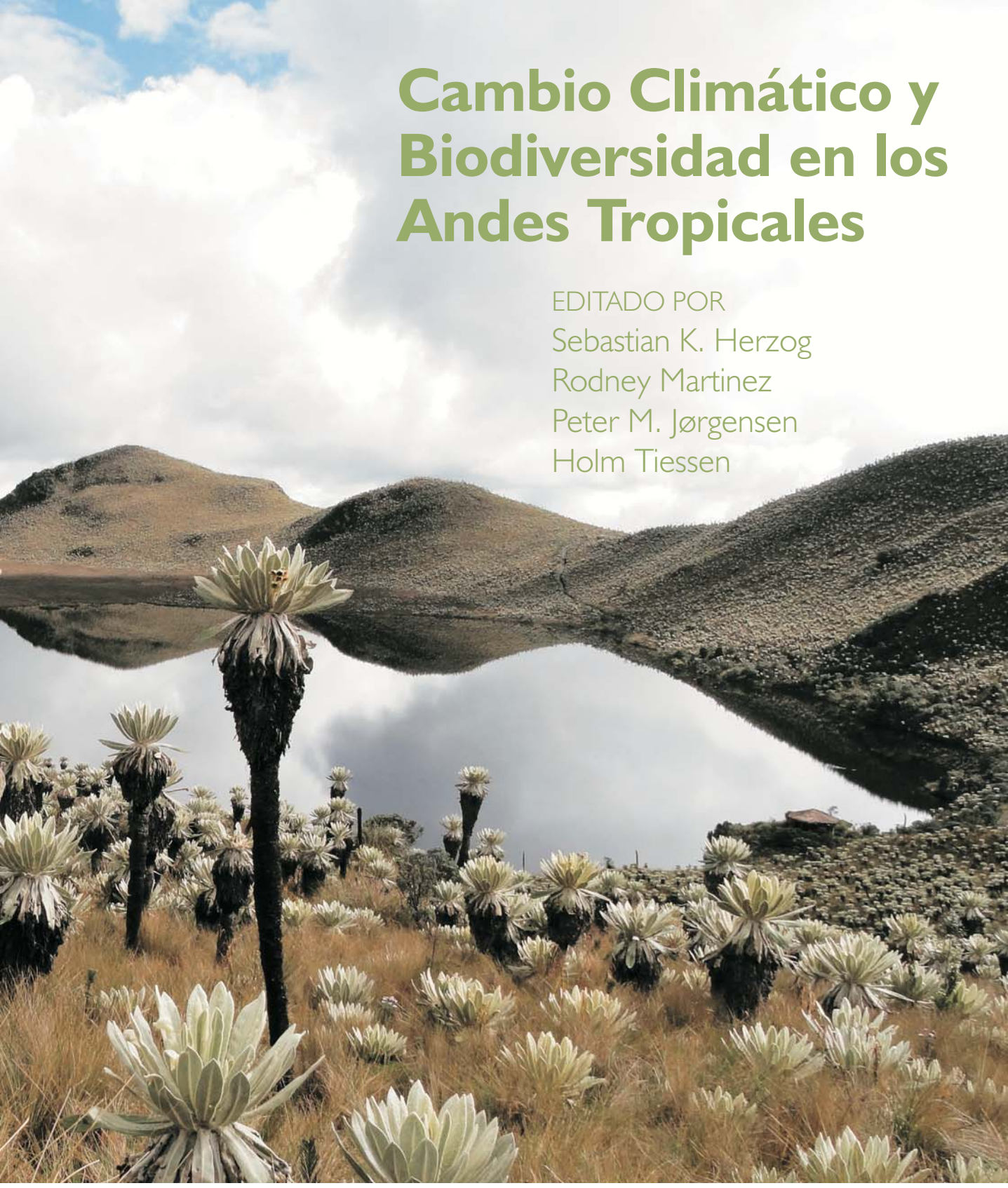
Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales

EDITADO POR
Sebastian K. Herzog
Rodney Martinez
Peter M. Jørgensen
Holm Tiessen



MacArthur Foundation

INTER-AMERICAN INSTITUTE FOR GLOBAL CHANGE RESEARCH
IAI

SCOPE

Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales
Editado por: Sebastian K. Herzog, Rodney Martínez, Peter M. Jørgensen, Holm Tiessen. 2012. Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI), São José dos Campos, y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente (SCOPE), Paris. 426 pp.
ISBN: 978-85-99875-06-3

Obra original:
Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes
Edited by: Sebastian K. Herzog, Rodney Martínez, Peter M. Jørgensen, Holm Tiessen. 2011. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), 348 pp.
ISBN: 978-85-99875-05-6

Traducción: María Cerro Constantino

Revisión de traducción: Sebastian K. Herzog, Rocío A. Díaz-Chávez

Diagramación: Sandra P. Heredia A. - La Rosa Editorial

Foto de portada: Daniel Ruiz Carrascal

ESTA OBRA CUENTA CON LICENCIA PÚBLICA DE CREATIVE COMMONS. ESTA OBRA ESTÁ PROTEGIDA POR DERECHOS DE AUTOR Y/U OTRAS LEYES APLICABLES. CUALQUIER USO DE ESTA OBRA QUE NO SEA EL AUTORIZADO POR ESTA LICENCIA O POR LA LEY DE DERECHOS DE AUTOR ESTÁ PROHIBIDA.

Acerca de SCOPE

El Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente (Scientific Committee on Problems of the Environment, SCOPE) fue fundado en 1969 para identificar y emprender análisis acerca de las problemáticas ambientales emergentes ocasionadas por los seres humanos o que repercuten sobre estos y el medio ambiente. Durante las últimas cuatro décadas, el SCOPE ha aportado análisis científicos fidedignos, independientes e influyentes sobre temáticas como la evaluación del riesgo ambiental, la ecotoxicología, los principales ciclos biogeoquímicos, el cambio climático global, los indicadores de desarrollo sostenible, las invasiones biológicas y la biodiversidad, entre otras, y ha fomentado el desarrollo de programas ambientales globales en todo el mundo.

En la actualidad, el SCOPE reúne a científicos y expertos en torno a importantes e innovadoras evaluaciones focales de carácter global y regional mediante un enfoque transversal. Recientemente se ha ampliado la base de miembros involucrando a las ciencias tecnológicas y de ingeniería y a los sectores del comercio y la industria, mientras se siguen fomentando las alianzas con las agencias de la ONU y con otros organismos no gubernamentales e intergubernamentales. El SCOPE, que es una organización no gubernamental, colabora activamente con los sectores políticos y de toma de decisiones, afianzando su papel como catalizador para la próxima generación de evaluaciones ambientales y contribuciones para la conformación de agendas de investigación y convenciones relacionados con el medio ambiente y los recursos naturales.

Acerca de IAI

El Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (Inter-American Institute for Global Change Research, IAI) es una organización intergubernamental fundada en 1992 compuesta por 19 países de las Américas y dedicada a la búsqueda de los principios de la excelencia científica, la cooperación internacional y el intercambio abierto y completo de información científica con el fin de mejorar la comprensión de los fenómenos del cambio global y sus implicaciones socioeconómicas. Reconociendo la necesidad de comprender mejor los procesos naturales y sociales que rigen el cambio ambiental a gran escala, el IAI promueve el intercambio interactivo entre científicos y responsables de políticas. El objetivo del IAI es incrementar las capacidades científicas en la región y brindar información útil y oportuna a los responsables de formular políticas. Su principal objetivo es fomentar la investigación más allá del alcance de los programas nacionales mediante la realización de estudios comparativos y dirigidos en base a temas científicos importantes para la región en su conjunto.

La misión del IAI es desarrollar la capacidad de comprender los impactos integrados de los cambios globales pasados, presentes y futuros en los ambientes regionales y continentales de las Américas y promover tanto la colaboración en la investigación como acciones informadas a todos los niveles.

Tabla de Contenido

Prólogo vii
Introducción xi
Agradecimientos xv

Parte I: Capítulos Transversales

1. Consecuencias del Cambio Climático en los Ecosistemas y Servicios Ecosistémicos de los Andes Tropicales 1
   Elizabeth P. Anderson, José A. Marengo, Ricardo Villalba, Stephan R. P. Halloy, Bruce E. Young, Doris Cordero, Fernando Gast, Ena Jaimes y Daniel Ruiz Carrascal

2. Manejo Adaptativo para la Conservación de la Biodiversidad frente al Cambio Climático –Perspectiva en los Andes Tropicales 23
   David G. Hole, Kenneth R. Young, Anton Seimon, Carla Gómez Wichtendahl, Dirk Hoffmann, Klaus Schutze Páez, Silvia Sánchez, Douglas Muchoney, H. Ricardo Grau y Edson Ramírez

3. Desplazamientos de los Rangos de Distribución y Extinciones Impulsados por el Cambio Climático en los Andes Tropicales: Síntesis y Orientaciones 57
   Trond H. Larsen, Gunnar Brehm, Hugo Navarrete, Padu Franco, Humberto Gómez, José Luis Mena, Víctor Morales, Jaime Argollo, Luis Blacutt y Vanderlei Canhos

4. Fenología y Relaciones Ecológicas Interespecíficas de la Biota Andina Frente al Cambio Climático 83
   Luis F. Aguirre, Elizabeth P. Anderson, Gunnar Brehm, Sebastian K. Herzog, Peter M. Jørgensen, Gustavo H. Kattan, Mabel Maldonado, Rodney Martínez, José Luis Mena, José Daniel Pabón, Anton Seimon y Cecília Toledo

Parte II: Capítulos de Antecedentes

5. Notas sobre el Paleoclima 113

6. Síntesis del Clima de los Andes Tropicales 117
   Rodney Martínez, Daniel Ruiz Carrascal, Marcos Andrade, Luis Blacutt, Daniel Pabón, Ena Jaimes, Gloria León, Marcos Villacís, Juan Quintana, Edgard Montealegre y Christian Euscátegui

7. Cambio Climático: Evidencias y Futuros Escenarios en la Región Andina 131
José A. Marengo, José Daniel Pabón, Amelia Díaz, Gabriela Rosas, Grinia Ávalos, Edgard Montealegre, Marcos Villacís, Silvina Solman y Maisa Rojas

8. Introducción a la Geografía Andina 151
Kenneth R. Young

9. Cambios en el Uso del Suelo y sus Sinergias con el Cambio Climático 165
César Freddy Suárez, Luis Germán Naranjo, Juan Carlos Espinosa y Javier Sabogal

