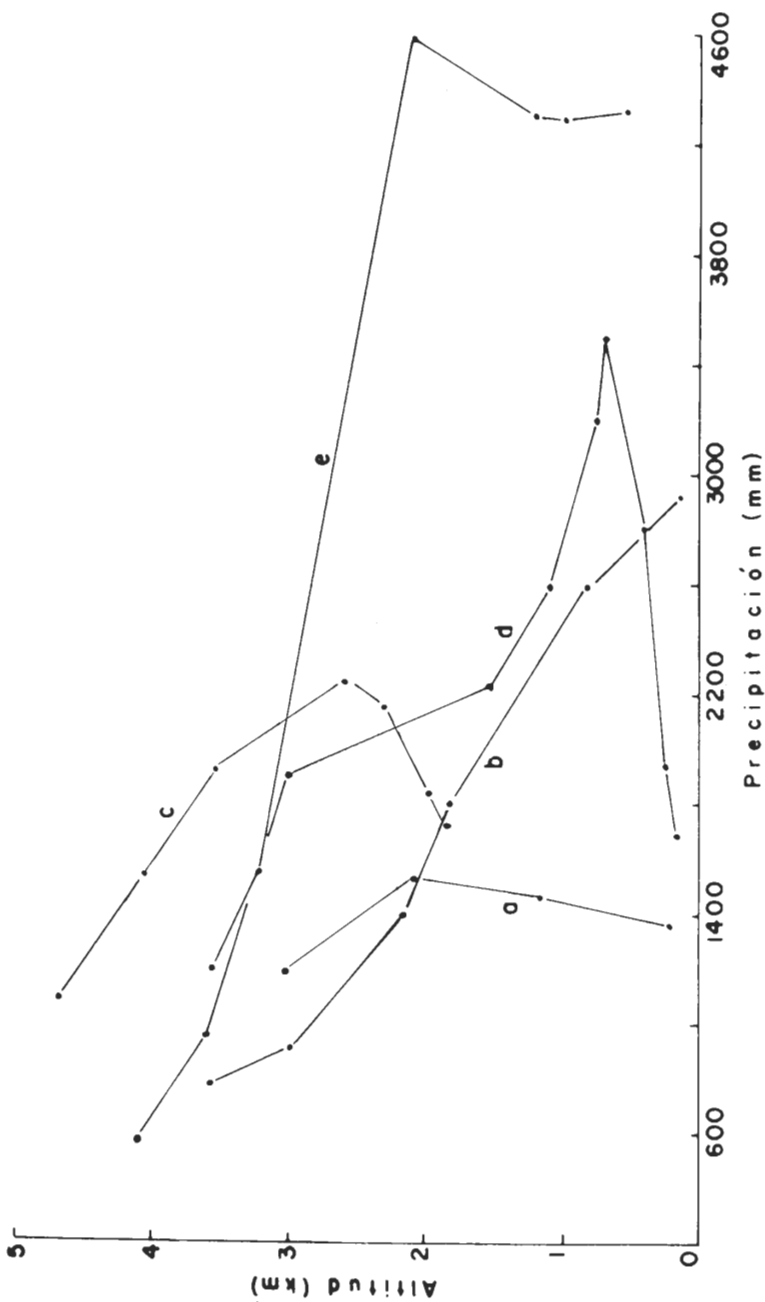


FIGURA 1: Variación altitudinal de las precipitaciones en diferentes vertientes de los Andes tropicales. a) Vertiente noroccidental de los Andes de Venezuela; b) Vertiente suroccidental de los Andes venezolanos; c) Vertiente interior en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela; d) Vertiente occidental de los Andes ecuatorianos a 1° - 2° S; e) Vertiente amazónica en los Andes de Ecuador, a la misma latitud.

bien de manera abrupta, hasta alcanzar el nivel de heladas permanentes en el piso nival (Figura 2). De la forma de esta curva de incremento de heladas dependerá que exista o no en la montaña tropical un piso altitudinal que, aunque con heladas frecuentes, permita el desarrollo de ecosistemas adaptados al frío, como es el caso del cinturón de páramo en los Andes húmedos. En la puna seca en cambio, este piso altitudinal está muy comprimido o no existe, pasándose rápidamente a una frecuencia de heladas muy alta.

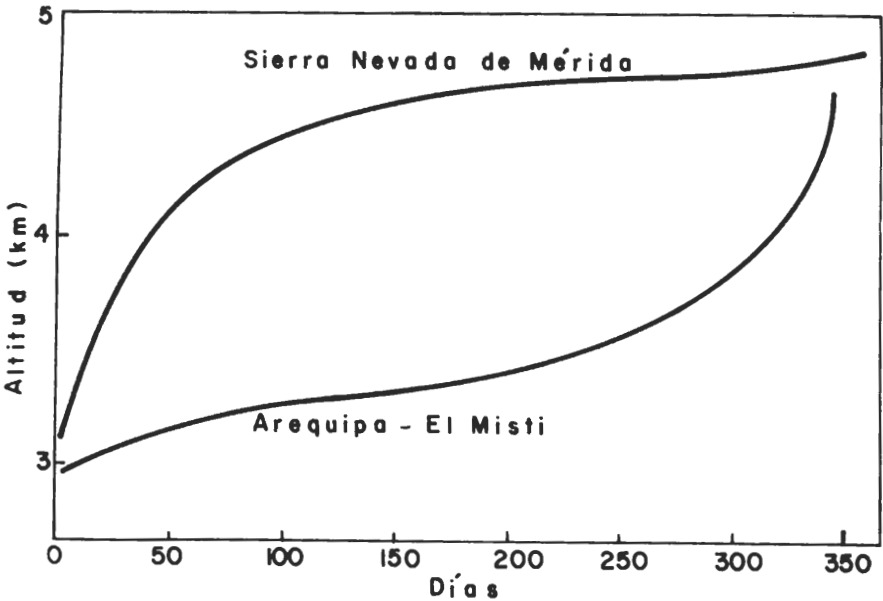


FIGURA 2: Incremento altitudinal del número anual de días con heladas en dos situaciones contrapuestas. En la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela, el número de días con heladas aumenta muy gradualmente entre los 3.000 y los 4.600 m, mientras que en la transecta Arequipa-El Misti, Perú, el incremento es abrupto a partir de los 3.000 m, de modo que ya a los 3.500 m se producen más de 250 heladas anuales.

