

Ecosistemas y plantas altoandinos de la Cordillera Real: únicos y frágiles

Fabien Anthelme^{1,2,3}, Stephan Beck^{2,3}, Patrick Ginot⁴, Mary Carolina Garcia Lino^{1,2} & Rosa Isela Meneses^{2,5}

- 1 Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR AMAP, Boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier Cedex 5, France
- 2 Herbario Nacional de Bolivia, Cota Cota, Campus Universitario, La Paz, Bolivia
- 3 Universidad Mayor de San Andrés, Instituto de Ecología, calle 27 - Cota Cota, Campus Universitario, La Paz - Bolivia
- 4 Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMS OSUG, 122 rue de la piscine, 38400 Saint Martin d'Hères, France
- 5 Museo Nacional de Historia Natural, Cota Cota, Calle 26, La Paz, Bolivia

1. Los ecosistemas altoandinos son ecosistemas tropicales alpinos

La ecorregión altoandina de los Andes bolivianos se refiere a un rango altitudinal aproximadamente de entre 4200-5000 m de altitud (Navarro 2011, Beck *et al.* 2015). Es parte de un tipo de ecosistemas llamados “alpinos” presente en todos los continentes del mundo. Los ecosistemas alpinos *sensu lato* se caracterizan por estar ubicados por encima del límite natural de los bosques. En los Alpes de Europa, por ejemplo, este límite inferior se encuentra cerca de los 2500 m y por lo menos los ecosistemas alpinos se encuentran hasta 3000 m. Los ecosistemas alpinos de Nueva Zelanda están ubicados entre 1000 y 2500 m. El límite inferior de los ecosistemas alpinos de Marruecos (montañas del Atlas) se ubica a más de 3500 m. A latitudes altas, como en el Sur de Patagonia o norte de Alaska, los ecosistemas alpinos se encuentran desde el nivel del mar y son parte de las regiones árticas. Sin embargo, en los trópicos, las regiones alpinas se encuentran a una mayor altitud.

Las regiones tropical alpinas constituyen 10% de los ecosistemas alpinos (Körner 2003). Estas regiones se encuentran en

África, Latino América y en varias islas del sureste de Asia, del Océano Pacífico (Hawai) y del Océano Índico (La Réunion; Fig. 1). Particularmente, los Andes tropicales albergan más de 90% de esos ecosistemas (Jacobsen 2008) y son los más altos entre los ecosistemas alpinos del mundo (Körner 2003, Nagy & Grabherr 2009, Anthelme *et al.* 2015).

El término “altoandino” se refiere a regiones tropicales alpinas en los Andes centrales, desde el centro de Perú hasta el norte de Argentina y Chile (e.g. Ostria 1987, Teillier 1998). El término también es utilizado en la parte norte de los Andes (e.g. Kuhry 1998, Ospina-Bautista *et al.* 2004 en Colombia, Brito *et al.* 2012 en Ecuador). Sin embargo, allá se refiere a los “bosques altoandinos”, que se encuentran entre los 2800 y 3200 m s.n.m., que son superados a mayor altitud por los páramos. Dado que los (súper) páramos constituyen la base de los ecosistemas alpinos en los Andes del norte (van der Hammen 1974, Luteyn 1999), esta denominación “altoandina” no corresponde al piso de vegetación alpino como se definió arriba.

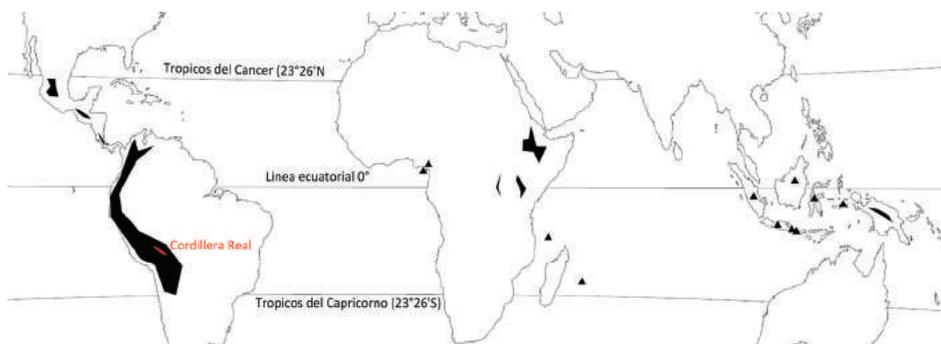


Figura 1. Ubicación de las principales regiones tropicales alpinas del mundo (negro). Fuentes: Leuschner 2000, Körner 2003, Anthelme & Dangles 2012, Irl *et al.* en prensa.

2. Particularidades ambientales de los ecosistemas altoandinos

La vegetación tropical alpina tiene una suma de particularidades, a nivel de sus formas de vida, de sus tamaños o de sus adaptaciones fisiológicas (Troll 1968, Hedberg & Hedberg 1979, Smith & Klingler 1985, Rauh 1988, Ramsay & Oxley 1997, Luteyn 1999, Anthelme & Dangles 2012, Cáceres *et al.* 2015, ver siguiente sección). En parte, las características de la vegetación se explican por las condiciones ambientales encontradas en las regiones tropicales alpinas, entre las que el clima es probablemente la más influyente. Körner (2003) resume bien esta situación, observando las amplitudes de temperaturas adentro y afuera de los trópicos: dentro de los trópicos, las amplitudes entre el día y la noche superan las amplitudes entre invierno y verano presentes en regiones extra-tropicales, un desfase también descrito por Troll (1968). Con un enfoque andino, esa situación es válida para las regiones tropicales alpinas húmedas (los páramos del norte de los Andes) como también para las regiones

tropicales alpinas secas (la Puna de Perú, Bolivia, Argentina y Chile; Fig. 2). Esas diferencias se justifican esencialmente por la baja estacionalidad dentro de los trópicos.