10. Geografía Física y Ecosistemas de los Andes Tropicales 177
Carmen Josse, Francisco Cuesta Camacho, Gonzalo Navarro, Víctor Barrena, María Teresa Becerra, Edersson Cabrera, Eulogio Chacón-Moreno, Wanderley Ferreira, Manuel Peralvo, José Saito, Antonio Tovar y Luis Germán Naranjo

11. Vulnerabilidad de los Ecosistemas de los Andes Tropicales al Cambio Climático 195
Bruce E. Young, Kenneth R. Young y Carmen Josse

12. Aumento del Estrés Climático en los Ecosistemas Altoandinos de la Cordillera Central de Colombia 209
Daniel Ruiz Carrascal, María del Pilar Arroyave Maya, María Elena Gutiérrez Lagoueyte y Paula Andrea Zapata Jaramillo

13. Patrones Regionales de Diversidad y Endemismo en las Plantas Vasculares 221
Peter M. Jørgensen, Carmen Ulloa Ulloa, Blanca León, Susana León-Yánez, Stephan G. Beck, Michael Nee, James L. Zarucchi, Marcela Celis, Rodrigo Bernal y Robbert Gradstein

14. Gradientes de Diversidad Vegetal: Patrones y Procesos Locales 235
Michael Kessler, Jon-Arvid Grytnes, Stephan R. P. Halloy, Jürgen Kluge, Thorsten Krömer, Blanca León, Manuel J. Macía y Kenneth R. Young

15. Diversidad de Hongos Liquenizados en los Andes Tropicales 255
Harrie J. M. Sipman

16. Diversidad de Musgos en los Andes Tropicales 261
Steven P. Churchill

17. Insectos de los Andes Tropicales: Patrones de Diversidad, Procesos y Cambio Global 265
Trond H. Larsen, Federico Escobar e Inge Armbrecht

18. Patrones de Diversidad y Endemismo en las Aves de los Andes tropicales 287
Sebastian K. Herzog y Gustavo H. Kattan

19. Diversidad de Pequeños Mamíferos en los Andes Tropicales: Visión General 307
José Luis Mena, Sergio Solari, Juan Pablo Carrera, Luis F. Aguirre
y Humberto Gómez

20. Diversidad en los Sistemas Acuáticos 325
Mabel Maldonado, Javier A. Maldonado-Ocampo, Hernán Ortega,
Andrea C. Encalada, Fernando M. Carvajal-Vallejos, Juan Francisco Rivadeneira,
Francisca Acosta, Dean Jacobsen, Álvaro Crespo y Carlos A. Rivera-Rondón

21. Modelos de Distribución de Especies y el Desafío de Pronosticar
Distribuciones Futuras 349
Catherine H. Graham, Bette A. Loiselle, Jorge Velásquez-Tibatá
y Francisco Cuesta Camacho

22. Cambio Climático y Áreas Protegidas en los Andes Tropicales 369
Dirk Hoffmann, Imke Oetting, Carlos Alberto Arnillas y Roberto Ulloa

23. Caudales Ambientales: un Concepto para el Manejo de los
Efectos de las Alteraciones Fluviales y el Cambio Climático en los Andes 387
Elizabeth P. Anderson, Andrea C. Encalada, Javier A. Maldonado-Ocampo,
Michael E. McClain, Hernán Ortega y Bradford P. Wilcox

Lista de Colaboradores 401

Prólogo

Por Peter Raven
Presidente del Jardín Botánico de Missouri, St. Louis, Missouri, EEUU

Los Andes tropicales, objeto de esta novedosa publicación, probablemente sean más ricos en biodiversidad que cualquier otra zona comparable de la Tierra: las interacciones entre las especies que componen el diverso y maravilloso conjunto de ecosistemas de la región deben ser, por tanto, aún más complejas que en otros lugares. Es probable que aproximadamente la sexta parte de la biodiversidad del planeta se encuentre en los cuatro países que conforman esta región, presentando un grado de riqueza que contaría con, al menos, dos millones de especies solo de organismos eucariotas (todos los organismos a excepción de las bacterias) - animales, plantas, hongos y microorganismos. Posiblemente, menos del 10% de las especies de estos grupos presentes en la región hayan sido catalogadas y nombradas, por lo tanto la gran mayoría de ellas son aún científicamente desconocidas.

Solo un diminuto porcentaje de estas especies se conoce con cierto detalle y el progreso en la identificación y atribución de nombres científicos del resto es excesivamente lento, añadiendo probablemente no más de 2000 especies al año- una tasa de descubrimiento y descripción a la que tomaría cientos de años completar nuestro inventario. Así, tenemos muchas razones para desalentarnos por nuestra falta colectiva de progreso pues, como Gonzalo Fernando de Oviedo y Valdés escribió hace casi quinientos años, solo unos cuantos años después de los viajes de Colón (1526) “los árboles de estos Andes son algo que no puede describirse por su gran cantidad”. Desde los tiempos de los extensos viajes de Alexander von Humboldt por América del Sur de 1799 a 1803, hemos tenido una idea razonablemente buena de la gran diversidad de organismos de la región, pero hemos logrado aprender relativamente poco sobre sus detalles.

La enorme diversidad biológica de los Andes tropicales debe entenderse en el contexto del reciente levantamiento geológico de la región, gran parte del cual tuvo lugar durante los últimos diez millones de años. Conforme estas cumbres de increíble belleza y cordilleras impresionantes fueron plegándose como resultado de la colisión entre las placas tectónicas Sudamericana y Andina, muchos hábitats que antes no existían aparecieron en la región. A medida que avanzaba este proceso, una serie de organismos que existían anteriormente en la parte sur del continente migraron hacia el norte a lo largo de los Andes y formaron constelaciones de especies en los hábitats de altura recién formados. Otros tipos de organismos que existían en las tierras bajas de la región migraron a los nuevos hábitats formados a alturas intermedias y superiores, diversificándose extraordinariamente en ellos. Los frailejones y sus parientes de la subtribu Espeliitinae de la familia vegetal Asteraceae son un ejemplo espectacular de una familia que bien pudo tener su origen en América del Sur y que sin duda experimentó allí gran parte de su diversificación temprana. Otros organismos, como los géneros de plantas *Draba*, *Poa* y *Astragallus*,

representativos de este tipo de patrón biogeográfico, se desplazaron a lo largo de las montañas mediante dispersión de mediana y larga distancia desde los hábitats templados y más fríos del hemisferio norte, diversificándose posteriormente en las montañas australes.

Es en esta región geológica y biológicamente compleja donde debemos esforzarnos en desplegar el mejor y más selectivo esfuerzo posible para elevar nuestro nivel de conocimiento. Es imposible que el avance lento de la taxonomía moderna convencional pueda descubrir y nombrar más que una pequeña proporción de las especies presentes en los Andes tropicales en el transcurso de este siglo, o inclusive el próximo. Debemos encontrar las formas de recopilar y sintetizar cualquier información a nuestro alcance y hacerla ampliamente disponible de forma que pueda ser aplicada eficientemente a la conservación de algunas de las riquezas biológicas más impresionantes del mundo.

Las especies del área están sufriendo el embate devastador del crecimiento demográfico humano y sus consecuencias, siendo una de las principales el cambio climático global, objeto de este excelente tomo. Está proyectado que los aproximadamente 100 millones de personas que viven en la región pasen a ser 135 millones a mediados de siglo, sin duda con un incremento aún más rápido de sus niveles de consumo. La cantidad de personas y el incremento de sus necesidades claramente tendrán efectos profundos en los ecosistemas que habitan y que sustentan sus vidas. Como resultado del cambio climático global, el promedio regional de temperaturas probablemente se incrementará en un mínimo de 2 °C en las próximas décadas y es muy posible un mayor incremento. Junto con estos cambios en los promedios de temperatura, habrá grandes fluctuaciones y variaciones de larga duración en la distribución y cantidad de precipitación en la región. La mayoría de las principales ciudades de los Andes depende mucho de nevadas y glaciares que se están reduciendo rápidamente y es probable que haya problemas humanos mucho más allá de lo que podemos imaginar ahora.

En este contexto, felicitamos a los responsables de esta publicación pionera: La Fundación John D. and Catherine T. MacArthur, financiadora de la presente recopilación, y a los muchos participantes talentosos que contribuyeron a su éxito. Sus artículos han sido editados y reunidos en esta publicación: constituirán una importante orientación para el manejo de los recursos biológicos de los Andes tropicales en el futuro. Aquí se presenta la primera síntesis de los patrones biogeográficos de la región, así como la primera evaluación exhaustiva acerca de cómo se espera que el cambio climático afecte a la biodiversidad de los Andes tropicales. Las consecuencias de estos factores en la planificación de la conservación de la biodiversidad y en las estrategias de adaptación son oportunas y de importancia fundamental. Todos aquellos interesados en la biodiversidad de la región y su futuro encontrarán en este libro una rica recopilación de material de gran interés. Los hallazgos y análisis presentados aquí conducirán a un fortalecimiento de sus esfuerzos, en un momento en que son necesarias acciones muy concretas para abordar las problemáticas que estamos enfrentando. Los capítulos de este libro son científicamente sólidos, pero están escritos de tal manera que resultan fácilmente accesibles para aquellos que están

trabajando en la comprensión y el mantenimiento de la integridad ecológica de la región, que es de fundamental importancia para conservar el bienestar de sus habitantes e indirectamente, el del planeta en su conjunto.

La diversidad biológica concierne a cada habitante de la Tierra y es necesaria para nuestra supervivencia colectiva. Nos provee todos nuestros alimentos, la mayoría de nuestras medicinas, materiales de construcción, servicios ecosistémicos y simplemente belleza que enriquece nuestras vidas y las hacen mucho más agradables de lo que serían sin ella. Simplemente, no podemos permitirnos el lujo de desperdiciar gran parte de esta biodiversidad para satisfacer nuestras necesidades a corto plazo o porque no tenemos el deseo de trabajar unidos por el bien común. Tememos mucho, y con razón, a los efectos del cambio climático sobre todos los aspectos de la vida humana, pero no hay un ámbito de nuestra existencia sobre la cual estos efectos tengan consecuencias de mayor alcance y más serias que la pérdida de la biodiversidad de la que dependen nuestras vidas y la posibilidad de mejorarlas en un contexto de desarrollo sostenible en el futuro.

La biodiversidad es nuestro patrimonio colectivo, constituyendo nuestra mejor oportunidad para construir un mundo sostenible en los siglos venideros. Sin embargo, ahora está enfrentando sus más serios desafíos desde el fin del período Cretácico hace 65 millones de años, y somos nosotros la causa de todos esos cambios. La naturaleza misma del mundo en que vivimos nosotros hoy, y más tarde nuestros descendientes, dependerá de la efectividad de las acciones que tomemos ahora. Con esa finalidad, este magnífico volumen ha hecho una inestimable contribución.