Con respecto a la distribución anual de las heladas, debe recalcar el papel decisivo del régimen de precipitaciones. En efecto, en estas áreas con estaciones secas bien pronunciadas, las heladas se concentran en estos períodos, determinando la aparición de dos estaciones térmicas: una con heladas frecuentes en la época seca, otra casi libre de heladas, o estación de crecimiento, durante el período lluvioso (Figura 3). De esta manera se combinan precipitación y temperatura para determinar climas térmicos particulares en los altos Andes tropicales.

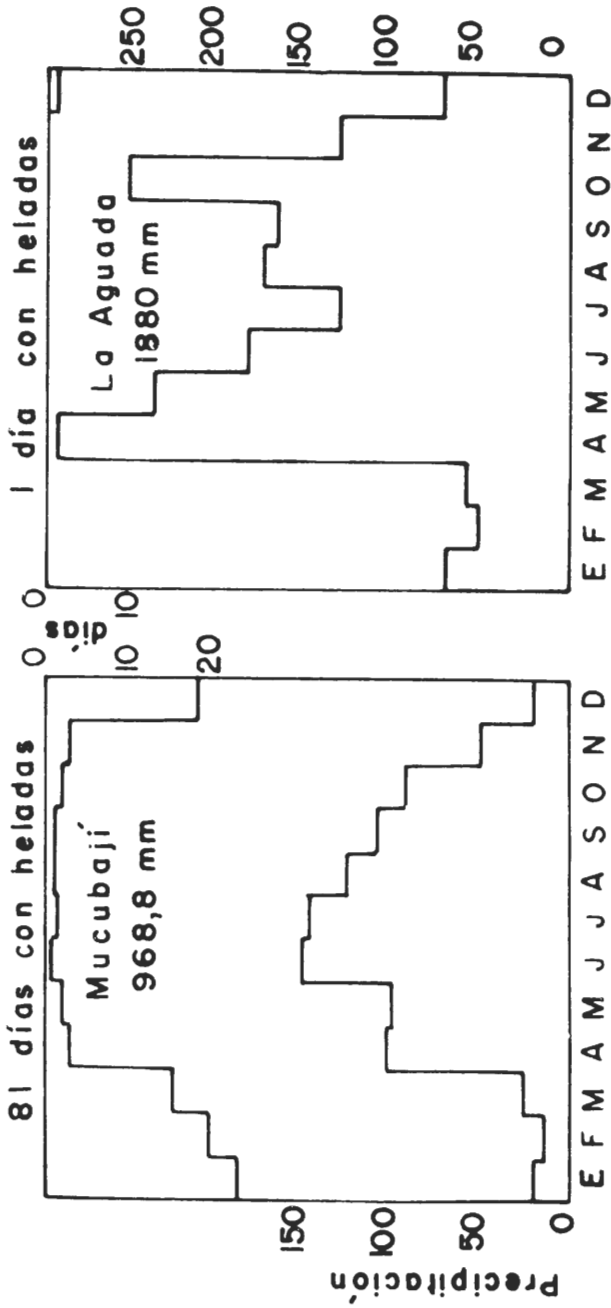


FIGURA 3: Relación entre el número de días con heladas y la pluviometría en dos localidades de los Andes venezolanos, a 3.500 m de altitud. Mucubají, más seco y con régimen biestacional de lluvias presenta 81 días con heladas, concentradas en el período seco; mientras que La Aguada, más húmedo y con un patrón tetraestacional, sólo tiene en promedio un día anual con heladas. Según Monasterio y Reyes, 1980.

GRADIENTES LATITUDINALES

Si consideramos dentro de cada uno de los niveles altitudinales de los Andes, la variabilidad ecoclimática determinada por la latitud, podemos en primer término esquematizar la variabilidad térmica, tomando cualquiera de sus parámetros: temperaturas medias, medias extremas o extremas absolutas. En todos los casos las temperaturas decrecen en gradientes de escasa pendiente hasta los 10° de latitud, los que se hacen más empinados entre 10° y 20° , para caer luego abruptamente entrando en el subtrópico (Figura 4 y Tabla 1). Este patrón también es evidente si nos referimos no a temperaturas sino a oscilaciones térmicas anuales, las que resultan mínimas en latitudes ecuatoriales, para ir amplificándose lentamente hacia los trópicos.

Estos gradientes térmicos latitudinales nos plantean entre otros el problema del límite de la zona tropical en los Andes. Como sabemos el límite de los climas tropicales puede establecerse con base al menos en dos criterios diferentes: umbrales de temperatura o de oscilaciones térmicas. En el primer caso, ejemplificado por el sistema climático de Koeppen, el límite del trópico se toma en la isoterma de 18° para el mes más frío del año. Otro criterio sería tomar como límite del trópico la ocurrencia de heladas. En el segundo caso, que enfatiza la falta de ritmicidad térmica anual del cinturón intertropical, puede tomarse como límite una diferencia de temperatura media entre los meses extremos menor que un cierto valor, por ejemplo 10° .