Otra particularidad de las regiones tropicales andinas es la inversión de los gradientes altitudinales de precipitación. Desde una altitud de 3000-3500 m (o más abajo en las islas tropicales alpinas), la cantidad anual de precipitación (lluvia y nieve) disminuye a mayor altitud. Este patrón es inverso a lo que se observa fuera de los trópicos. En casos extremos (regiones secas y muy altas) forman “desiertos tropicales alpinos”, como en Camerún, Hawái y, más cerca de nosotros, en Venezuela (Cordillera de Mérida), Ecuador (Volcán Chimborazo) y, por supuesto, en el Sajama y Sur Lipez (Leuschner 2000, Anthelme & Dangles 2012, Irl *et al.* en prensa).

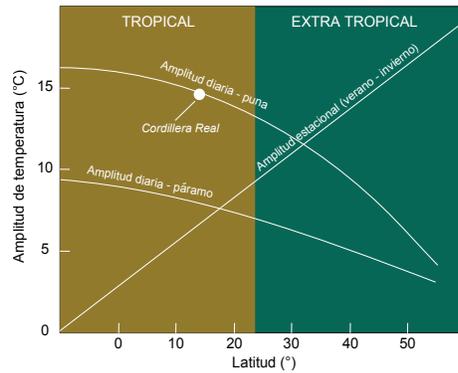


Figura 2. Variaciones de temperatura en regiones alpinas, dentro y fuera de los trópicos (modificado de Körner 2003).

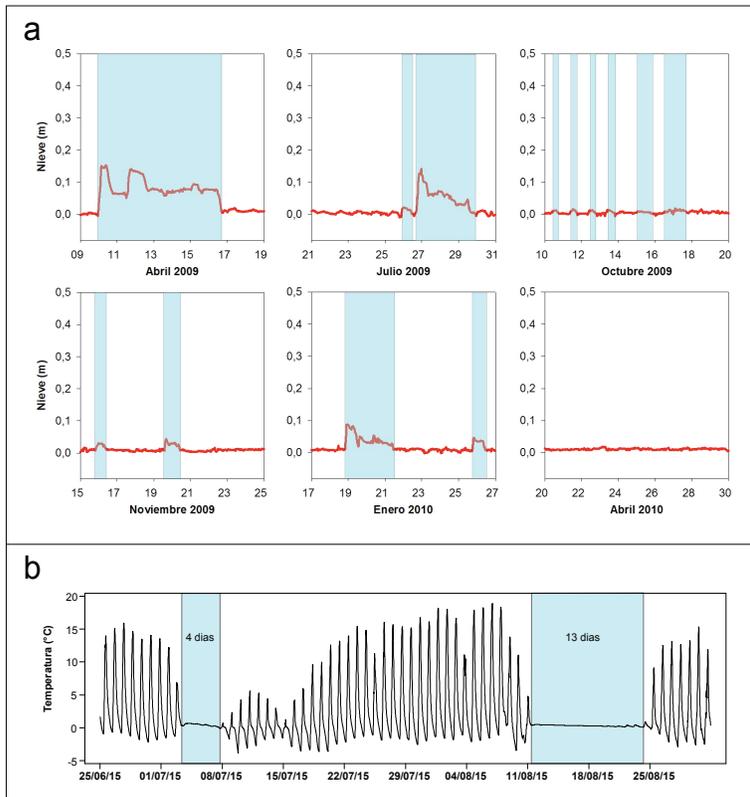


Figura 3. Duración de la capa de nieve en la región altoandina de la Cordillera Real (azul). (a) En primavera, verano y otoño (Estación Meteorológica "Glacioclim" del glaciar Zongo, 5200 m); (b) en invierno: la ausencia de variaciones diarias de temperaturas indica la presencia de nieve (glaciar Charquini; valores promedio de 4 medidores de temperatura a 5 cm debajo del suelo entre el 25 de junio y el 31 de agosto 2015; proyecto BIO-THAW).

Estos dos patrones climáticos influyen en la distribución temporal de la nieve. Mientras en latitudes relativamente elevadas, como en Europa o Norte América, la capa de nieve se estabiliza durante varios meses en invierno, permitiendo por ejemplo mantener temperaturas constantes debajo la nieve que posibilitan la protección de las plantas, dentro de los trópicos esa capa frecuentemente se queda solo unas horas, y como máximo unas semanas (Anthelme & Dangles 2012). Mediciones en la cordillera Real (Zongo y Charquini) mostraron estos últimos años que los episodios con capa de nieve en primavera, verano y otoño duran en general unas horas hasta pocos días, con un espesor de 16 cm como máximo (Fig. 3a). En invierno (julio y agosto 2015), se mostró que estos episodios alcanzan un máximo de 13 días (Fig. 3b). La distribución espacial y temporal de la nieve es uno de los factores más importantes para explicar la distribución de las plantas alpinas (Wipf & Rixen 2010). Se espera entonces que las plantas alpinas dentro y fuera de los trópicos muestren adaptaciones muy distintas.

3. Comunidades y plantas altoandinas

Debido a los factores ambientales citados arriba, las plantas altoandinas presentan algunas formas y estrategias diferentes de las encontradas fuera de los trópicos. Debido a esas particularidades se generan comunidades vegetales muy características a nivel paisajístico. Una diferencia importante en comparación con la vegetación alpina fuera de los trópicos es la presencia de arbustos y