Introducción

Holm Tiessen

Los Andes tropicales no solo son un centro, sino también una cuna de la biodiversidad de América del Sur (Hoorn *et al*. 2010). Su levantamiento tectónico provocó el desarrollo de regímenes de lluvias altamente diferenciados entre sus flancos oriental y occidental. La erosión y sedimentación de la ladera húmeda del este son el origen de gran parte de la llanura Amazónica y también de los sedimentos existentes en las cuencas interandinas, creando paisajes con gran variedad de suelos y ecosistemas. Estos mismos procesos tectónicos causaron el cierre del istmo de Panamá hace unos 3.5 millones de años, lo que junto con la posterior edad de hielo dio lugar a migraciones masivas de especies hacia América del Sur -el Gran Intercambio Biótico Americano (Hoorn *et al*. 2010). La diferenciación geológica y climática, junto con las migraciones, son el fundamento de la biodiversidad de los Andes tropicales. La diversidad de paisajes y suelos, la altitud, los gradientes de precipitación y de temperaturas han aislado poblaciones, favoreciendo la especiación. Asimismo, la estacionalidad es variable en la región, desde el Ecuador casi sin estacionalidad al altamente estacional altiplano boliviano, originando ecosistemas adaptados a patrones climáticos muy distintos.

Los Andes en formación crearon así una vasta región de excepcional biodiversidad, mantenida e intensificada por su clima y relieve diferenciados. Los ambientes de altura se comportan como islas donde las especies endémicas se desarrollan y sobreviven, no obstante sin la posibilidad de migrar ni de mezclarse con otras poblaciones. Las bandas altitudinales también sustentan diferentes actividades humanas como la agricultura, silvicultura y ganadería. Estos diferentes usos del suelo modifican los ecosistemas, generando barreras adicionales a los desplazamientos de las especies y afectando a su supervivencia. El resultado es una estrecha interacción entre los factores climáticos naturales y los humanos, lo que determina los patrones de biodiversidad en la región.

El cambio de temperatura debido al calentamiento global ha afectado más a las tierras altas que a las bajas. Uno de los indicios más obvios es el retroceso de los glaciares de los altos Andes tropicales. En este sentido, son igualmente significativos para los ecosistemas andinos los cambios en la dinámica de las nubes como la elevación del punto de rocío. Esto modifica los regímenes de humedad en los bosques nublados, que pueden quedar bajo la línea de nubes, exponiéndose a lluvias intermitentes en lugar de la niebla frecuente. Uno de los fenómenos sobresalientes del cambio climático y la ciclicidad es la intensidad y recurrencia de El Niño-Oscilación del Sur, que afecta enormemente a las precipitaciones en los Andes tropicales. La región es, por tanto, no solo susceptible a un futuro cambio climático, sino que ya está experimentando variaciones significativas en las temperaturas, regímenes de precipitaciones y patrones climáticos estacionales.

La biodiversidad y endemismo excepcionales de los Andes, estrechamente relacionados con su orografía y sus patrones climáticos diferenciados, así como su larga historia de intenso uso del suelo, que ha modificado ecosistemas y regímenes hidrológicos, hacen que los ecosistemas de los Andes tropicales sean altamente vulnerables al cambio climático. La comprensión de la naturaleza de esta vulnerabilidad es aún limitada porque las ciencias climáticas y biológicas todavía no han colaborado en la medida necesaria. Además, el conocimiento sobre las especies y su diversidad, distribución y dependencia de los ambientes andinos es muy incompleto.

Esta publicación reúne los conocimientos actuales, examina los vacíos de conocimiento y marca lineamientos para futuras necesidades tanto de investigación como de toma de decisiones en el contexto del cambio climático en curso. De sus capítulos surgen algunos patrones de diferenciación regional de la biodiversidad: la riqueza de especies es generalmente mayor en la parte inferior y ambientalmente favorable de las laderas, hasta unos 2000 m de altitud. Además de la tendencia a la disminución de la biodiversidad con la altitud, un gradiente decreciente de humedad hacia el sur generalmente reduce la biodiversidad. Por otra parte, el endemismo está asociado a las "islas" de altura donde las especies permanecen aisladas. Este con frecuencia aumenta con la altitud y es mayor en el límite superior del bosque nublado, que también alberga una riqueza de especies moderada, y en los parches de bosque alto altoandinos. A altitudes superiores, particularmente en las especies acuáticas, existen muchas especies endémicas. Se han detectado puntos críticos de biodiversidad en varias áreas de las laderas andinas, pero este conocimiento podría estar influenciado por el aglutinamiento de la información disponible en zonas localizadas. El conocimiento de la biodiversidad se basa en una pequeña cantidad de estudios, y varios autores estiman que solo se conoce alrededor de la mitad de las especies de la región. Por tanto, no sabemos si los patrones de biodiversidad, como los puntos críticos, están relacionados con un estudio más intensivo de estas áreas o si reflejan patrones de diversidad reales.

Los vacíos de conocimiento, aún a nivel taxonómico básico, son considerables. Las interacciones entre especies y el funcionamiento de los ecosistemas se han investigado poco en la región. Los factores que determinan la vulnerabilidad, como las densidades poblacionales, rasgos biológicos, requerimientos ecológicos y fisiológicos, se conocen poco. Los puntos críticos de biodiversidad, como los identificados para las aves, podrían orientar la identificación de las áreas de conservación. Pero aún se necesitan considerables esfuerzos para lograr que una comprensión sistemática de la biodiversidad a nivel de ecosistemas oriente la adaptación al cambio climático.

Como todas las áreas de alta montaña, los Andes están experimentando ya cambios climáticos visibles. El retroceso de los glaciares y las líneas de nieve y el avance de la agricultura cuesta arriba, dan testimonio del aumento de las temperaturas. Aunque el incremento de la temperatura media durante los últimos 60 años, de unos 0.7 °C, es similar a los datos a nivel global, su efecto sobre las líneas de helada, la altitud del punto de rocío y otros factores ambientales tienen un impacto significativamente mayor en el funcionamiento de los ecosistemas que en las tierras

bajas. Los efectos de la temperatura han sido amplificados por una tendencia a la disminución de la precipitación anual a lo largo de la región, salvo unas pocas excepciones locales.

La comprensión de los procesos del cambio climático que afectan a los ecosistemas y especies aún es pobre, en gran parte debido a los efectos dominantes de la orografía, que limita la utilidad de los modelos climáticos a gran escala. En particular, es necesario comprender procesos verticales y convectivos como el desplazamiento ascendente de la formación de nubes y los cambios en los patrones temporales de temperatura y precipitación a nivel regional e inclusive local. Para ello, es fundamental recopilar y evaluar datos climáticos a diferentes alturas dentro de una misma región. Esto requerirá una expansión de las redes de monitoreo.

Los incrementos de temperatura proyectados en los Andes superan a los de las tierras bajas circundantes, pero los modelos de circulación global sobre los que se basan son poco fiables a lo largo de la cordillera. Aún así, las extrapolaciones de las tendencias climáticas actuales dejan claro que los ecosistemas se verán aún más afectados y que el manejo de la biodiversidad debe tomar en cuenta las vulnerabilidades y las posibilidades adaptativas. Las respuestas de las especies al cambio climático continuado pueden incluir tolerancia y adaptación, migración para seguir gradientes emergentes o la incapacidad de adaptarse o trasladarse, resultando en extinción. El efecto "isla" a alturas superiores eleva el riesgo de extinción, ya que esas especies aisladas no tienen a dónde ir. Por otra parte, muchas de las áreas de altura por encima de los 3000 m han evolucionado bajo una significativa variabilidad interanual de temperaturas como resultado de El Niño-Oscilación del Sur. Las especies de altura podrían, por tanto, ser tolerantes a una amplia gama de oscilaciones climáticas futuras.

Teóricamente, las especies más vulnerables son aquellas con un hábitat muy especializado, tolerancia ambiental estrecha o que dependen de recursos ambientales o interacciones interespecíficas desestabilizados por el cambio climático. Debido a los importantes vacíos de conocimiento, no se sabe qué especies y ecosistemas serán los más afectados. Los modelos de distribución de especies podrían ayudar a integrar los conocimientos disponibles y avanzar en el conocimiento necesario para diseñar medidas adaptativas.

Entre las estrategias en discusión para adaptar el manejo de la biodiversidad al cambio climático, los autores de este libro se concentran en el papel de las áreas de conservación. Para que sean útiles frente al cambio climático, las áreas de conservación deben contar con gradientes ambientales. Las áreas protegidas andinas deben incluir, por tanto, corredores contiguos atravesando distintas altitudes que facilitan el desplazamiento de las especies y ecosistemas hacia arriba para evitar así los incrementos de temperatura. La conectividad necesaria entre las áreas de conservación se está mejorando en varios de los sistemas nacionales de conservación de la región. Al mismo tiempo, los Andes constituyen un paisaje cultural ancestral donde las interacciones humanas con los ecosistemas son importantes. Por tanto, un manejo del uso de suelo que tome en cuenta la conservación de la biodiversidad será fundamental para el éxito de la adaptación al cambio

climático. Se necesitará una combinación de sistemas de áreas protegidas y estrategias de uso sostenible del suelo que tomen en cuenta la biodiversidad. Para que tales decisiones de manejo sean efectivas, la valoración de los ecosistemas necesita reflejar no solo su valor comercial o comercializable, sino también los valores menos tangibles de la biodiversidad que son difíciles de cuantificar.

Una contribución fundamental de este libro es la primera síntesis de los patrones de biodiversidad a nivel regional de una amplia gama de grupos taxonómicos. Además, el análisis transversal que integra el cambio climático y la biodiversidad contribuye a una comprensión más estratégica, necesaria para la adaptación frente a los críticos vacíos de conocimiento. El manejo adaptativo (Hole *et al*., Capítulo 2) será necesario para reducir incertidumbres en la planificación estratégica mediante un proceso iterativo de toma de decisiones seguido de un monitoreo a nivel de sistemas y la posterior revisión y optimización de las decisiones. Esto es particularmente importante ya que los cambios en el funcionamiento de los ecosistemas afectarán a los servicios que ofrecen y de los cuales las poblaciones andinas dependen (Anderson *et al*., Capítulo 1). La dependencia humana de los servicios de los ecosistemas, como el almacenamiento y regulación del agua en humedales de altura, es un ejemplo de que ya se requieren decisiones de gestión y conservación que generen esquemas de pago por servicios ecosistémicos. Este libro es un primer paso muy necesario para trazar tanto lo que sabemos como los vacíos de conocimiento y los desafíos para la toma de decisiones en esta región única y vulnerable.