La Tabla 1 muestra cómo diferentes criterios para delimitar el cinturón tropical coinciden bastante en la vertiente amazónica de los Andes, donde ya sea que se tome la temperatura media del mes frío, la amplitud térmica anual, o la ocurrencia de heladas, el trópico termina entre los 18° y 20° S. En cambio la vertiente pacífica muestra grandes anomalías térmicas y la delimitación de la zona tropical varía completamente de acuerdo con el criterio que se escoja. Así ya en latitudes de 10° , las temperaturas medias del mes más frío caen por debajo de los 18° debido a la influencia preponderante de la corriente marina de Humboldt sobre todo el litoral peruano. En cambio, la vertiente pacífica es mucho más isotérmica, las oscilaciones son inferiores a 7° hasta aproximadamente 35° S y todo el litoral Pacífico hasta Tierra del Fuego tiene oscilaciones térmicas anuales inferiores a los 10° . Sin embargo, parte del litoral peruano tiene oscilaciones mayores de 7° . Finalmente, el límite de heladas se encuentra también muy por debajo de la línea tropical. Estas discordancias hacen arbitrario delimitar el trópico con base en un único criterio, al menos en América del Sur resulta más provechoso tener en cuenta diferentes parámetros térmicos, pero si fuese necesario enfatizar la isoterminia anual, el límite de los 7° de diferencia entre medias de meses extremos aparece bien correlacionado con un brusco cambio de pendiente en el gradiente térmico latitudinal, pasando de la cuasi-isoterminia a la anisoterminia del subtrópico.

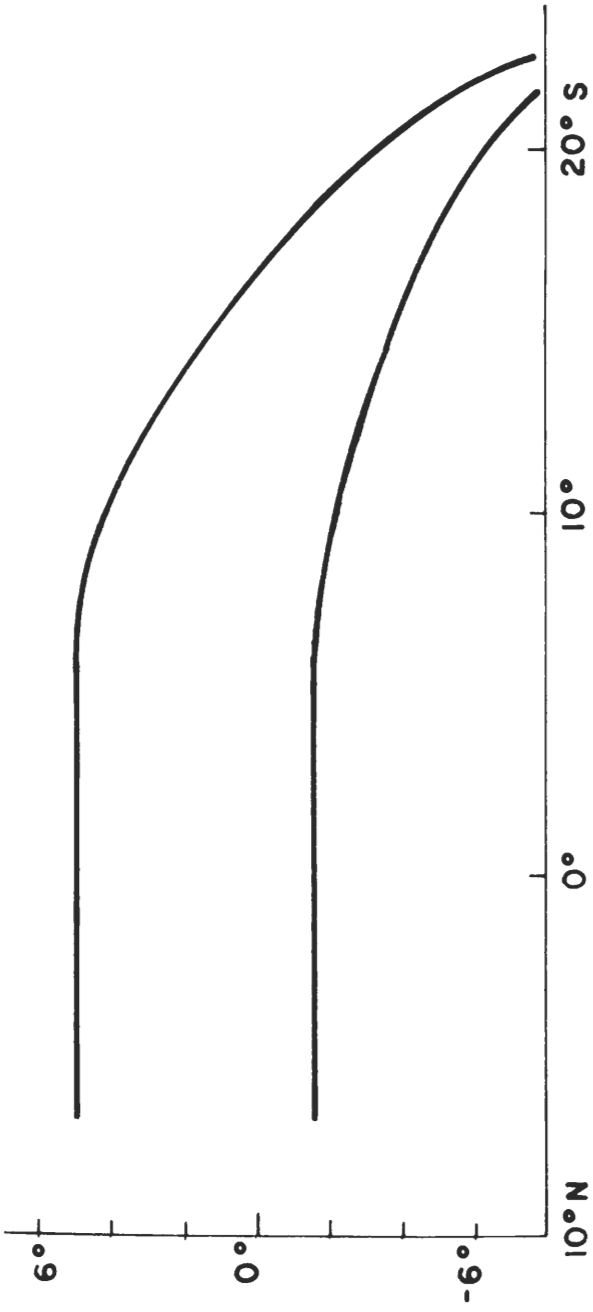


FIGURA 4: Gradientes latitudinales de temperatura en los altos Andes. Se representa la variación en las temperaturas mínimas medias para dos altitudes: 3.500 y 4.000 m.

TABLA 1

GRADIENTES LATITUDINALES DE TEMPERATURA EN LAS VERTIENTES AMAZONICA Y PACIFICA DE LOS ANDES

	Latitud S	Δt anual ° C	t ° media mes + frío	t ° mínima absoluta	meses con heladas
AMAZONICA					
Puyo	1° 35'	1.5°	20.5	9.0°	-----
Iquitos	3° 46'	1.9°	25.6°	11.0°	-----
Tingo María	9° 08'	0.5°	24.5°	10.0°	-----
Pto. Maldonado	12° 38'	3.5°	23.6°	7.0°	-----
Santa Cruz	17° 47'	6.6°	19.6°	3.0°	-----
Yacuiba	22° 01'	9.0°	15.5°	-7.0°	5 meses
Tucumán	26° 48'	12.3°	12.3°	-6.0°	6 meses
PACIFICO					
Guayaquil	2° 12'	3.2°	23.2°	17.0°	-----
Chiclayo	6° 47'	7.3°	18.6°	10.0°	-----
Lima	12° 00'	7.2°	15.1°	8.0°	-----
San Juan	15° 22'	7.0°	15.0°	8.0°	-----
Iquique	20° 22'	5.5°	15.4°	8.0°	-----
Antofagasta	23° 26'	7.0°	13.1°	3.0°	-----
La Serena	29° 54'	6.5°	11.7°	1.8°	-----
Valparaíso	33° 01'	6.2°	11.8°	2.0°	-----
Concepción	36° 40'	8.9°	8.9°	-5.0°	7 meses

Obsérvese como en la vertiente amazónica el límite del trópico se sitúa entre Santa Cruz y Yacuiba, por cualquiera de los tres criterios que se utilicen, mientras que en la vertiente pacífica cada criterio fija una latitud diferente como límite del trópico.