árboles, dado que la primera definición de los ecosistemas alpinos delimita esta región por encima del límite superior de los bosques (Körner 2003). En Bolivia, miembros del género *Polylepis* (Rosaceae; nombre común en Bolivia: keñua) se encuentran hasta más de 5000 m en el Parque Nacional Sajama (*P. tarapacana*: Kessler 1995; Fig. 4a). Su presencia se explica por razones fisiológicas (crecimiento 265 días en el año con producción de un líquido anticongelante que le permite estar activo hasta -19°C; Hoch & Körner 2005), un crecimiento lento, un tamaño relativamente bajo (entre 2 y 7 m) y un espacio relativamente grande entre individuos adultos, lo que traduce probablemente en una alta competencia al nivel de sus raíces. Así, *Polylepis* forma bosques poco densos, de altura modesta (3-4 m promedio), siguiendo un patrón puntuado. En la Cordillera Real, la presencia de árboles está casi ausente del piso altoandino. Sin embargo, tiene una presencia residual en lugares de difícil de acceso como en las vertientes oeste del Illampu, al norte de la cordillera (E. Jordan, *com. pers*) y en las vertientes oeste del Nevado Illimani (Domic *et al.* 2015) que actúan como refugios para los componentes de la biodiversidad amenazados por actividades humanas (Sylvester *et al.* 2014). Aunque el límite superior actual de *Polylepis pacensis* en el Illimani es de 4150 m, lo que lo excluye de nuestra lista de especies altoandinas, esto sugiere que la keñua podría ser potencialmente un componente de la vegetación altoandina de la Cordillera Real y que sus poblaciones fueron destruidas por el ser humano (Kessler 1995, Anthelme *et al.* 2015).

Otro aspecto relevante es la gran variedad de formas de vida. Para la vegetación tropical alpina del norte de los Andes (páramos) se ha descrito 10 formas y esta clasificación parece ser válida para describir la vegetación altoandina boliviana (Ramsay & Oxley 1997). Dentro de estas formas, por lo menos cuatro son características de los ambientes tropicales alpinos (incluyendo arbustos y árboles descritos arriba). Las rosetas gigantes con tallos pueden alcanzar varios metros de altura. Un género muy característico en los Andes es *Espeletia* (Asteraceae), que se encuentra en Venezuela, Colombia y Ecuador (Fig. 4b). Frecuentemente las hojas están cubiertas de pelos que quedan pegados al tallo una vez muertos, lo que permite proteger el individuo del frío y de las radiaciones ultravioleta (Rundel *et al.* 1994, Cross 2001). Sin embargo, esta forma de vida es pocas veces encontrada en la cordillera Real. Mientras que la forma de vida hermana “rosetas gigantes sin tallos” es más frecuente. La mayoría del género *Puya* tiene esta forma, y unos pocos tienen una eje inflorescencia compacta, cilíndrica hasta claviforme, y se encuentran más frecuentemente en el Páramo Yungueño y la Puna, como *P. brittoniana*, *P. fosteriana* y *P. pizarroana*. Su representante más grande, *Puya raimondii*, se encuentra únicamente en Perú y Bolivia y alcanza hasta más de 10 metros una vez en floración (Fig. 4c). Está ausente actualmente del piso altoandino de la Cordillera Real, pero su presencia residual en otras zonas altoandinas vecinas como en la provincia Inquisivi del mismo departamento La Paz (Ibisch *et al.* 1999) sugiere que podría estar potencialmente presente. Unos ejemplos

de tamaños reducidos son *Lupinus altiplani* y *L. weberbaueri* (Fabaceae). Otra forma de vida característica de los ambientes tropicales alpinos, más que todo en los Andes, son las plantas en forma de cojín, más o menos compactas y que pertenecen a varias familias (no es un grupo taxonómico); este tipo de planta se encuentra en varios ecosistemas terrestres en el mundo. Sin embargo, en los Andes presenta una mayor diversidad y mayores tamaños (Aubert *et al.* 2014). En el piso altoandino de la Cordillera Real se pueden encontrar cojines en lugares secos (ej. *Azorella diapensoides*, *Pycnophyllum molle*, fig. 4f), como también en lugares húmedos (*Distichia muscoides*, *Oxychloe andina*, *Plantago tubulosa* Fig. 4e).

En el segundo caso, se pueden desarrollar comunidades vegetales semiacuáticas y dominadas por cojines en los fondos de valles altoandinos, formando los bofedales, un tipo de turbera con dominancia de plantas vasculares y no de briofitos como en zonas templadas, que solo se encuentran en los Andes (Fig. 4d). Algunos bofedales están parcialmente protegidos de los herbívoros por sus “espinas” (*Aciachne pulvinata*, *O. andina*); otras especies son muy apetecibles (ej. *Distichia* spp.). Aparte de esas cuatro formas de vida, se puede añadir la paja (principalmente Poaceae perennes de gran tamaño); es mucho más abundante en los ambientes alpinos dentro de los trópicos, formando pajonales que caracterizan la Puna como el páramo. En el piso altoandino de la Cordillera Real las especies más abundantes de paja incluyen *Festuca dolichophylla*, *Festuca rigescens* y *Deyeuxia nitidula* (Fig. 4g).



Figura 4. Particularidades de las comunidades y plantas altoandinas, por sus formas y estrategias. (a) el árbol más alto del mundo: la keñua (*Polylepis tarapacana*) llega hasta 5100 m, Parque Nacional Sajama, Bolivia; (b) roseta gigante con tallo (*Espeletia occidentalis*), una forma de vida característica de los Andes tropicales alpinos, Colombia; (c) roseta gigante sin tallo (*Puya raimondii*), otra forma de vida característica de regiones altoandinas, de hasta 12 metros de altura, altiplano boliviano (Comanche, 4100 m); (d) bofedal (formación semiacuática) constituido por plantas en forma de cojín y con gran capacidad de almacenamiento en agua, Cordillera Real, 4800 m; (e) otra planta en forma de cojín, *Plantago tubulosa*, en lugares húmedos de la Cordillera Real; (f) *Pycnophyllum molle*, planta en forma de cojín muy frecuente en la Cordillera Real, tiene la particularidad de ser una planta nodriza para varias otras especies; (g) Paja (*Deyeuxia nitidula*) una de las plantas pioneras principales después del retroceso glacial, debajo del glaciar Zongo, Huayna Potosi, 4900 m. Créditos fotográficos: F. Anthelme.

3.4. La vegetación altoandina ayer, hoy y mañana

Los patrones actuales de distribución de las plantas altoandinas de la Cordillera Real no solo son la consecuencia de las condiciones ambientales actuales, son también la herencia de su distribución histórica. Esta depende de las condiciones ambientales pasadas y de su origen geográfico.