Literatura Citada

Hoorn, C., F. P. Wesselingh, H. ter Steege, M. A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. Sanmartín, A. Sanchez-Meseguer, C. L. Anderson, J. P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F. R. Negri, H. Hooghiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. Särkinen y A. Antonelli. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330:927-931.

Agradecimientos

Este libro es resultado del proyecto “Evaluación de las necesidades de investigación e institucionales para hacer frente a los efectos del cambio climático en la biodiversidad andina” llevado a cabo por el Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI) y financiado por la Fundación John D. y Catherine T. MacArthur.

Agradecemos a la Fundación John D. y Catherine T. MacArthur por patrocinar este proyecto, y deseamos expresar nuestro especial reconocimiento a Steve Cornelius, Oficial del Programa de Conservación y Desarrollo Sostenible de la Fundación, por su apoyo durante el desarrollo de este libro.

Estamos muy agradecidos a Harold A. Mooney, de la Universidad de Stanford, por dedicar su tiempo a la revisión de este libro.

Nuestro especial agradecimiento a Dirk Hoffmann, José Luis Mena, María Paula Quiceno, Mónica Cuéllar, Peter M. Jørgensen, Rodney Martínez, Sebastian K. Herzog y Stephan R. P. Halloy, integrantes del Comité Directivo del proyecto, por su orientación en el desarrollo del contenido de este libro; a Véronique Plocq-Fichelet y Susan Greenwood-Etienne, de la Secretaría del SCOPE, por su asistencia antes y durante el taller científico del proyecto; y al personal de IAI que nos ha brindado un apoyo esencial para facilitar el desarrollo de esta publicación.

Holm Tiessen, Director del IAI
Dirección IAI
Ave. dos Astronautas, 1758
12227-010 São José dos Campos, SP, Brasil

Consecuencias del Cambio Climático en los Ecosistemas y Servicios Ecosistémicos de los Andes Tropicales

Elizabeth P. Anderson, José A. Marengo, Ricardo Villalba, Stephan R. P. Halloy, Bruce E. Young, Doris Cordero, Fernando Gast, Ena Jaimes y Daniel Ruiz Carrascal

Los Andes tropicales[1] albergan una extraordinaria diversidad biológica y cultural dentro de un mosaico de ecosistemas (Josse *et al*. 2009). La compleja topografía de la región, junto con sus gradientes altitudinales y latitudinales, dan lugar a unas condiciones físicas diversas que crean hábitats únicos y barreras al movimiento de las especies. La variabilidad temporal de condiciones climáticas como la temperatura, el viento y la precipitación también está presente en los Andes tropicales a escalas de tiempo interanuales y decenales, impulsadas por la interacción entre el Pacífico tropical y las influencias amazónicas (Marengo *et al*. 2004). Tanto los humanos como la biota se han adaptado a la heterogeneidad del paisaje y a las fluctuaciones en las condiciones climáticas de los Andes tropicales. Se han documentado aproximadamente unas 45 000 especies de plantas y unas 3400 de vertebrados (a excepción de los peces) en los Andes tropicales, lo que representa alrededor del 15% y 12% del total de las especies conocidas a nivel mundial, respectivamente. Casi la mitad de estas especies son endémicas (Myers *et al*. 2000). El bienestar de las poblaciones humanas ha estado ligado al funcionamiento de los ecosistemas de los Andes tropicales durante más de 10 000 años. Hoy, millones de personas dependen de estos ecosistemas como fuente de agua dulce, alimentos, importancia cultural y muchos otros bienes y servicios ecosistémicos (Josse *et al*. 2009).

Recientemente, el rango de variabilidad climática natural de los Andes tropicales ha empezado a sobrepasar los umbrales históricamente documentados. Es particularmente preocupante la tendencia general de calentamiento y sus consecuencias sobre la integridad de los ecosistemas

[1] Muchos estudios consideran una altura de 800 metros como el límite inferior de los Andes tropicales. En el centro y sur de Bolivia el límite se extiende frecuentemente hasta los 600 metros. En Colombia, el límite inferior suele considerarse 500 metros.

y las poblaciones humanas que dependen de ellos. En este capítulo exploramos los conocimientos actuales sobre los efectos del cambio climático en los ecosistemas y servicios ecosistémicos de los Andes tropicales. En la actualidad, al margen de los indicios inequívocos de la fuerte tendencia al calentamiento, el panorama general del futuro climático de los Andes tropicales sigue siendo incierto, haciendo difíciles los pronósticos sobre el destino de los ecosistemas. Se han publicado algunos estudios sobre la variabilidad climática reciente, pero gran parte de esta información parece observacional o anecdótica. La información aquí presentada fue extraída de discusiones entre climatólogos, ecólogos, antropólogos y administradores de recursos naturales especialistas en los Andes tropicales durante un taller de una semana de duración diseñado para facilitar la transferencia de conocimientos sobre el cambio climático y la biodiversidad de los Andes tropicales, junto con una revisión de literatura y otra información disponible.

Patrones de Cambio Climático en los Andes Tropicales

El cambio climático en las áreas tropicales de altura, como los Andes tropicales, no se encuentra bien simulado en los Modelos Generales de Circulación (MGC) actuales, en parte por la baja resolución espacial de los modelos y la escarpada topografía de las largas y relativamente estrechas cadenas montañosas andinas (Marengo 2007; Urrutia y Vuille 2009). Las proyecciones climáticas de los modelos regionales muestran que el calentamiento en los Andes tropicales aumenta con la altitud, siendo más pronunciado a alturas superiores (arriba de los 4000 m) tanto en la vertiente andina oriental como en la occidental (Solman *et al*. 2008; Marengo *et al*. 2009; Urrutia y Vuille 2009).

La magnitud del calentamiento proyectado a grandes alturas en los Andes tropicales es similar al pronosticado para las regiones polares (Bradley *et al.* 2004; 2006). Las consecuencias del cambio climático en los Andes tropicales son especialmente preocupantes debido a la diversidad de sus ecosistemas y a los efectos que esos cambios en los ecosistemas tendrán en la numerosa población humana que depende de sus servicios (Vuille *et al.* 2008). La población total de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia se acercaba a los 100 millones de habitantes en 2009. Josse *et al.* (2009) estiman que de estos, 40 millones dependen directamente de los ecosistemas andinos.

Aún reconociendo las incertidumbres relacionadas con las proyecciones del cambio climático, sugerimos que el destino climático de los ecosistemas y servicios ecosistémicos de la región andina tropical estará muy relacionado con unas pocas tendencias clave. En primer lugar, existen amplias evidencias del incremento de la temperatura del aire en la región (+0.11 °C/década durante los últimos 60 años), tendencia que se ha intensificado en los últimos 25 años (+0.34 °C/década: Vuille y Bradley 2000; véase Marengo *et al*., Capítulo 7). Estudios recientes han indicado que el calentamiento en la región es más evidente en las series temporales de temperaturas mínimas que en las de temperaturas máximas (Vuille *et al*. 2008; véase Marengo *et al.,* Capítulo 7). En segundo lugar, existen evidencias de cambio en los patrones de precipitación, pero estos cambios varían entre la vertiente oriental y occidental de los Andes y los valles interandinos. En

tercer lugar, los cambios en la cobertura de nubes pueden ser también significativos para los ecosistemas tanto en lo referente a los niveles de formación de las nubes (Foster 2001; Ruiz *et al*. 2008, 2009) como a la relación entre la insolación y la nubosidad. Algunas evidencias sugieren una disminución en la incidencia del clima nublado al norte de los Andes, tendencia que conduce a más horas de exposición al sol (Ruiz *et al.* 2008, 2009; Capítulo 12).

En estas tendencias climáticas influyen diversos factores. Las variaciones climáticas naturales han afectado en el pasado a las condiciones climáticas en gran parte del planeta, incluidos los Andes, y continuarán haciéndolo en el futuro. Son ejemplos de ello los largos períodos glaciales a escalas milenarias, los cambios de varios cientos de años de duración como la Pequeña Edad del Hielo entre los años 1500-1880 DC y las variaciones climáticas decenales alrededor de 1850 (Thompson *et al.* 2006) y en las décadas de 1910, 1940, 1970 y 2000 (Marengo *et al.* 2004). Se ha detectado el calentamiento global a escalas interanuales y decenales en las altas montañas andinas junto con una disminución de la precipitación en los Andes tropicales australes (véase Marengo *et al*. Capítulo 7; y Figura 1.1). La variabilidad interanual y decenal de la precipitación se ha relacionado tradicionalmente con las influencias del océano Pacífico debidas a El Niño- Oscilación del Sur (ENOS) y otras formas de variabilidad decenal parecidas a ENOS. Sin embargo, la variabilidad en el desplazamiento de la humedad y los vientos desde el área tropical del océano Atlántico también afecta a los Andes tropicales (Marengo *et al*. 2004). A escalas de tiempo interanuales, las interacciones acopladas entre las anomalías de la temperatura superficial del mar (TSM), los patrones de viento y el desplazamiento latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) provocan variaciones en la nubosidad regional (Vuille y Keimig 2004). El cambio climático puede incrementar los eventos extremos como sequías, olas de calor y frío o intensas lluvias. Por ejemplo, en los valles interandinos centrales de Perú por encima de los 3500 m, el número de eventos de lluvias intensas y heladas tempranas ha aumentado recientemente (E. Jaimes, SENAMHI[2], datos no publicados). También se han reportado a nivel local algunas evidencias de un aumento en la incidencia de episodios inusuales de fuertes lluvias en los Andes centrales de Colombia (Ruiz *et al*. 2008).

Efectos del Cambio Climático en los Ecosistemas Andinos

Josse *et al.* (2009) reconocen 133 tipos de ecosistemas diferentes en los Andes del norte y centrales, clasificados dentro de nueve agrupaciones mayores. Los rangos de altitud y los regímenes de temperatura y precipitación se encuentran entre los factores distintivos de estos ecosistemas (Cuadro 1.1). En los Andes tropicales ya se han observado tanto los efectos directos del cambio climático (es decir, cambios en los factores climáticos) como los indirectos (como las respuestas de los ecosistemas) y podemos establecer hipótesis sobre lo que podría ocurrir en los próximos 100 años en cada una de las nueve agrupaciones principales de ecosistemas. El Cuadro 1.2 resume estas observaciones e hipótesis.