Si nos referimos ahora a la amplitud térmica anual en función tanto de la latitud como de las precipitaciones, para diferentes pisos altitudinales, podemos ver en la Figura 5 cómo éstas aumentan en relación inversa con la pluviometría, diferenciando netamente las localidades húmedas de los Andes septentrionales asiento de los ecosistemas de páramo, de las áreas más secas de los Andes centrales, caracterizadas a estas elevaciones por vegetación puneña. De este modo, al nivel al menos de la ritmicidad térmica anual, ambos tipos de situaciones ecológicas difieren netamente.

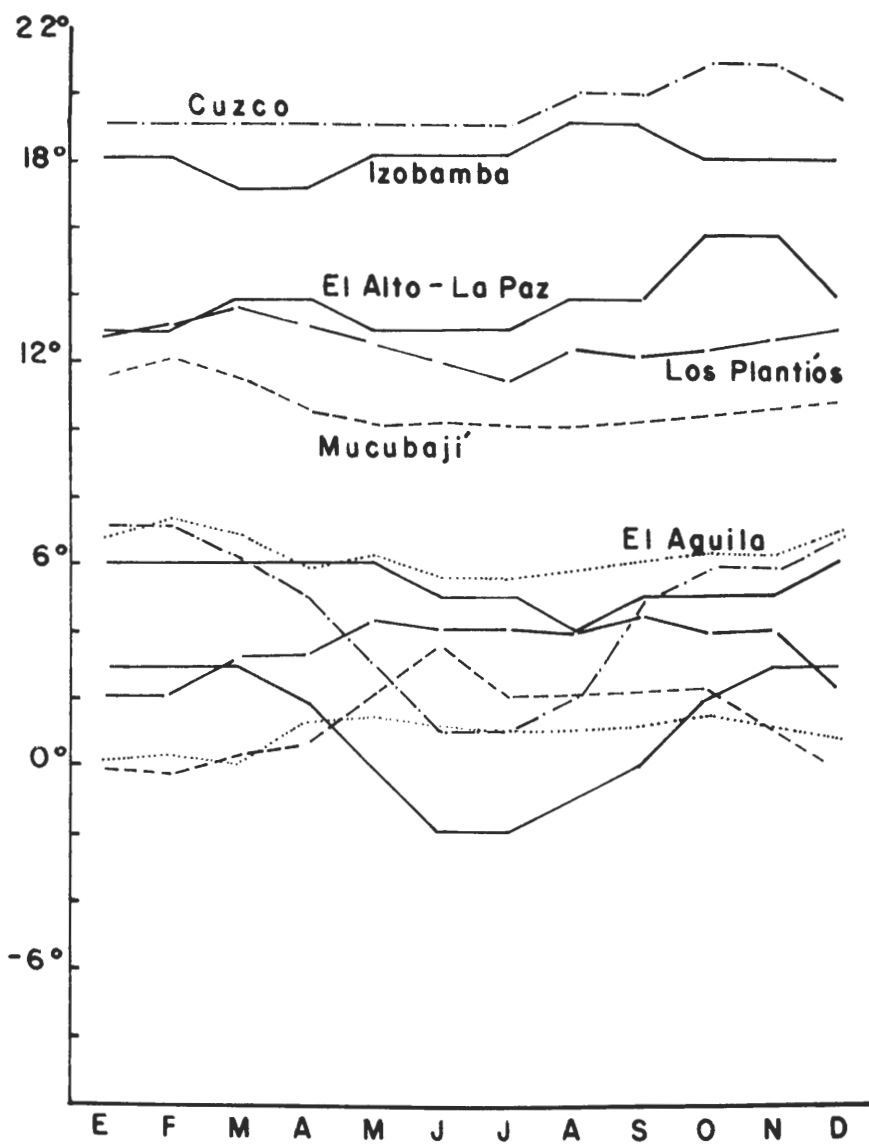


FIGURA 5: Marcha anual de las temperaturas máximas y mínimas medias mensuales en seis localidades de los altos Andes tropicales: tres correspondientes a la región puneña (Cuzco, Izobamba y El Alto - La Paz) y tres a la zona paramera (Los Plantíos, Mucubají, El Aguila), a altitudes entre 3.000 y 4.000 m. Obsérvese cómo el rango anual es mucho menor en las localidades de páramo y las temperaturas máximas más bajas, en tanto que las mínimas no difieren demasiado.

Por último, en los gradientes latitudinales de precipitación se entrecruzan dos tendencias principales: una, la disminución latitudinal que se evidencia desde Ecuador hasta el Norte de Chile y de Argentina; otra, el gradiente este—oeste en el altiplano puneño, que origina la zonación longitudinal de formaciones vegetales desde la puna húmeda en las altas vertientes orientales hasta la puna desértica en el extremo suroeste del trópico de altura en los Andes.