Desde la formación de los Andes, las plantas altoandinas se han situado y diversificado desde cuatro orígenes geográficos (ver recuadro 1). Las plantas se adaptaron a diferentes ciclos climáticos hasta nuestra época actual. El hecho

de que la vegetación tropical andina se puede encontrar desde el nivel del mar hasta 5000 m contribuyó a facilitar la migración de especies para escapar de ambientes fríos o calientes; debido al gradiente altitudinal de temperatura, las plantas solo migran unos kilómetros “verticalmente”, permitiendo conservar una alta diversidad vegetal, mientras que en otras zonas como en Europa, durante eras frías desaparecieron muchas especies dado que necesitan atravesar largas distancias, además de barreras geográficas como el mar Mediterráneo (Molau 2004).

Recuadro 1. Biogeografía de la región Altoandina

La biogeografía es la ciencia que trata a documentar y entender los patrones espaciales de la distribución de la biodiversidad en el pasado y en la actualidad (Brown & Lomolino 1998). Las preguntas frecuentes son: ¿Por qué está distribuida una especie, género, familia u orden en cierto rango actual? ¿Qué hace posible para que pueda vivir en este lugar?, ¿Por qué no coloniza otras áreas?, ¿Cómo han influenciado eventos históricos, los movimientos de los continentes, la glaciación pleistocena y el cambio climático reciente en su distribución?

La región altoandina comparte una biota que diferencian la flora en cuatro orígenes biogeográficos (Cleef 1979, Baumann 1988), representados por los siguientes géneros.

- Holártico – *Arenaria*, *Cerastium*, *Draba*, *Valeriana*
- Neotrópico – *Nototriche*, *Perezia* y varios géneros de Valerianaceae como *Belonanthus*, *Stangea*
- Austral-antártico – *Azorella*, *Oreomyrrhis*, *Pernettya*
- Paleocosmopolítico – *Ephedra*

Los elementos florísticos holárticos tienen su centro de diversidad en el hemisferio norte, i.e., Norte América, Eurasia; los neotrópicos en América del Sur y Centro América, los austral-antárticos principalmente en los Andes de sur y Patagonia, con extensión en el subantártico y circumpacífico (*Azorella selago*). Un rol específico toma el género *Ephedra* que fue clasificado como paleocosmopolítico, debido a su distribución en el pleistoceno eurásico, pero que hoy se distribuye en el norte de América y a lo largo de los Andes desde Ecuador hasta Patagonia (Kubitzki 1990; ver ejemplos en Fig. 5).

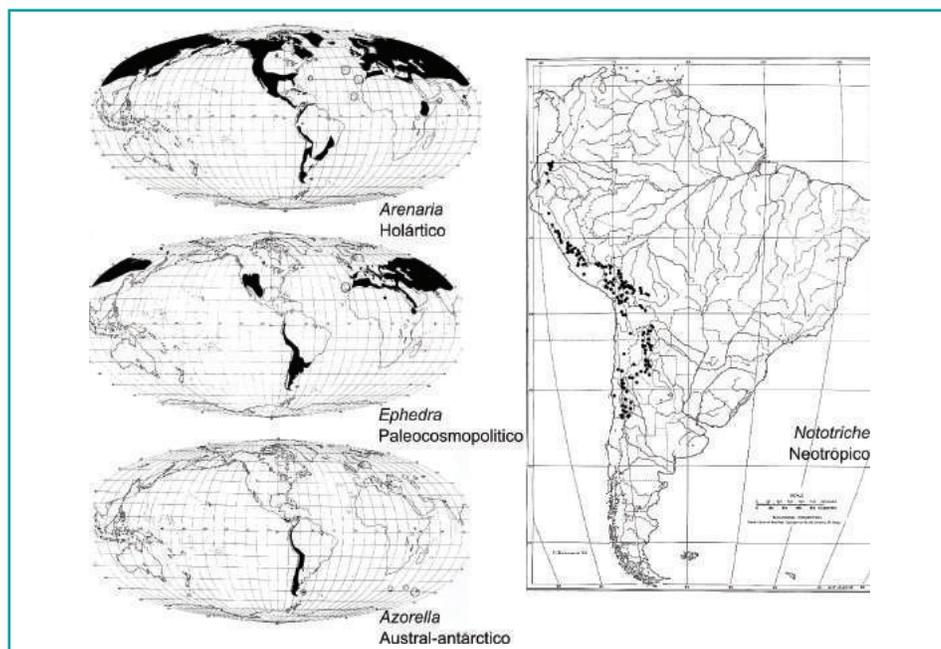


Figura 5. Ejemplos de distribución biogeográfica por género, según Baumann (1988). *Arenaria* (Caryophyllaceae): holártico; *Ephedra* (Ephedraceae): paleocsmopolítico; *Azorella* (Apiaceae): austral-antártico; *Nototriche* (Malvaceae): neotrópico.

Actualmente, otros factores abióticos influyen rápidamente en la vegetación: la intensificación de las actividades humanas (ver capítulo 5) y el cambio climático. En la Cordillera Real y en los Andes centrales, los efectos del cambio climático se traducen por un aumento de temperaturas y una aceleración del derretimiento glacial (IPCC, 2013). Si bien una minoría de especies es capaz de mantenerse en su actual hábitat (e.g., aprovechando refugios localmente, Scherrer & Körner 2011, Anthelme *et al.* 2014) la mayoría migrará a mayor altitud para evitar los efectos directos del calentamiento, y también efectos indirectos a través de una competencia con otras plantas que también suben desde regiones bajas. Los ecosistemas altoandinos, al estar ubicados a una

elevada altitud, son más susceptibles al calentamiento (Bradley *et al.* 2006, MRI 2015). Lo cual sugiere que los ecosistemas altoandinos de la Cordillera Real estén dentro de los más impactados entre ecosistemas alpinos, frente al cambio climático (Fig. 6). En las zonas de alta montaña, el proceso de colonización es muy lento porque no existen suelos bien desarrollados y el crecimiento de la plantas es lento. Especies con menos capacidad de migración podrían ser más vulnerables y amenazadas de extinción durante las próximas décadas (más información disponible con la iniciativa GLORIA (www.gloria.ac.at) y estudios con enfoques en los Andes tropicales (Halloy *et al.* 2010, Herzog *et al.* 2011, Cuesta *et al.* 2012).