[2] Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología

Ciertas características de cada agrupación de ecosistemas andinos tropicales los hacen vulnerables al cambio climático de manera distintiva (véase Young *et al*., Capítulo 8). Por ejemplo, la extensión y futura viabilidad de los ecosistemas del superpáramo altoandino y la puna son preocupantes por estar situados a grandes alturas. En ellos, un incremento de temperatura de 3 °C podría dar lugar a un desplazamiento teórico de las especies 600 m hacia arriba, y la consecuente pérdida de superficie de hábitat que provocaría el desplazamiento de las especies para mantenerse en el óptimo de su hábitat podría afectar de manera significativa a su viabilidad. Se esperan mayores cambios en los ecosistemas de páramo, en parte debido a su distribución a modo de islas y a su biota altamente endémica. Cuesta Camacho (2007) estima que en los páramos andinos septentrionales, alrededor del 35% de las especies de aves (102 especies) y el 60% de las especies vegetales (125 especies) se extinguirían o resultarían críticamente dañadas para 2080, en base a escenarios de alta emisión A2 (IPCC 2007). La vulnerabilidad de los ecosistemas de bosque nublado está relacionada con su dependencia del nivel basal de las nubes, que presumiblemente se desplazará con el cambio climático. Un ascenso de las bases de las nubes y una reducción de la precipitación horizontal podría conducir a una disminución de la niebla, con consecuencias para diversas epífitas y para las comunidades animales que sustentan. Muchas especies de los bosques nublados están adaptadas a estrechos rangos altitudinales en pendientes pronunciadas. La heterogeneidad espacial del cambio climático podría conducir a un colapso de las poblaciones o a una mayor vulnerabilidad a la extinción.

Varios factores hacen a los sistemas acuáticos vulnerables ante el cambio climático. El aumento de las temperaturas puede intensificar la evaporación en los lagos y humedades, con una reducción concomitante del hábitat y posibles cambios en la calidad del agua (ej., temperatura, salinidad), particularmente donde se espera una disminución de la precipitación. En las áreas donde los cuerpos de agua son alimentados por escorrentías glaciares, los niveles de agua han aumentado al liberarse las reservas de agua almacenadas en el hielo glacial por fusión acelerada, pero disminuirán cuando la masa glacial desaparezca (Vuille *et al*. 2008). Los humedales, en particular los *bofedales* (*turberas*, *vegas*) situados en los márgenes de los ríos y los manantiales de los pastizales y desiertos de alta montaña, funcionan como archipiélagos de diversidad. El cambio climático podría desembocar en una reducción de la disponibilidad de agua, salinización, reducción de la superficie e incremento de las emisiones de carbono (en especial CO_2) en estos ecosistemas.

Más allá de los cambios esperados o de las vulnerabilidades de cada agrupación de ecosistemas, pueden hacerse algunas estimaciones generales sobre los efectos del cambio climático en el mosaico de paisajes de los Andes tropicales. En primer lugar, las contracciones o expansiones de los ecosistemas en términos de área geográfica (ej., contracciones proyectadas para el páramo y superpáramo) y un ambiente físico cambiante, probablemente conducirán a la desaparición o migración de especies (véase Larsen *et al*., Capítulo 3). Por ejemplo, estudios recientes en los Andes peruanos han documentado que seis especies de ranas amenazadas han desaparecido ya de sus rangos históricos (von May *et al*. 2008) y que otras tres especies han extendido sus distribuciones hacia arriba siguiendo la reciente deglaciación (T.A. Seimon *et al*. 2007). Esta clase

de desplazamientos de especies tienen consecuencias en la estructura de los ecosistemas (ej., en términos de dinámicas de comunidades) así como en su función (ej., el rol de las distintas especies en el mantenimiento de los procesos de los ecosistemas).

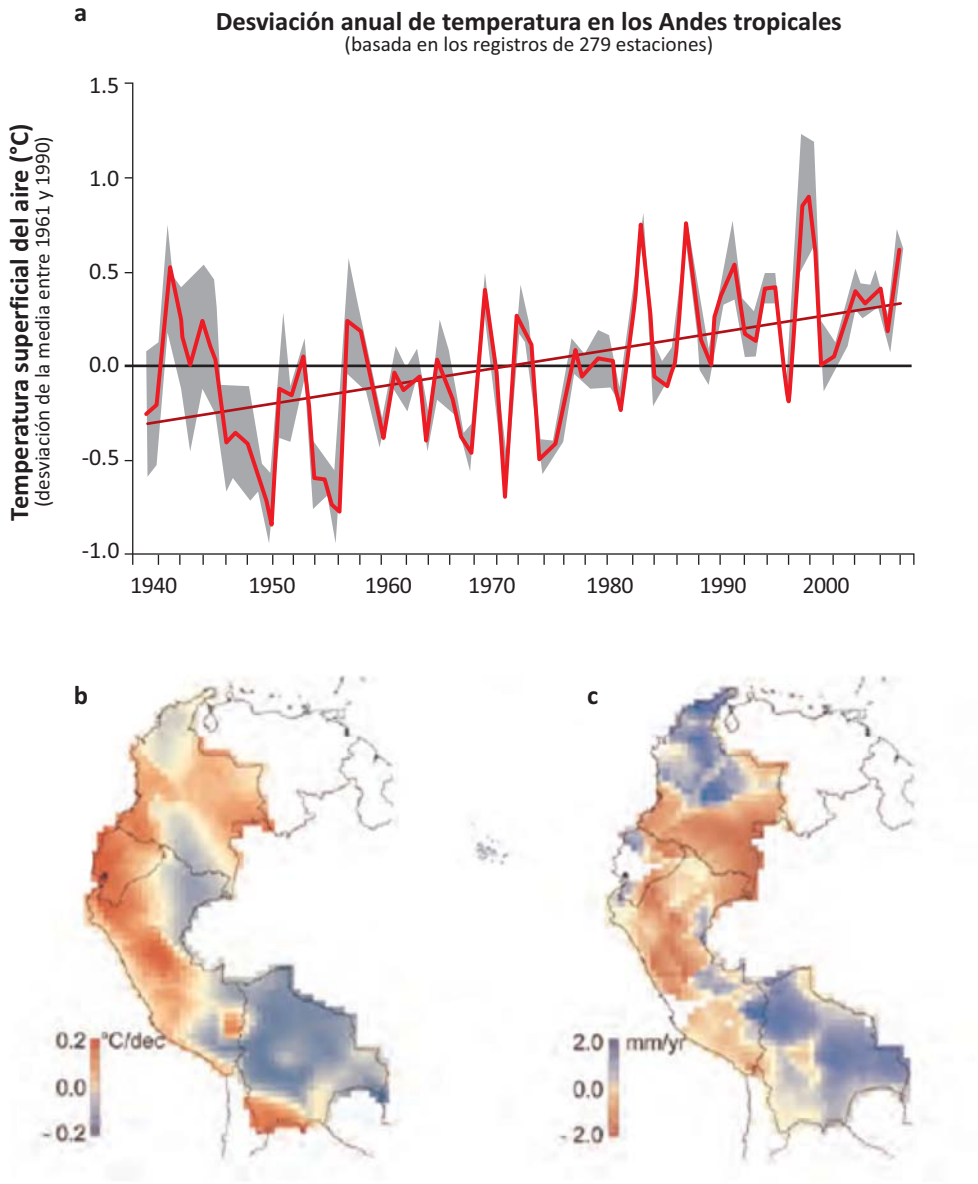


Figura 1.1. Cambios temporales y espaciales en la temperatura promedio y la precipitación en los Andes tropicales. (a) Anomalía de la temperatura anual respecto al promedio de 1961-1990 en los Andes tropicales (1°N-23°S) de 1939 a 2006. El sombreado gris indica errores estándar de ±2 respecto a la media. También se indica la tendencia al calentamiento a largo plazo (0.10 °C por década) (de Vuille *et al*., 2008). (b) Tendencias medias decenales de temperatura en los Andes tropicales de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia estimados para el período 1951-2001. (c) Tendencias de precipitación anual total en los Andes tropicales de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia estimados para el período 1951-2001. (b) y (c) de Climate Wizard (www.climatewizard.org). Figura preparada por R. Villalba.

Cuadro 1.1. Características de las mayores agrupaciones de ecosistemas en los Andes septentrionales y centrales. Basada en Josse *et al.* 2009

Ecosistema	Rango altitudinal	Características generales de los componentes terrestres y su distribución	Especies importantes
Páramo	>3000 m	Matorrales húmedos de altura desde Venezuela hasta el norte de Perú en bandas relativamente estrechas a lo largo de las cumbres de los Andes septentrionales, fragmentándose en pequeños parches en el sur de Argentina y albergando elevados niveles de endemismo.	*Espeletia* spp., *Chusquea*, *Jamesonia, Azorella biloba, Gynoxis,* Ericaceae, *Loricaria, Werneria*, muchos musgos, líquenes y helechos
Puna húmeda	2000-6000 m	Dominado por hierbas, arbustos y cactus, reemplazando al páramo hacia el sur donde la precipitación es menor, extendiéndose desde el norte de Perú hasta Bolivia y Argentina.	*Festuca, Calamagrostis*, *Stipa*, *Poa* spp., *Liolaemus,* llamas, alpacas, flamencos
Puna xerofítica	2000-6000 m	Vegetación casi desértica en el sur de Perú, atravesando Bolivia hasta el norte de Argentina con pequeños arbustos espinosos.	*Festuca, Stipa, Deyeuxiay, Parastrephia* spp., llamas
Páramo altoandino/ superpáramo	> 4500 m	Los lugares más elevados de las cumbres de las montañas o justo debajo de los campos de nieve o glaciares con vegetación permanente, que usualmente consiste en plantas de pequeño porte, líquenes y musgos. Se encuentra en los Andes tropicales y templados.	*Azorella* spp., *Nototriche, Aschersoniodoxa, Menonvillea, Attagis gayii*, vicuñas, altos niveles de endemismo
Bosque nublado	1000-3500 m- a 600 m en el sur de Perú y Bolivia	Bosques muy húmedos que reciben gran cantidad de precipitación en forma de nubes de niebla que es interceptada por los árboles y que tienen un dosel de bosque altamente endémico y cerrado con gran cantidad de epífitas. Se encuentran en toda el área tropical de los Andes.	*Ceroxylon, Dyctocaryum, Podocarpus, Calatola, Gustavia, Clusia* spp.
Bosque estacional andino	800-3100 m	Áreas que experimentan estaciones secas de 3-5 meses al año y poca precipitación con bosques de porte mediano compuestos en parte por árboles deciduos. Se encuentran en toda el área tropical de los Andes, pero son más extensos en Perú y Bolivia.	*Roupala, Pseudocordata, Psidium caudatum, Tipuana tipu, Calycophyllum multiflorum*
Bosque seco andino	800-4100 m	Bosques que típicamente tienen árboles de bajo porte con troncos y hojas estrechos para la captación de agua y abundantes espinas y defensas químicas. Se encuentran principalmente en los valles interandinos de Ecuador, Perú y Bolivia.	*Schinopsis haenkeana, Prosopis alba, Bursera* spp., *Plumeria* spp., *Jacaranda* spp.
Valles interandinos	1900-3500 m	Paisajes que han sido muy alterados por el ser humano durante milenios y caracterizados por matorrales de hierbas estacionales con adaptaciones a períodos secos. Se encuentran en toda el área tropical de los Andes.	*Acacia feddeana, Caracidium andicola, Jatropha* spp., *Croton* spp., *Salvia* spp., *Tecoma arequipensis.* numerosas especies de Cactaceae
Hábitats acuáticos	>800 m	Lagos, humedales, bofedales, arroyos, ríos. Presentes en toda el área tropical de los Andes.	*Orestias* spp, *Astroblepus* spp., *Chaetostoma* spp., *Phoenicoparrus* spp, *Theristicus* spp., *Telmatobius, Isoetes, Ephemeroptera*

Cuadro 1.2. Respuestas observadas e hipotéticas de los ecosistemas a los cambios en los factores climáticos en los Andes tropicales. La información presentada está basada en discusiones con climatólogos y ecólogos conocedores de los Andes y en referencias seleccionadas. Los grados de confianza en los cambios de los factores climáticos se indican así: + bajo, ++ mediano, +++ alto.