REGIMENES PLUVIOTERMICOS

Teniendo en cuenta la estacionalidad hídrica derivada del régimen de precipitaciones, complementada con la estacionalidad térmica anual, hemos reconocido un conjunto de regímenes pluviotérmicos en los Andes tropicales que delimitan unidades ecolimáticas cuya significación ecológica discutiremos brevemente en la última parte de este trabajo. La caracterización climática basada en patrones anuales de lluvias y de temperaturas ha sido extensamente aplicada a nivel mundial por Walter & Lieth (1960), los que diferenciaron de una manera cualitativa diez grandes tipos de regímenes climáticos de los cuales uno de ellos agrupa todos los climas de altura. Prosiguiendo entonces esta idea, pero caracterizando ahora en base a mayor información disponible los patrones climáticos de los Andes, hemos reconocido nueve patrones. Para ello hemos recurrido a la distribución relativa de las precipitaciones independizándose de este modo su distribución de los totales anuales (Figura 6). La Tabla 2 presenta los diferentes patrones y sus características. Hemos complementado la distribución de las lluvias con las oscilaciones térmicas, separando tres zonas térmicas: isotérmica, con amplitudes medias anuales inferiores a 3 °C; cuasiisotérmica, con amplitudes entre 3° y 7°; subisotérmica, con amplitudes entre 7° y 10°, esta zona ya transicional con el subtropico o quizás francamente subtropical. La Figura 7 presenta un mapa de los Andes tropicales con la regionalización propuesta.

Regímenes biestacionales son aquellos en los que alternan una estación lluviosa con otra menos lluviosa que en general llega a ser ecológicamente seca y perdura por dos o tres meses al año. Llamamos biestacional Norte (bN) al régimen biestacional en el que la estación seca corresponde a los meses de invierno del hemisferio Norte, es decir, entre diciembre y marzo, en tanto que en el régimen biestacional Sur (bS) el período menos lluvioso corresponde a los meses de junio a septiembre, es decir, al invierno austral. El régimen bN en los Andes es siempre isotérmico, mientras que el bS puede ser isotérmico, cuasiisotérmico o subisotérmico.

Denominamos regímenes tetraestacionales aquellos en los que alternan a lo largo del año dos períodos lluviosos y dos secos, delimitando

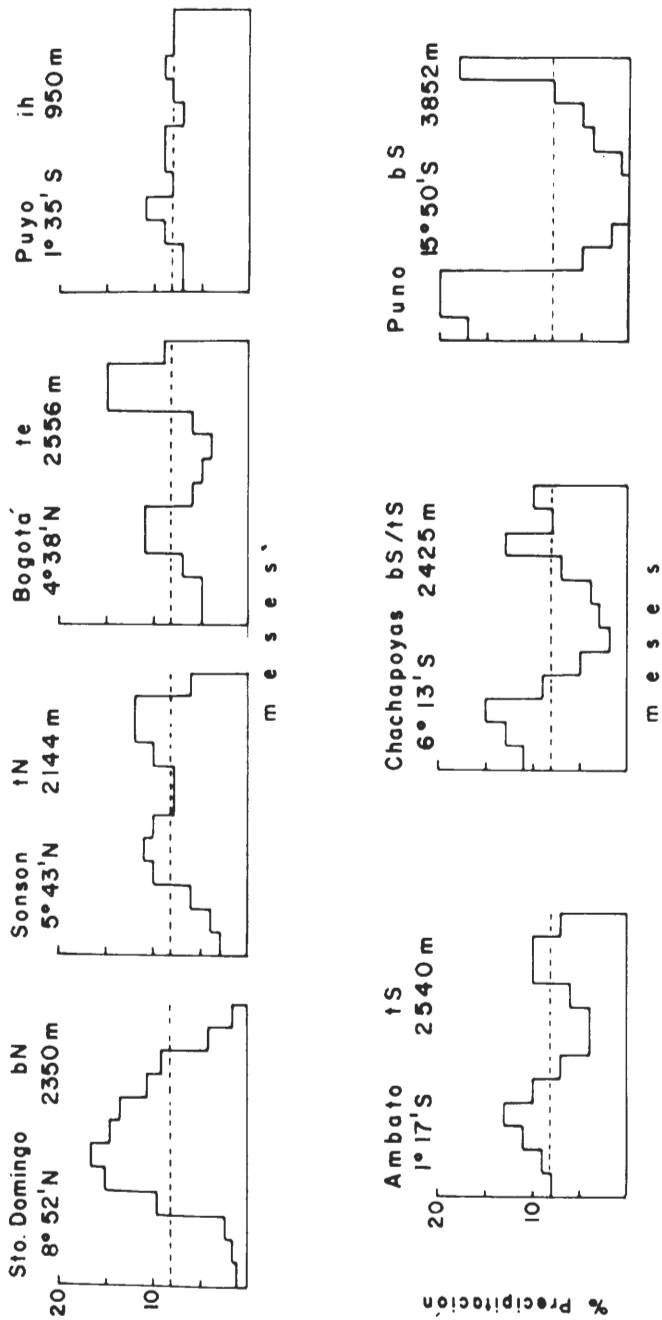


FIGURA 6: Patrones de distribución anual de las precipitaciones en localidades de los Andes tropicales. Las ordenadas representan el % de la precipitación anual que cae en cada mes, y la línea punteada indica el porcentaje de precipitación mensual si las lluvias estuvieran igualmente repartidas durante todo el año.