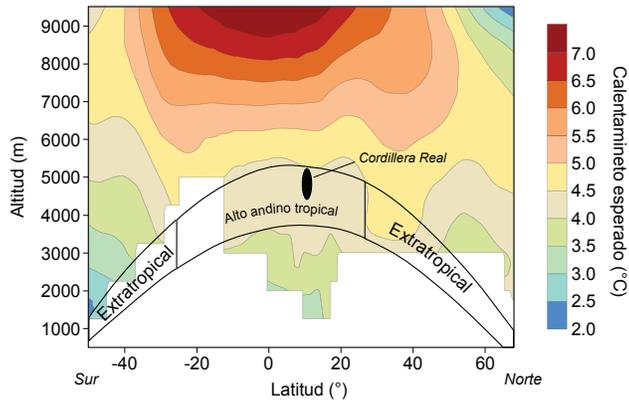


Figura 6. Escenarios de calentamiento a lo largo de un gradiente de latitud y altitud con enfoque en los ecosistemas alpinos del mundo (para 2099). Modificado de Körner 2003 y Bradley *et al.* 2006; datos sostenidos por MRI 2015.

Aquellas especies que puedan migrar son aquellas que tienen una alta capacidad para colonizar áreas recientemente desheladas. Por ejemplo, plantas con semillas dispersadas por el viento son las que principalmente están en zonas con deshielo en comparación con aquellas dispersadas por los animales o por el agua

(Zimmer 2013, Anthelme *et al.* 2015). Actualmente estas áreas desde hace 50 años son numerosas por el retroceso glaciar acelerado (ver recuadro 2 y Jordan 1991) y son las más productivas por la presencia de agua en los valles formados por el pasaje del glaciar.

Recuadro 2. El deshielo de los glaciares: tierras de migración para la vegetación?

Desde una fase de ampliación durante la "Pequeña Edad de Hielo" (mediados del siglo XVII), en Bolivia retroceden los glaciares andinos. El retroceso de los glaciares y el espacio dejado por el derretimiento del hielo han sido cuantificados gracias a la utilización de imágenes aéreas sobre las morrenas (conglomerados de residuos rocosos formados en las fases de retroceso de los glaciares; Fig. 7). Estas reconstrucciones han puesto en manifiesto desde los últimos cuatro decenios una aceleración sin precedente de la disminución de la superficie cubierta de hielo (Rabatel *et al.* 2013). Este retroceso glaciar es atribuido a un aumento neto de las temperaturas desde los años 1940 del orden de $+0.1^{\circ}\text{C}$ por decenio, así como a una mayor frecuencia de aparición de los eventos El Niño desde aproximadamente 1970.

En la Cordillera Real, todos los glaciares presentan este retroceso, proceso que es amplificado en los glaciares de elevación menor a 5400 m. Particularmente en los glaciares de Zongo y Charquini Sur de la Cordillera Real se realizaron varios trabajos que sirven de referencia para el estudio de los procesos de retroceso de los glaciares y son representativos del comportamiento de los glaciares frente al cambio climático. Por ejemplo, el frente de estos glaciares ha disminuido enormemente y han perdido el 29% (96 ha) y el 60% (73 ha) de su superficie desde la Pequeña Edad de Hielo. Entre 1991 y 2012, el frente del glaciar de Zongo ha retrocedido 300 m, dejando libre de hielo aproximadamente 15 ha de terreno a 4900 m de altitud (Fig. 7).

Para el glaciar de Zongo que culmina a 6088 m (Nevado Huayna Potosí, mapa al final del libro), Réveillet *et al.* (2015) simula en escenarios más o menos optimistas RCP2.6 à RCP8.5 (IPCC, 2013) una pérdida que oscila entre 24 y 29% del volumen actual del glaciar para el año 2030, hasta una desaparición completa en 2100 para RCP8.5. En este contexto por el calentamiento climático, las superficies liberadas por el hielo van a seguir extendiéndose en tramos de elevación superiores a 4900 m e incluso van afectar a los glaciares más grandes de la Cordillera Real.

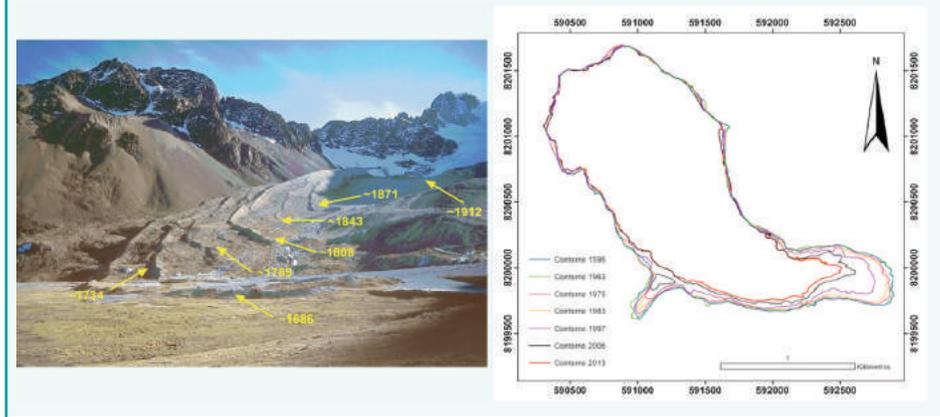


Figura 7. Cronosecuencia y retroceso glacial acelerado en la Cordillera Real y. Izquierda: datación de los principales morrenas del glaciar Charquini Sur (Rabatel *et al.* 2005); derecha: evolución de la superficie del glaciar de Zongo desde 1956 (Great Ice 2014).