Cambios observados			Cambios esperados	
Factores climáticos	**Respuestas del ecosistema**	**Referencias**	**Factores climáticos**	**Respuestas del ecosistema**
HUMEDALES Y LAGOS ANDINOS				
Aumento de la temperatura +++ Cambios en el balance hídrico ++ Elevación del límite inferior de la precipitación sólida +++	Disminución del nivel de los lagos y secado de los *bofedales* en todo el Altiplano. Aumento de la elevación de los lagos de mayor altura Desplazamiento de las especies hacia arriba (ej., anfibios, flamencos nidificantes) Disminución de las poblaciones de ciertas especies (ej., anfibios) y extinción de especies endémicas locales (ej., *Isoetes*)	Halloy 1983; A. Seimon *et al.* 2007	Aumento de la temperatura del orden de 2-4 °C +++ Aumento del número de eventos extremos ++ Cambios en el balance hídrico +++	Alteración de los regímenes hidrológicos y cargas de sedimentos Mayor riesgo de eutrofización, disminución del oxígeno y aumento de la salinidad de los lagos Disminución del almacenamiento de carbono en los *bofedales*
SUPERPÁRAMO ALTOANDINO				
Aumento de la temperatura +++ Cambios en el balance hídrico ++ Elevación del límite inferior de la precipitación sólida +++ Aumento de la insolación +	Desplazamiento hacia arriba de las especies y colonización de nuevas especies (ej., *Pleurodema, Telmatobius, Liolaemus, Diuca speculifera*)	T. A. Seimon *et al.* 2007; Hardy y Hardy 2008 Daniel Ruiz, datos no publicados; Halloy 1981	Aumento de la temperatura del orden de 3-4 °C +++ Leve incremento de las precipitaciones pero variable a lo largo de la región + Aumento del número de eventos extremos +	Los glaciares virtualmente desaparecen Disminución del área habitable, con consecuencias para las interacciones entre las especies

Cont. Cuadro 1.2.

Cambios observados			Cambios esperados	
Factores climáticos	**Respuestas del ecosistema**	**Referencias**	**Factores climáticos**	**Respuestas del ecosistema**
	Quemaduras en la epidermis de las plantas (ej., *Loricaria colombiana,* Cactaceae spp.) Cambios en la abundancia y las respuestas de las especies (aves, mamíferos, plantas) Desplazamiento hacia arriba de los cultivos y actividades de pastoreo	Halloy 1985; Halloy 2002 Halloy *et al.* 2005a; Halloy *et al.* 2005b	Cambios en el balance hídrico +++ Aumento de la insolación + Aumento de los vientos + Cambios en la estacionalidad, particularmente al comienzo de las condiciones + Incremento de la presión parcial de CO_2 +++	Disminución de la abundancia y diversidad de las especies, aumento de amenaza de extinción (ej., *Polylepis*) y extinciones, y desaparición de especies indicadoras Fertilización de los paisajes con CO_2, con efectos sobre el agua, el suelo y la vegetación
PUNA				
Aumento de la temperatura +++ Cambios en el balance hídrico ++ Elevación del límite inferior de la precipitación sólida +++	Incremento de la sequía y salinidad Quemaduras de la vegetación por aumento de la insolación (ej., Cactaceae) Aumento de los reportes de quemaduras solares, problemas de vista en poblaciones humanas	Ulloa y Yager 2008; Yager *et al.* 2009	Aumento de la temperatura del orden de 3-4 °C +++ Disminución del balance hídrico ++ Aumento de los eventos extremos + Aumento de la insolación + Aumento del viento + Cambios al comienzo de las estaciones + Cambios en la precipitación horizontal y la nubosidad +	Tasas de extinción altas en especies adaptadas a nivel local Colonización de especies antes características de tierras bajas Aumento de la ocupación humana del paisaje, añadiendo más estrés a los cambios climáticos inducidos
PÁRAMO				
Aumento de la temperatura +++ Elevación del límite inferior de la precipitación sólida +++	Efectos en los suelos: saturación de agua, lixiviación de nutrientes y erosión		Aumento de la temperatura, del orden de 3-4 °C +++ Disminución del balance hídrico ++	Pérdida severa de hábitat (más del 60%; F. Cuesta, com. pers.) y riesgos de extinción elevados

Cont. Cuadro 1.2.

Cambios observados			Cambios esperados	
Factores climáticos	**Respuestas del ecosistema**	**Referencias**	**Factores climáticos**	**Respuestas del ecosistema**
Aumento de la insolación +++ Eventos lluviosos más intensos y frecuentes, interrumpidos por largos períodos secos +	Aumento de los sedimentos arrastrados por las corrientes Ascenso de las especies, parásitos y enfermedades desde alturas inferiores Estrés de la vegetación por alternancia de lluvias fuertes y períodos secos		Aumento de los eventos extremos + Elevación del límite inferior de la precipitación sólida +++ Aumento de la insolación/ disminución de la cubierta de nubes	Desplazamiento de especies hacia arriba desde áreas menos elevadas y aumento de la influencia humana en el paisaje Cambio del régimen de fuegos Disminución de la retención y filtración de agua Reducción de la retención y secuestro de carbono
BOSQUE NUBLADO				
Cambios en los regímenes de precipitación, con aumentos o disminuciones en diferentes áreas ++ Desplazamiento hacia arriba del cinturón de condensación + Reducción de la cobertura nubosa en el norte de los Andes + Aumento de la insolación + Estacionalidad cambiante, incluyendo cambios de dos máximos pluviales a uno durante la estación lluviosa en el norte de los Andes	Eventos extremos como sequía unida a mortandad de árboles (ej., sequía de 2005) Incremento de la erosión y los deslizamientos en las laderas Inundaciones Desplazamiento hacia arriba de la agricultura y los asentamientos humanos	Ken Young, com. pers. Colwell *et al*. 2008; Svenning y Condit, 2008; Tewksbury *et al.* 2008	Aumento de la temperatura ++ Cambios en la precipitación, con variabilidad en toda la región + Cambio en la proporción de lluvia horizontal y vertical, con disminución de la niebla y las nubes + Desplazamiento hacia arriba de la banda de condensación, por tanto menos niebla ++ Mayor insolación +	Disminución de las especies sensibles al calor y la sequía (ej., anfibios, epífitas), y especies endémicas Reducción de la estabilidad de las laderas Aumento del asentamiento humano, expansión de la agricultura y ganadería Incremento del riesgo de fuegos

Cont. Cuadro 1.2.

Cambios observados			Cambios esperados	
Factores climáticos	**Respuestas del ecosistema**	**Referencias**	**Factores climáticos**	**Respuestas del ecosistema**
BOSQUES ANDINOS SECOS Y ESTACIONALES				
Cambios en los regímenes de precipitación, con aumentos o disminuciones en distintas áreas +	Migración hacia arriba de especies pioneras (ej., *Cecropia* en Colombia) Deslizamientos de tierra y erosión en las áreas con mayor precipitación (ej., oeste de Ecuador) Variaciones de la temperatura del agua en ambientes acuáticos	Gustavo Kattan, com. pers. Rodney Martinez, com. pers. Ricardo Villalba, datos no publicados	Aumento de la temperatura del orden de 2-3 °C ++ Aumento de la precipitación anual del orden de 400-500 mm (Urrutia y Vuille 2009) y de la intensidad de la precipitación ++	Incremento de los deslizamientos de tierra y erosión del suelo en las áreas con mayor precipitación anual Incrementos en la tasa de crecimiento de los árboles en áreas que anteriormente estaban secas Disminución o extinción de especies sensibles (ej., ciertos roedores, murciélagos nectarívoros, anfibios, peces) Aumento del asentamiento humano, expansión de la agricultura y ganadería Incremento del riesgo de fuego
VALLES INTERANDINOS				
Regímenes de precipitación cambiantes, con aumentos o disminuciones en distintas áreas + Cambios en la estacionalidad, especialmente al comienzo de las estaciones + Aumento de la heterogeneidad de las condiciones climáticas entre áreas geográficas +	Incremento de las amenazas para las actividades humanas Reducción de la productividad agrícola Incremento en la incidencia de vectores transmisores de enfermedades (ej., malaria, dengue)	López y Zambrana-Torrelio 2006 Daniel Ruiz, datos no publicados	Incremento de la temperatura, del orden de 3-4.5 °C + Incremento moderado de la precipitación en los valles bajos +	Cambios en el balance hídrico, con un mayor déficit de agua, llevando a una reducción de la producción agrícola y a una mayor dependencia del riego y de la expansión del desarrollo de infraestructuras Cambios en el régimen de fuego Incremento de las amenazas sobre la vegetación de crecimiento lento y períodos de vida largos

La expansión de las distribuciones geográficas es de alguna forma análogo a la introducción de especies exóticas en los nuevos paisajes, donde las nuevas especies colonizadoras pueden alterar la identidad y fortaleza de las interacciones bióticas directas o indirectas (Levine *et al*. 2004; White *et al.* 2006), así como cambiar la estructura física de los ecosistemas (Crooks 2002) y aumentar la fuerza de los regímenes de perturbación (Brooks *et al*. 2004). La formación de comunidades no análogas (es decir, asociaciones de especies desconocidas hasta ahora) es también un potencial resultado del cambio climático (Fox 2007; le Roux y McGeoch 2008). Cuando cambian las estructuras de una comunidad, es importante preguntarse si los roles funcionales de las especies perdidas serán reemplazados o no por los nuevos migrantes a los ecosistemas (Vos *et al*. 2008).