TABLA 2

REGIMENES DE LLUVIA EN LOS ANDES TROPICALES

Regímenes	Características	Distribución
bN— Biestacional Norte	Estación seca en el invierno del hemisferio Norte (entre diciembre y marzo).	Vertiente oriental de los Andes Venezolanos y de la Cordillera Oriental Colombiana.
tN— Tetraestacional Norte	Dos estaciones menos lluviosas, la más seca en el invierno boreal, la otra menos seca, en el verano.	Vertiente noroccidental de los Andes Venezolanos y estaciones septentrionales de los Andes Colombianos.
te— Tetraestacional ecuatorial	Dos estaciones secas de similar intensidad, corresponden a los dos solsticios.	Franja central de los Andes en Colombia.
tS— Tetraestacional Sur	Dos estaciones con bajas precipitaciones, la más seca en el invierno austral (junio a septiembre).	Franja meridional de los Andes colombianos.
bS/tS— Biestacional Sur a Tetraestacional Sur.	Estación seca en el invierno austral, período de menores precipitaciones, pero sin sequía, en el verano.	Altiplano Central de Ecuador y Perú.
bS— Biestacional Sur	Estación seca en el invierno del hemisferio Sur (entre julio y septiembre).	Vertiente occidental de los Andes ecuatoriales, Altiplano en Perú y Bolivia.
ih— Isohídrico	Sin estaciones con menores precipitaciones, lluvias repartidas durante todo el año.	Vertiente pacífica de la Cordillera occidental de Colombia. Vertiente amazónica de los Andes en Ecuador y Norte de Perú.
d— Desértico	Precipitaciones muy escasas, menores de 50 mm por año, erráticas, pueden ocurrir en cualquier mes.	Vertiente pacífica de los Andes peruanos y del Norte de Chile.

así cuatro estaciones hídricas sucesivas. Corresponde a lo que se ha llamado régimen ecuatorial o patrón bimodal de distribución de las precipitaciones. Hemos diferenciado tres tipos de regímenes tetraestacionales: tetraestacional Norte (tN) cuando el período más seco del año corresponde al invierno boreal; tetraestacional Sur (tS) cuando por el contrario la estación seca principal se presenta durante el invierno austral; tetraestacional ecuatorial (te) cuando ambos períodos secos son

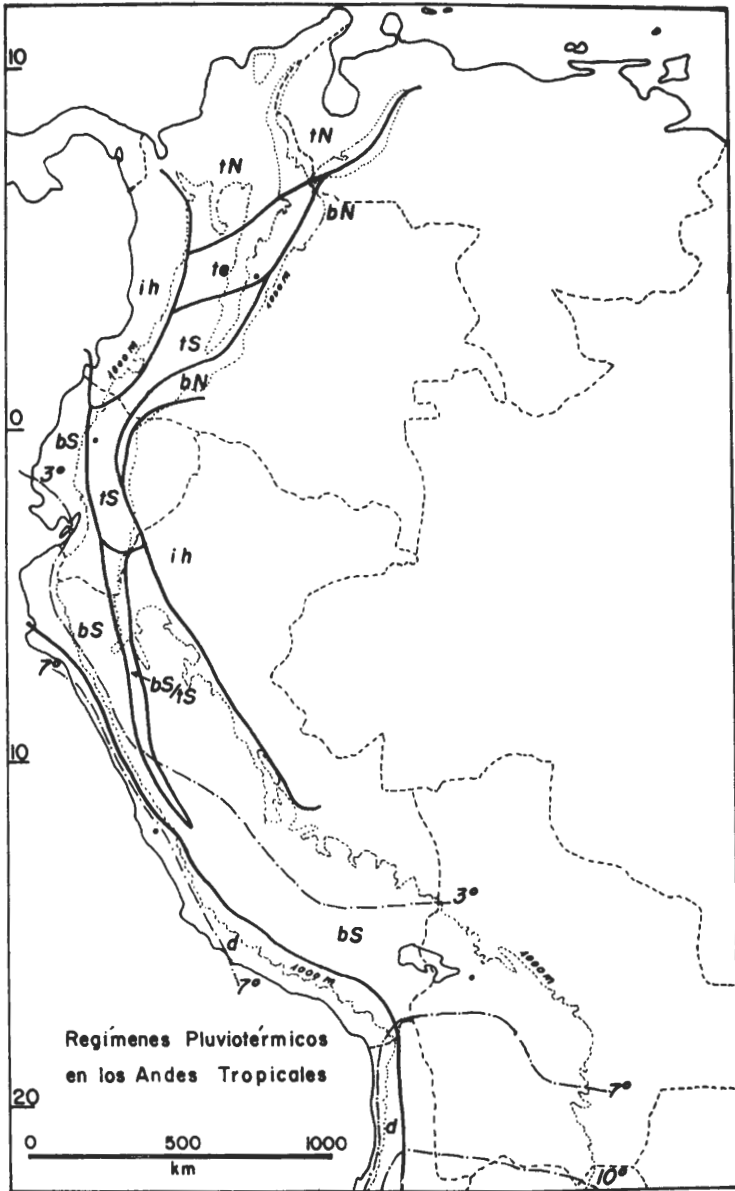


FIGURA 7: Regímenes pluviotérmicos en los Andes tropicales. Se indica el área correspondiente a cada uno de los regímenes pluviométricos, así como las líneas que separan las zonas con isotermia (rango anual de temperaturas inferior a 3 °C), cuasiisotermia (diferencias térmicas entre meses extremos entre 3 °C y 7 °C), y anisotermia (rango anual entre 7° y 10 °C, o mayor de 10 °C).

de intensidad y duración equivalentes. Así mismo, hemos definido como regímenes bi/tetraestacionales aquellos con dos períodos secos pero donde solamente uno de ellos es ecológicamente significativo, el otro sólo representa una estación de menor pluviosidad. De acuerdo a cuál es el período seco diferenciamos dentro de ella los regímenes bi/tetraestacionales Norte y Sur. Finalmente, reconocimos un régimen isohídrico (ih) donde las precipitaciones se distribuyen regularmente a lo largo del año y un régimen desértico (d), donde las lluvias no solamente son raras o nulas en muchos años, sino que pueden ocurrir en cualquier período del año, dándole al régimen climático una marcada aleatoriedad.