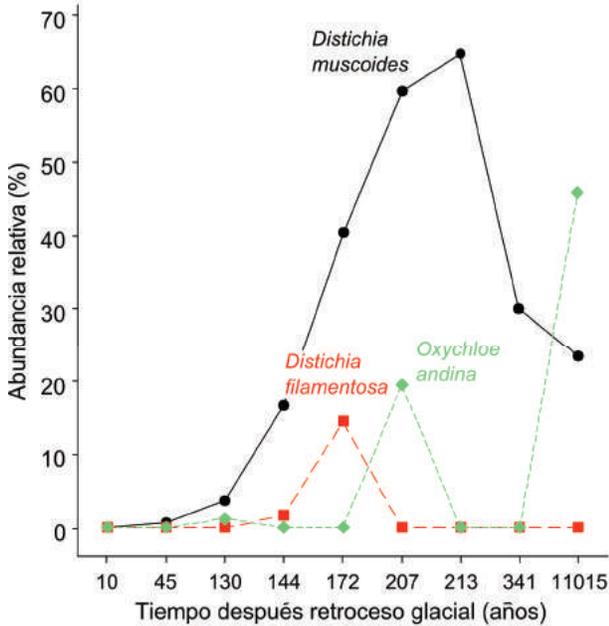
Debajo del glaciar Charquini, se han estudiado los procesos de formación de los bofedales que presentan edades desde 10 a 341 años (recuadro 2) a lo largo de una cronosecuencia post-glacial. Los constituyentes principales de los bofedales de pequeñas planicies – las plantas en forma de cojín – empezaron a colonizar tierras desheladas después de 45 años después del retroceso (1 individuo de *Distichia muscoides*; Fig. 8). Las otras especies dominantes, *Oxychloe andina* y *D. filamentosa*, requirieron más tiempo, respectivamente 130 y 144 años. Las dos primeras especies presentan abundancias más altas en los bofedales más antiguos, mientras *D. filamentosa*, la cual requiere bofedales prístinos sin ganadería y con mucha agua para desarrollarse (Loza Herrera *et al.* 2015), desapareció de

nuestra cronosecuencia entre 172 y 207 años. Estos resultados sugieren que esta especie es muy vulnerable por tener una ventana temporal con alrededor de apenas 50 años para establecerse, desarrollarse y reproducirse. Pues, toda una comunidad se vuelve vulnerable frente a cambios climáticos y el futuro de la vegetación altoandina de la Cordillera Real no está asegurado.

Las plantas al borde de los “aguas de leche” de los glaciares y de pequeñas manantiales necesitan la presencia de suelo de textura fina y algo de material orgánico para poder establecerse. Dentro de ese grupo, unas plantas pioneras ayudan establecer un sustrato favorable para otras especies: son plantas nodrizas (Walker & del Moral 2003). En la Cordillera

Real, unas de las plantas nodrizas más importantes son *Deyeuxia nitidula*, *Xenophyllum dactylophyllum* y *Senecio*

rufescens (Zimmer 2013, Anthelme *et al.* 2015).



Oxychloe andina



Distichia filamentosa



Distichia muscoides

Figura 8. Migración altitudinal de los bofedales. Abundancia relativa de tres plantas en cojín estructuradoras a lo largo de una cronosecuencia post-glacial (Charquini, Cordillera Real). Créditos fotográficos: A. Sanguet & O. Dangles.

La vegetación altoandina da servicios y bienes a las sociedades humanas (agua, forraje, biodiversidad, áreas recreativas, almacenamiento de carbono, estabilización de los suelos; Anthelme *et al.* 2015; Fig. 9 & capítulo 5 de ese libro). Un mejor conocimiento de las especies a través de su descripción (segunda

parte de ese libro) y de sus interacciones con los otros componentes de la región altoandina (otras plantas, animales, medio ambiente abiótico, biogeografía, actividades humanas; primera parte del libro) es necesario y urgente para evaluar su vulnerabilidad.



Figura 9. Las tres fuentes de agua superficial, en época seca en la Cordillera Real. (a) *Glaciares arriba y bofedales abajo* (valle Palcoco); (b) *lagunas* (valle Hichu Khota). Créditos fotográficos: F. Anthelme.

Referencias

- Anthelme F. & O. Dangles. 2012. Plant-plant interactions in tropical alpine environments. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics 14: 363-372.
- Anthelme F., L. A. Cavieres & O. Dangles. 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science* 5: doi:10.3389/fpls.2014.00387.
- Anthelme F., L. Perrier-Bruslé, S. Loza Herrera, J. Gardon, A. Zimmer & R. I. Meneses. 2015. Ecosistemas altoandinos del valle de La Paz: aportes a la sociedad y vulnerabilidad frente a los cambios globales. En: Moya, M. I., R. I. Meneses & J. Sarmiento (Eds.). 2015. *Historia Natural de un Valle en Los Andes: La Paz. Segunda Edición.* Museo Nacional de Historia Nacional, La Paz, Bolivia. 801 p.
- Aubert, S., F. Boucher, S. Lavergne, J. Renaud & P. Choler. 2014. 1914–2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. *Alpine botany*, 124(1): 59-70.
- Baumann, F. 1988. Geographische Verbreitung und Ökologie südamerikanischer Hochgebirgspflanzen. Beitrag zur Rekonstruktion der quartären Vegetationsgeschichte der Anden. *Physische Geographie* 28: 1-206.
- Beck, S., E. García, N. Thompson, R. I. Meneses, F. Zenteno, R. López & A. Fuentes. 2015. Paisajes eco-regiones y vegetación, pp. 113-158. En: Moya, M. I., R. I. Meneses & J. Sarmiento (Eds.). *Historia Natural de un Valle en Los Andes: La Paz. Segunda Edición.* Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia. 801 p.
- Bradley, R. S., M. Vuille, H. F. Diaz & W. Vergara. 2006. Threats to water supplies in the Tropical Andes *Science* 312:1755-1756.
- Brito, J., W. R. Teska & R. Ojala-Barbour. 2012. Descripción del nido de dos especies de *Thomasomys* (Cricetidae) de un bosque altoandino en Ecuador. *Therya* 3(2): 263-268.
- Brown, J.H. & M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography.* Sinauer, Sunderland, USA, 692 p.
- Cáceres, Y., L. D. Llambí & F. Rada. 2015. Shrubs as foundation species in a high tropical alpine ecosystem: a multi-scale analysis of plant spatial interactions. *Plant Ecology & Diversity* 8(2): 147-161.
- Cleef, A. 1979. The phytogeographical position of the neotropical vascular Páramo flora with special reference to the Colombian Cordillera Oriental. En: Larsen & Holm-Nielsen (eds.) 175-184. *Tropical Botany.* Academic Press, London.
- Cross, S. K. 2001. Adaptation of the giant rosette plant, *Espeletia pycnophylla* subsp. *angelensis*, to ultraviolet radiation over an elevation gradient on Volcán Chiles, pp. 81-90. En: Ramsay, P. M. (Ed.) *The Ecology of volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border,* Pebble & Shell.
- Cuesta F., P. Muriel, S. Beck, R. I. Meneses, S. Halloy, S. Salgado, E. Ortiz y M.T. Becerra. (Eds.) 2012. *Biodiversidad y Cambio Climático en los Andes Tropicales.* CAN-CONDESAN. Red Gloria - Andes, Lima – Quito.
- Domic, A., M. I. Gómez, R. Hurtado, A. Palabral_