En segundo lugar, los cambios en los factores climáticos probablemente influyan también en los procesos abióticos funcionales de los ecosistemas. Los cambios en los regímenes de precipitación podrían venir acompañados por un incremento de la erosión y deslizamientos de tierras, particularmente en los ecosistemas que se encuentran en las laderas, como los bosques montanos y los bosques nublados. Se ha pronosticado un aumento en la proporción de precipitación vertical (lluvia) respecto a la horizontal (niebla desplazada por el viento) para algunos ecosistemas tradicionalmente dominados por la niebla, como el páramo; este cambio podría afectar a la capacidad de retención y filtración de agua en el páramo. También es importante un aumento en el nivel de precipitación sólida (nieve y aguanieve). En las áreas cuya vegetación y geomorfología están en equilibrio con la precipitación sólida (que se infiltra lentamente conforme se derrite), un incremento de la precipitación líquida conduce a aumentos en la escorrentía, sedimentación y erosión. Los efectos del cambio climático en el ciclo de los nutrientes son inciertos. En los sistemas acuáticos, el aumento de la temperatura puede conducir a una disminución del oxígeno disuelto y a un potencial incremento de la eutrofización. Los humedales y el páramo podrían dejar de ser sumideros para convertirse en emisores de carbono a corto plazo debido al calentamiento y la sequía.

Finalmente, los efectos interactivos y sinérgicos del cambio climático con otros factores que causan estrés a los ecosistemas de los Andes tropicales – como la modificación del hábitat, las especies exóticas y la contaminación del agua- pueden ser severos e inesperados. Por ejemplo, anteriores estudios han demostrado que, a nivel de especies, la exposición a pesticidas en concentraciones inferiores a las letales y en presencia de riesgo de depredación, puede causar mortalidad masiva en las larvas de anfibio (Sih *et al.* 2004). Aunque estos estudios no se realizaron en especies de los Andes tropicales, nos muestran el destino que puede esperarles a las especies de paisajes sometidos a múltiples factores de estrés. Queda por ver si los cambios en los factores climáticos interactuarán con los factores de estrés bióticos (depredación, enfermedades, escasez de alimentos) y abióticos (condiciones inadecuadas del hábitat) de las especies tropicales andinas, y de qué manera los afectarán. Más allá del nivel de especies, los páramos constituyen un ejemplo de los posibles efectos interactivos del cambio climático sobre los factores de estrés antropogénicos a mayor escala. Conforme el clima se calienta, sus márgenes inferiores pueden volverse más aptos para la agricultura y verse así más amenazados por las actividades humanas. La combinación del

cambio climático con el incremento de la influencia humana sobre el páramo puede también propagar los fuegos antropogénicos, considerados una seria amenaza para la integridad de este ecosistema (véase Ruiz *et al*., Capítulo 12).

Alteraciones en los Servicios Ecosistémicos de los Andes

En los Andes tropicales y otros lugares, el bienestar y el progreso de las poblaciones humanas dependen de la integridad de los ecosistemas (Cuadro 1.3). Los beneficios que los humanos reciben de los ecosistemas son conocidos como servicios ecosistémicos, agrupados por la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (2005) dentro de cuatro categorías: *servicios de aprovisionamiento* (ej., agua, alimento, madera, fibra), *servicios de regulación* (ej., regulación climática, control de las inundaciones, seguridad de las laderas, purificación del agua), *servicios de apoyo* (ej., formación del suelo, fotosíntesis, reciclaje de nutrientes, polinización, eliminación de residuos) y *servicios culturales* (ej., recreación, estética, valores espirituales). La capacidad de los ecosistemas para suministrar estos servicios a los seres humanos depende mucho su integridad o salud. Sin embargo, conforme se intensifican las demandas humanas sobre los ecosistemas a causa del crecimiento de la población, el consumo y la tecnología, aumenta el potencial de degradación de los ecosistemas y se intensifica el comercio relacionado con sus servicios. El cambio climático adquiere otra dimensión, favoreciendo también la modificación de los ecosistemas y causando modificaciones en la utilización de los recursos por parte de los seres humanos. Aunque los refugios y áreas protegidas son vistos como una manera de amortiguar las amenazas contra estos servicios (Dudley y Stolton 2003), el cambio climático podría poner en peligro la capacidad de los ecosistemas de los Andes tropicales para suministrar servicios ecosistémicos, como se discutirá más adelante.

Se esperan grandes cambios en los servicios ecosistémicos relacionados con el agua. Las poblaciones humanas de los Andes y las tierras bajas han dependido durante mucho tiempo de los ecosistemas andinos en lo referente a sus servicios hídricos, en particular el suministro de agua, la regulación del caudal, la energía y la asimilación de los desechos (Bradley *et al.* 2006; Buytaert *et al*. 2006; Vuille e*t al.* 2008; véase también Anderson *et al*., Capítulo 23). Estos servicios entran en las categorías de *servicios de aprovisionamiento y regulación* (Evaluación de los Ecosistemas del Milenio 2005) y la capacidad de los ecosistemas andinos de suministrar estos servicios en el futuro se verá afectada por el cambio climático. Especialmente preocupantes en la región son los efectos del calentamiento en los glaciares y la degradación de la cobertura vegetal. Los glaciares de montaña, los humedales andinos (incluyendo las turberas) y el páramo esponjoso actúan como amortiguadores de una precipitación altamente estacional, suministrando agua incluso durante los períodos de lluvias escasas (Vuille *et al.* 2008). En la actualidad, las corrientes del páramo aportan gran parte del agua que utilizan las mayores ciudades de la región incluyendo Bogotá (unos 8 millones de habitantes) y Quito (unos 2 millones de habitantes) (Bradley *et al.* 2006; Buytaert *et al*. 2006; Vuille *et al.* 2008). Los ríos andinos (alimentados tanto por los glaciares como por el páramo) proporcionan la mayor parte de la irrigación para las tierras de cultivo (FAO 2003; Buytaert *et al.* 2006) y a través de plantas hidroeléctricas, generan alrededor del 50% de

la electricidad regional (véase Anderson *et al.,* Capítulo 23). Las aguas residuales de la mayoría de los asentamientos humanos de los Andes se descarga directamente en los ríos sin tratamiento previo; la disminución del caudal significaría la reducción de la capacidad de estos sistemas para diluir y asimilar los residuos. El retroceso de los glaciares y el desecamiento de los humedales y áreas de páramo son procesos que podrían alterar sustancialmente los patrones de escorrentía, amenazando el abastecimiento de agua y la generación de energía. La densidad y tamaño de las poblaciones humanas que dependen de los ecosistemas de los Andes tropicales para conseguir agua y energía, crean una crítica y urgente necesidad de desarrollar estrategias de adaptación al cambio climático (Bradley *et al*. 2006; Vergara *et al.* 2007).

Podría haber modificaciones en los servicios relacionados con la producción agrícola como consecuencia del cambio climático y de las alteraciones en los patrones de los asentamientos humanos. Los ecosistemas andinos tropicales brindan beneficios que facilitan las cosechas, el pastoreo de ganado y la producción de madera, entre otras actividades agrícolas. Estos beneficios se clasifican dentro de las categorías de *servicios de aprovisionamiento y apoyo* (Evaluación de los de Ecosistemas del Milenio 2005). Durante milenios, las poblaciones de los Andes tropicales han desarrollado diversos sistemas agrícolas y han moldeado los paisajes (Erickson 2000; Mann 2000). De hecho, la región de los Andes tropicales se considera un importante centro global de biodiversidad agrícola que contiene un gran número de variedades silvestres de algunos de los alimentos y cultivos de fibra más importantes (ej., papa, tomate, maíz, maní; Halloy *et al*. 2005a).

Los futuros cambios en los patrones de precipitación y temperatura, así como el incremento del CO_2 atmosférico, afectarán a la producción agrícola en los Andes. Las consecuencias de estos cambios climáticos podrían incluir la intensificación de la agricultura en las tierras de cultivo o áreas de pasto, o la expansión de la frontera agrícola hacia arriba y a grandes alturas (esto ya ha sido observado y se describe en el Capítulo 2, y Halloy *et al.* 2005a) y hacia abajo, adentrándose en los bosques tropicales de tierras bajas.

Bajo condiciones más cálidas, los cultivos pueden ser también cada vez más susceptibles a los daños provocados por insectos herbívoros y parásitos y a los incrementos del CO_2 atmosférico (Pérez *et al.* 2010). Los análisis de hojas fosilizadas datadas en 55.8 millones de años, cuando se produjo un repentino aumento transitorio de la temperatura y del CO_2 atmosférico durante el Paleoceno y el Eoceno, muestran que junto a estos cambios climáticos se produjo un incremento significativo en el porcentaje de hojas dañadas por insectos herbívoros (DeLucia *et al*. 2008). Además, muchas especies cultivadas son muy dependientes de la polinización llevada a cabo por insectos, aves y murciélagos. Los efectos del cambio climático en estas especies, o en las especies de las que pueden depender para alimentarse durante parte del año, podrían afectar al rendimiento de los cultivos (véase Buchmann y Nabhan 1996 para ejemplos en América del Norte). Las reducciones de la biodiversidad agrícola nativa podrían incrementar sustancialmente el riesgo de pérdida de cosechas por eventos climáticos extremos y aumentar la vulnerabilidad de los cultivos a las enfermedades (Garrett 2008). La presión combinada del cambio climático y la

Cuadro 1.3. Ejemplos de los servicios ecosistémicos aportados por los ecosistemas de los Andes tropicales.

Ecosistemas	Servicios de aprovisionamiento								Servicios de regulación		Servicios de apoyo	Servicios culturales	
	Alimentos			Agua dulce	Combus-tible	Madera	Recolección de plantas medicinales salvajes	Energía hidro-eléctrica	Almace-namiento de carbono	Seguridad ladera abajo	Fertilidad del suelo	Recreación	Valores culturales y espirituales*
	Agricultura	Pastos	Biodiversidad agrícola										
Lagos y humedales		++	+	+++				++	+++	+	++	+++	+++
Superpáramo altoandino		+		+++			++	++	+	++	+	+++	+++
Puna	++	++	+++	+			++		+		+	+++	+
Páramo	+	++	+++	+++			++	++	+++	+++	+	+++	+
Bosque nublado				+++	+++			+++	+++	+++	+	+++	+
Valles interandinos	+++	+++	+++	+	+		+++	+	+	+	++	+++	++
Bosques andinos secos y estacionales	+	++	++	+++	+++		++	+++	+++	+++	+	+++	+

* Relacionado con tradiciones ancestrales y espirituales insustituibles

Clave: + Relevante ++ Importante +++ Muy importante

degradación antropogénica de los paisajes agrícolas puede poner en riesgo muchos ecosistemas y afectar la futura seguridad alimentaria en los Andes tropicales (Altieri y Merrick 1987; Nabhan 1989; FAO 1996; Brack 2005; Halloy *et al.* 2005a; Halloy *et al*. 2005b).