Como podemos observar en el mapa de la Figura 8, se presenta una notable asimetría en la distribución de los regímenes climáticos entre los Andes septentrionales y los centrales. Así por ejemplo, el patrón biestacional Norte se encuentra mucho más restringido que el patrón biestacional Sur el que ocupa la mayor parte de los Andes tropicales desde el centro del Perú hasta su límite meridional. Así mismo, es notable la asimetría entre las vertientes orientales y occidentales, con patrones que difieren en función de la latitud dependiendo del carácter de barrera orográfica que asumen los Andes en relación con los vientos predominantes. Del mismo modo, los grandes valles longitudinales, a menudo verdaderos cañones profundamente encajonados en la cordillera, presentan climas mucho más secos pero a menudo también con patrones pluviométricos diferentes a los de las laderas externas.

PROBLEMAS ECOCLIMATICOS: ALGUNAS PREDICCIONES

Discutiremos ahora algunas consecuencias que las diferentes características climáticas de los Andes tropicales pudiesen originar al nivel ecológico, intentando además, adelantar ciertas predicciones de cómo podría esperarse, se comportasen especies y ecosistemas frente a diferentes alternativas ecoclimáticas. Un primer punto se refiere a los límites altitudinales de algunas formaciones características de los Andes, como son los bosques húmedos montanos en general y las selvas nubladas como un tipo particular dentro de estos bosques andinos. Podemos suponer que existen al menos dos tipos de limitantes ambientales para fijar la máxima elevación que pueden alcanzar estas formaciones forestales. En las laderas con un gradiente hídrico marcado en las que existen a cierta altura condiciones de humedad para la instalación de bosques húmedos, éstos pueden estar limitados por un umbral altitudinal de precipitaciones, en tanto que en laderas húmedas podemos atribuir el límite superior del bosque a factores térmicos. Así en los Andes de Venezuela, la selva nublada alcanza altitudes de 3.200 a 3.600 m en vertientes húmedas, donde en corta transición pasa a las formaciones de páramo. En cambio en vertientes secas, donde no existe selva nublada,

bosques siempreverdes montanos dan lugar a formaciones arbustivas y herbáceas cuando el total anual de precipitaciones desciende por debajo de los 800 a 1.000 mm, lo que puede ocurrir ya a alturas de 2.000—2.200 m. A veces se producen incluso situaciones aparentemente paradójicas, cuando selvas nubladas aparecen en las altas cumbres andinas, a más de 3.000 m, por encima de un cinturón de formaciones abiertas que a su vez ha reemplazado a bosques siempreverdes secos. En estos casos actúan limitantes hidríticos a baja altitud, luego la humedad aumenta posibilitando la existencia de selvas nubladas las que a su vez ceden lugar a los páramos cuando se sobrepasa cierto umbral de temperatura. En todo caso el límite altitudinal de los bosques húmedos, cuando es producido por déficit de humedad, resulta más claro que cuando es determinado por frío, ya que en este último caso aún no queda claro si la expansión altitudinal del bosque queda detenida por el régimen de heladas o por temperaturas mínimas que impiden ya sea el crecimiento o el mantenimiento de un balance anual de carbono favorable para las especies arbóreas del bosque.

Otro límite climático de la mayor importancia ecológica e igualmente poco interpretado hasta ahora, es el que separa en la alta montaña andina las formaciones de páramo de las comunidades de puna. Si bien es conocido el hecho de que los páramos representan los ecosistemas características de los altos Andes húmedos mientras que las formaciones puneñas aparecen en los Andes secos, los límites climáticos precisos entre ambas unidades no han sido claramente establecidos. El problema ecológico podría ser planteado también como el de reconocer las condiciones ambientales que hacen más competitivas o exitosas formas como las rosetas monocaulas (*Espeletia*, *Puya*, *Lomaria*, etc.), las gramíneas perennes xeromorfas en macolla (*Festuca*, *Stipa*, *Calamagrostis*, etc.), los arbustos microfilos (*Hypericum*, *Arcytophyllum*, *Chaetolepis*, etc.) o las formas en cojín (*Azorella*, *Arenaria*, *Aciachne*, *Mona*, etc.). Mientras no exista un mayor conocimiento de las formaciones altiandinas en el área transicional entre páramo y puna: la jalca peruana, sólo podemos adelantar como hipótesis de trabajo que quizás uno de los factores decisivos en el equilibrio entre estas formas biológicas es el régimen térmico anual que se amplifica como hemos ya discutido cuando aparece un régimen pluviométrico biestacional muy marcado, favoreciendo en estos casos a estrategias que muestren períodos anuales de actividad reducida o de reposo.

En lo que se refiere a la influencia ecológica de diferentes regímenes pluviotérmicos, podemos predecir que en el caso de los regímenes biestacionales cuanto mayor contraste estacional presenten y cuanto más secos sean, mostrarán una mayor tendencia hacia la **sabanización** si nos encontramos en los pisos altitudinales bajos de los Andes, o hacia la **estepización** si se trata de los pisos altiandinos.