- Aguilera, M. Liberman & A. Rico 2015. Los bosques de queñua (*Polylepis pacensis*) del valle de La Paz. Pp. 206-210- En: Moya, M. I., R. I. Meneses & J. Sarmiento (Eds.). 2015. Historia Natural de un Valle en Los Andes: La Paz. Segunda Edición. Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia. 801 p.
- Great Ice. 2014. Informe anual, Mediciones Glaciológicas, Hidrológicas & Meteorológicas, Año hidrológico 2013-2014.
- Halloy, S., K. Yager, C. García, S. Beck, J. Carilla, A. Tupayachi, J. Jácome, R. I. Meneses, J. Farfán, A. Seimon, T. Seimon, P. Rodríguez, S. Cuello & A. Grau. 2010. South America: Climate Monitoring and Adaptation Integrated Across Regions and Disciplines. Pp. 86-91. En: J. Settele *et al.* (Eds) Atlas of Biodiversity Risks-from Europe to the globe, from stories to maps. Pensoft, Sofia & Moscow.
- Hedberg, I. & O. Hedberg. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos* 33: 297-307.
- Herzog, S.K., R. Martínez, P. M. Jørgensen & H. Tiessen. (eds.). 2011. Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), Sao José dos Campos. 348 p.
- Hoch G. & C. Körner 2005. Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology* 19: 941-951.
- Ibisch, P. L., B. Dingler, G. Obando, A. Soria & S. G. Beck. 1999. *Puya raimondii* Harms in Bolivien. Ein Fall für den Artenschutz ? DIE BROMELIE - Sonderheft 4: 1-30.
- Irl, S. D., F. Anthelme, D. E. Harter, A. Jentsch, E. Lotter, M. J. Steinbauer & C. Beierkuhnlein. (en prensa). Patterns of island treeline elevation—a global perspective. *Ecography*.
- IPCC. 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 1535 p.
- Jacobsen, D. 2008. Tropical high-altitude streams. En: Dudgeon, D. (ed.) Tropical stream ecology. pp. 219-256. Elsevier Science, London, UK.
- Jordan, E. 1990. Die Gletscher der bolivianischen Anden. Eine photogrammetrisch-kartographische Bestandsaufnahme der Gletscher Boliviens als Grundlage für klimatische Deutungen und Potential für die wirtschaftliche Nutzung. *Erdwissenschaftliche Forschung* 23: 1-365. Anhang 366-401: 34 tablas, 152 fotografias & 17 mapas. Franz Steiner Verlag Stuttgart.
- Kessler, M. 1995. Present and potential distribution of *Polylepis* (Rosaceae) forests in Bolivia. Pp. 281-294. En: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero & J. L. Luteyn (Eds.) Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. New York Botanical Garden. Bronx, New York.
- Kubitzki, K. 1990. Ephedraceae. The families and genera of vascular plants 1: 379-382.
- Kuhry, P. 1988. A paleobotanical and palynological study of Holocene peat from the El Bosque mire, located in a volcanic area of the Cordillera Central of Colombia. Review of palaeobotany and palynology 55(1): 19-72.
- Körner, C., 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2da Edic. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 344 p.
- Leuschner, C. 2000. Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants? *Ecology* 81(5): 1425-1436.
- Loza Herrera, S., R. I. Meneses & F. Anthelme. 2015. Comunidades vegetales de los bofedales de la Cordillera Real (Bolivia) bajo el calentamiento global. *Ecología en Bolivia* 50(1): 39-56.
- Luteyn, J. L. 1999. Páramos. A checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. The New York Botanical Garden Press, New York.
- Molau, U. 2004. Mountain biodiversity patterns at low and high latitudes. *Ambio* (special report) 13: 24-28.
- Moya, M. I., R. I. Meneses & J. Sarmiento (eds.) 2015. Historia Natural de un Valle en Los Andes: La Paz. Segunda Edición. Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia.
- MRI. 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change* 5: 424-430.
- Nagy, L. & G. Grabherr G. 2009. The Biology of Alpine Habitats. Oxford, Oxford University Press.
- Navarro, G. 2011. Clasificación de la vegetación de