Entendemos como **sabanización** la tendencia a la instalación de formaciones de sabana ya sea como vegetación original o como disclimax estabilizada por la acción humana. Ataroff y Monasterio(1986), describen sabanas andinas en los Andes de Venezuela, a altitudes de 1.000 a 1.500 m, bajo regímenes biestacionales bien marcados y donde el substrato geológico: areniscas o granitos, favorecen a estas formaciones abiertas oligotróficas. Bajo climas fuertemente biestacionales predecimos entonces que el equilibrio de las formaciones forestales primarias será más precario y la estabilización de sabanas secundarias más rápida. Bajo el mismo régimen de precipitaciones, pero en alta montaña, llamamos tendencia hacia la **estepización** el predominio fisonómico de gramíneas perennes en macolla de actividad estacional. Esta forma característica de la puna pastizal, también parece cobrar preeminencia dentro de las formaciones parameras cuando el régimen biestacional se hace más extremo.

Los regímenes tetraestacionales, aunque presentan mayor variación en condiciones ecológicas a lo largo de cada ciclo anual, pueden considerarse que en general son menos contrastados que los regímenes biestacionales. Las estaciones secas son menos intensas y prolongadas, las estaciones húmedas presentan menores excesos de humedad. Bajo estas condiciones podemos predecir que serán favorecidas las estrategias de relativa tolerancia al stress hídrico de corta duración e intensidad, donde hay mayores oportunidades para mantener una asimilación y quizás un crecimiento continuo y de presentar una mayor plasticidad fenológica. Es decir, se favorecen estrategias como la de los árboles perennifolios, más bien micrófilos y escleromorfos. Este proceso selectivo lo denominamos **mediterrización**, por la convergencia con las formaciones forestales de climas mediterráneos. En los Andes la tendencia se manifiesta en la aparición de bosques con dominantes como *Quercus*, *Weinmannia*, *Podocarpus*, *Rapanea*, etc. Es decir, condiciones subóptimas durante todo el año pero sin stress intenso, como las que ocurren en climas mediterráneos (inviernos húmedos y fríos, veranos cálidos y secos) convergen con las condiciones de las montañas tropicales con regímenes tetraestacionales. Es interesante notar que incluso las formaciones secundarias bajo estos regímenes climáticos convergen con formaciones secundarias mediterráneas apareciendo en los Andes tropicales fisonomías arbustivas de tipo "landa, maquis o heathland", dominadas también como sus equivalentes boreales por Ericáceas, helechos, compuestas, etc., sobre suelos pobres o empobrecidos.

Finalmente, los regímenes isohídricos conducen a situaciones ecológicas sin stress hídrico estacional pero que resultan los más proclives a originar suelos extremadamente pobres creando condiciones de stress nutricional que pueden reflejarse en el carácter escleromorfo de muchas especies de árboles de las selvas húmedas montanas. En el otro extremo del espectro hídrico, los regímenes desérticos favorecen a las especies

oportunistas: efímeras, diferentes tipos de evasoras, etc., dado el carácter errático e impredecible de las escasas precipitaciones anuales.

REFERENCIAS

- Ataroff, M. & M. Monasterio 1986. Ecología y desarrollo de los Andes tropicales: Pisos de vegetación y asentamientos humanos. En *Anales IV Congreso Latinoamericano de Botánica*, Medellín, Colombia.
- Azocar, A. & M. Monasterio 1980. Caracterización ecológica del clima en el Páramo de Mucubaji. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, 207-223. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Barry, R.G. 1981. *Mountain Weather and Climate*. Methuen, London.
- Czajka, W. 1968. Los perfiles vegetales de las cordilleras entre Alaska y Tierra del Fuego. En C. Troll (Ed.): *Geo-ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas*, 117-121. Ferd. Dummlers, Bonn.
- FAO/UNESCO/OMM. 1975. *Estudio Agroclimatológico de la Zona Andina*. FAO, Roma.
- Geiger, R. 1965. *The Climate Near the Ground*. Harvard University Press, Cambridge.
- Guhl, E. 1982. Los Páramos Circundantes de la Sabana de Bogotá. Jardín Botánico "José Celestino Mutis". Bogotá.
- Monasterio, M. 1979. El Páramo Desértico en el altiandino de Venezuela. En M. L. Salgado Labouriau (Ed.), *El medio Ambiente Páramo*, 117-146. UNESCO, IVIC, Caracas.
- Monasterio, M. 1986. Recherches écologiques sur les *Espeletia* du Paramo Désertique des hautes Andes tropicales du Venezuela. These Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Monasterio, M. & S. Reyes 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, 47-91. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida.
- Sarmiento, G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En F. Vuilleumier & M. Monasterio (Eds.): *High Altitude Tropical Biogeography*, Oxford University Press, Oxford.
- Snow, J.W. 1976. The climate of northern South America. En W. Schwerdtfeger (Ed.): *Climates of Central and South America* 295-403, Elsevier, Amsterdam.
- Troll, C. 1968. The cordilleras of the tropical Americas. Aspects of climate, phytogeographical and agrarian ecology. En C. Troll (Ed.): *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas*, 15-57. Ferd. Dummler, Bonn.
- Van der Hammen, Th. 1984. Datos eco-climatológicos del transecto Buritaca y alrededores (Sierra Nevada de Santa Marta). En Th. van der Hammen & P. Ruiz (Eds.): *La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), Transecta Buritaca-La Cumbre*, 45-66, J. Cramer, Berlin.
- Walter, H. & M. Lieth 1960. *Klimadiagramm Weltatlas*, Fischer Verlag, Jena.
- Yoshino, M.M. 1975. *Climate in a Small Area*. University of Tokyo Press, Tokyo.