- Bolivia. Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Ospina-Bautista, F., J. V. Estévez-Varón, J. Betancur & E. Realpe-Rebolledo. 2004. Estructura y Composición de la comunidad de macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri* Baker (Bromeliaceae) en un bosque Alto Andino Colombiano. *Acta Zoológica Mexicana* 20(1): 153-166.
- Ostria, C. 1987. Phytoécologie et Paleoécologie de la vallée altoandine de Hichu Khota (Cordillère orientale, Bolivie). Tesis de doctorado, Universidad de París, París. 180 p.
- Rabatel, A. 2005. Chronologie et interprétation paléoclimatique des fluctuations des glaciers dans les Andes de Bolivie (16 S) depuis le maximum du Petit Age Glaciaire (17ème siècle). Tesis de doctorado, Université Joseph-Fourier-Grenoble I.
- Rabatel, A., B. Francou, A. Soruco, J. Gomez, B. Caceres *et al.* 2013. Current state of glaciers in the tropical andes: A multi-century perspective on glacier evolution and climate change, *The Cryosphere* 7: 81-102.
- Ramsay, P. M. & E. R. B. Oxley. 1997. The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian páramos. *Plant Ecology* 131(2): 173-192.
- Rauh, W. 1988. *Tropische Hochgebirgspflanzen. Wuchs- und Lebensformen.* Springer-Verlag, Berlin, 206 p.
- Réveillet, M., A. Rabatel, F. Gillet-Chaulet & A. Soruco. 2015. Simulations of changes to glacier zongo, Bolivia (16 s), over the 21st century using a 3-d full-stokes model and cmip5 climate projections, *Annals of Glaciology* 56 89.
- Rundel, P. W., A. P. Smith & F. C. Meinzer. 1994. *Tropical alpine environments: plant form and function.* Cambridge University Press.
- Scherrer, D & C. Körner. 2011. Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of Biogeography* 38: 406-416.
- Smith, J. M. B. & L. F. Klingner. 1985. Aboveground: Belowground phytomass ratios in Venezuelan páramo vegetation and their significance. *Arctic and Alpine Research* 17(2): 189-198.
- Soruco, A., C. Vincent, B. Francou & J. F. Gonzalez. 2009. Glacier decline between 1963 and 2006 in the Cordillera Real, Bolivia. *Geophysical Research Letters* 36(3): L03502, doi:10.1029/2008GL036238.
- Soruco, A., C. Vincent, A. Rabatel, B. Francou, E. Thibert, E., J. E. Sicart & T. Condom. 2015. Contribution of glacier runoff to water resources of La Paz city, Bolivia (16 S). *Annals of Glaciology* 56 (70): 147-154.
- Sylvester, S. P., M. D. P. V. Sylvester & M. Kessler. 2014. Inaccessible ledges as refuges for the natural vegetation of the high Andes. *Journal of Vegetation Science* 25:1225-1234.
- Teillier, S. 1998. Flora y vegetación altoandina del área de Collahuasi, salar de Coposa, Andes del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71(3): 313-329.
- Troll, C. 1968. The Cordilleras of the Tropical Americas. Aspects of Climatic, Phytogeographical and Agrarian Ecology. pp. 15-56. En: Troll, C. (ed.) *Geo-Ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas. Colloquium Geographicum, Band 9.*
- van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1(1): 3-26.
- Walker, L. R. y R. Del Moral 2003. *Primary succession and ecosystem rehabilitation.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Wipf, S. & C. Rixen. 2010. A review of snow manipulation experiments in Arctic and alpine tundra ecosystems. *Polar Research* 29: 95-109.
- Zimmer, A. 2013. Trajectoires de succession primaire après retrait glaciaire dans les Andes tropicales sous l'effet du changement climatique. *Projet d'Ingénieur Agronome, ENSAT Toulouse, France.*

La Cordillera Real y sus plantas

EDITORES

Rosa Isela Meneses
Stephan G. Beck
Fabien Anthelme

La Paz, Bolivia



Direcciones de los editores

Rosa Isela Meneses

Herbario Nacional de Bolivia (LPB)
Museo Nacional de Historia Natural (MNHN)
Casilla 10077-Correo Central, La Paz, Bolivia
www.lpb-herbarionacional.org.bo

Stephan G. Beck

Herbario Nacional de Bolivia (LPB)
Instituto de Ecología
Universidad Mayor de San Andrés (UMSA)
Casilla 10077-Correo Central, La Paz, Bolivia
www.lpb-herbarionacional.org.bo

Fabien Anthelme

Instituto Francés de Investigación para el Desarrollo (IRD)
UMR AMAP
Boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier Cedex 5, France
<http://www.biothaw.ird.fr/>

Publicación financiada por el Instituto Francés de Investigación para el Desarrollo (IRD), le Fond Français pour l'Environnement Mondial (FFEM) y la Fondation de Recherche pour la Biodiversité (FRB).

©IRD & Herbario Nacional de Bolivia

ISBN: 978-99974-54-19-5

Depósito Legal: N° 4-1-3376-15

Diagramación: Marta Tantani

Impresión: Team Graphics S.R.L. Diciembre 2015

Dibujos: Carlos Maldonado y Arely Palabral

Cantidad: 500 ejemplares

Cita del libro:

Meneses R.I., S. Beck & F. Anthelme. Eds. 2015. La Cordillera Real y sus plantas. IRD & Herbario Nacional de Bolivia. La Paz, Bolivia. 364 p.

Foto tapa:

El fondo del valle de Palcoco: glaciar y *Deyeuxia ovata* J.Presl var. *nivalis* (Wedd.) X.Villavicencio - Foto Fabien Anthelme

Fotos de plantas adjuntas a la tapa:

Izquierda: *Gentianella briquetiana* T.N. Ho & S.W. Liu - de Olivier Dangles

Centro: *Distichia muscoides* Nees & Meyen - de Olivier Dangles

Derecha: *Oreithales integrifolia* (DC.) Schlttdl. - de Ewald Beck

Foto contratapa:

Llamas en un bofedal de la Cordillera Real de Olivier Dangles

Reservados todos los derechos. Este libro no puede reproducirse total o parcialmente por ningún método gráfico, electrónico o mecánico, incluyendo sistemas de fotocopias, registro magnetofónico o de alimentación de datos, sin expreso consentimiento de los editores.