Se espera una disminución de la estabilidad y seguridad en las laderas. En los paisajes de montañas escarpadas, los ecosistemas, particularmente los bosques, tienen un papel fundamental en el control de la erosión y estabilidad de las laderas. Estos servicios entran en la categoría de *servicios de regulación* y dependen de la presencia y continuidad de la cobertura vegetal del suelo y de variables climáticas como la precipitación. Son notables aquí dos efectos del cambio climático proyectados en los Andes tropicales, por cómo podrían influir en la erosión y estabilidad de las laderas. La transformación de la precipitación brumosa (precipitación horizontal y niebla) en precipitación líquida (lluvia vertical) en áreas como el páramo y los bosques nublados podría provocar una mayor erosión. A mayores alturas, el paso de la precipitación sólida (nieve y aguanieve, o *garrotillo*) a precipitación pluvial, conduce igualmente a un incremento de la infiltración, la escorrentía y la erosión. Un aumento en la frecuencia de eventos extremos, como lluvias fuertes o prolongadas, podría tener importantes consecuencias en la estabilidad de las laderas y por lo tanto en la seguridad de los asentamientos humanos que se encuentran en ellas.

La capacidad de los ecosistemas para suministrar servicios culturales puede verse comprometida por el cambio climático. La historia cultural y la historia natural de los Andes tropicales están interconectadas. Las culturas humanas, los sistemas de conocimiento, las religiones e interacciones sociales de la población andina reflejan todos una fuerte conexión entre el paisaje y su profundo sentido de pertenencia. Las altas montañas, los lagos, ciertos árboles y animales y otras entidades geográficas y biológicas se consideran sagrados en la cosmología andina (Bauer y Stanish 2001). Estos lugares sagrados influyen en las estrategias de manejo del paisaje. Los ecosistemas de los Andes tropicales en buenas condiciones ecológicas también brindan áreas de recreación y son la base para el turismo medioambiental, importante fuente de ingresos para los países de los Andes tropicales. Los cambios relacionados con el clima podrían influir en la capacidad de los ecosistemas para suministrar servicios culturales y pueden degradar la identidad de las áreas naturales (ej., elementos icónicos y visuales de la biodiversidad). El impacto provocado por la pérdida de servicios culturales es difícil de cuantificar pero amerita atención, ya que está relacionado con el bienestar de todas las poblaciones humanas de la región.

La contribución de los ecosistemas andinos a la regulación del clima puede alterarse. Los ecosistemas andinos, particularmente los bosques andinos, el páramo y los humedales (ej., *bofedales*), contienen importantes reservas globales de carbono. El almacenamiento de carbono entra en la categoría de *servicios de regulación* y depende de condiciones climáticas como la temperatura, así como de las influencias humanas sobre el paisaje. Bajo escenarios de un futuro calentamiento, la capacidad de estos ecosistemas para almacenar y secuestrar carbono de la atmósfera podría verse reducida y se convertirían en emisores netos de gases de efecto invernadero.

Las alteraciones generadas por el cambio climático en la distribución y abundancia de las especies pueden afectar a los servicios ecosistémicos relacionados con la biodiversidad. La biodiversidad influye en la provisión de servicios ecosistémicos a través de fuertes vínculos entre especies biológicas en procesos como la polinización, la regulación del clima y el control de las enfermedades, entre otros (Evaluación de los Ecosistemas del Milenio 2005). En los paisajes de los altos Andes, las correlaciones entre la biodiversidad y la densidad de la población humana sugieren que las personas han dependido durante mucho tiempo de los servicios ecosistémicos relacionados con la biodiversidad (Fjeldså 2007). La clave para el suministro de servicios ecosistémicos relacionados con la biodiversidad es frecuentemente la composición de las especies, no necesariamente el número de especies que habitan el ecosistema. Con el cambio climático en los Andes, la pérdida de especies sensibles o los desplazamientos de sus distribuciones podrían afectar a la composición de las comunidades ecológicas, con implicaciones en el control de las enfermedades y las actividades agrícolas.

Probablemente se producirán interacciones entre el cambio climático, sus consecuencias sobre los ecosistemas andinos y sus servicios, y el uso humano de los recursos. Se esperan modificaciones del comportamiento humano en respuesta al cambio climático; estas modificaciones podrían exacerbar los impactos del cambio climático sobre los ecosistemas. Los sistemas acuáticos también constituyen un buen ejemplo. Como el cambio climático ha alterado los patrones de flujo de agua, es probable que se intensifiquen las modificaciones en los sistemas de agua dulce debido a los embalses y extracciones de agua. Por ejemplo, se pronostica que el caudal de los ríos alimentados por glaciares se incremente inicialmente al fundirse estos, pero que luego descienda hasta niveles inferiores a los reportados históricamente tras la extinción de los glaciares. En el caso de los ríos que alimentan el páramo, las temperaturas más cálidas podrían secar los páramos y comprometer su función como lentos liberadores de agua hacia los ríos. En consecuencia, la amortiguación que actualmente mantiene los caudales de los ríos sin que influya la variabilidad estacional de las precipitaciones, podría desaparecer junto con los glaciares y el desecamiento de los páramos. Cuando las corrientes fluviales presentan diferencias estacionales más marcadas en su caudal, puede existir más presión para alterar el ritmo de descarga mediante la construcción de embalses de almacenamiento para solucionar las necesidades humanas de agua. Como alternativa, mejorar o incrementar los *bofedales* andinos podría ser una manera de mejorar la regulación hídrica (Yager *et al*. 2008; Yager 2009; Benítez *et al*. 2010). Este es solo un ejemplo de los tipos de retroalimentación que podrían ocurrir en el futuro al afectar el cambio climático a los servicios ecosistémicos de los que dependen las poblaciones humanas de los Andes tropicales.

Conclusiones

Los efectos del cambio climático se han documentado en todos los continentes y los cambios biológicos observados se han atribuido posteriormente al cambio climático en muchos lugares (véase Parmesan 2006 para una revisión). La información publicada que establece este nexo es aún escasa para los Andes tropicales en lo referente a las distintas especies o grupos taxonómicos

y quizás aún más en relación a las tendencias a nivel de ecosistema. El resumen de los efectos observados y esperados del cambio climático en los ecosistemas andinos tropicales presentado en este libro constituye un primer intento de llenar ese vacío en el conocimiento actual.

Los modelos regionales pronostican que la magnitud del cambio climático en los altos Andes tropicales será una de las más graves a nivel mundial, comparándola la de las latitudes altas del hemisferio norte, particularmente en lo que se refiere al calentamiento a grandes alturas. Lo diferente en los Andes tropicales son los impactos directos del cambio climático sobre las vidas y el sustento de millones de personas económicamente vulnerables y que dependen de los bienes y servicios que les ofrecen estos ecosistemas. Existe un claro nexo cultural entre las sociedades humanas y los ecosistemas que las rodean, establecido por la larga historia de ocupación y uso humano de los paisajes de los Andes tropicales. Los cambios previstos inducidos por el clima sobre la disponibilidad de agua y los servicios ecosistemicos relacionados con la agricultura son de especial importancia para el futuro cercano de los Andes tropicales. El valor de los servicios ecosistémicos que están en riesgo a causa del cambio climático es alto. Una vez perdidos, muchos de estos servicios serán irreemplazables.

Las actividades humanas (ej., tala de bosques, alteración de los ríos, minería, pastoreo) ejercen ya una presión cada vez mayor sobre los ecosistemas de los Andes tropicales y su capacidad de suministrar servicios ecosistémicos clave (Jarvis *et al*. 2010). El cambio climático se superpone a estas otras alteraciones del paisaje inducidas por el ser humano. Si bien las incertidumbres de las proyecciones del cambio climático futuro suponen un desafío para las decisiones sobre el manejo de recursos, se deben promover esfuerzos inmediatos para mitigar las consecuencias negativas de otros factores de estrés en la región. Se necesitan estrategias para un manejo de los recursos naturales más integrado y adaptable para abordar los efectos actuales y futuros del cambio climático en los ecosistemas de los Andes tropicales y reducir la vulnerabilidad de las poblaciones humanas a la posterior reducción y pérdida de servicios ecosistémicos importantes (Andrade-Pérez *et al*. 2010).

Agradecimientos

Agradecemos a S. Herzog, P. Jørgensen, J. Maldonado, M. Maldonado, H. Mooney, P. Olivas, A. Seimon, H. Tiessen, C. Toledo, J. Watling, y a todos los que participaron en el taller de mayo de 2009 por su información y sugerencias, que ayudaron a enriquecer este capítulo.

Literatura Citada

Altieri, M. A. y L. Merrick. 1987. In situ conservation of crop genetic resources through maintenance of traditional farming systems. *Economic Botany* 41(2):86-96.

Andrade Pérez, A., B. Herrera Fernández y R. Cazzolla Gatti (eds). 2010. *Building resilience to climate change: ecosystem-based adaptation and lessons from the field*. Gland: International Union for the Conservation of Nature. 164 pp.

Bauer, B. S. y C. Stanish. 2001. *Ritual and pilgramage in the ancient Andes: the islands of the sun and the moon.* Austin: University of Texas Press.

Benítez, S., A. Blanco, J. Cole, M. Ibáñez, J. J. Rodríguez y S. Halloy. 2010. Using water funds to finance watershed conservation in the Andes and Costa Rica. *Mountain Forum* 10:71-73.

Brack, A. 2005. *Deuda genética: los países pobres y la seguridad alimentaria de los países ricos*. Online: ttp://groups.yahoo.com/group/Biodiversidad_PERU/

Bradley, R. S., F. T. Keimig y H. F. Díaz. 2004. Projected temperature changes along the American cordillera and the planned GCOS network. *Geophysical Research Letters* 31:L16210.

Bradley, R. S., M. Vuille, H. F. Díaz y W. Vergara. 2006. Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science* 312:1755-1756.

Brooks, M. L., C. M. D'Antonio, D. M. Richardson, J. B. Grace, J. E. Keeley, J. M. Di Tomaso, R. J. Hobbs, M. Pellant y D. Pyke. 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience* 54:677-688.

Buchmann, S. L. y G. P. Nabhan. 1996. *The forgotten pollinators*. Washington, DC: Island Press.

Buytaert, W., R. Celleri, B. DeBievre, F. Cisneros, G. Wyseure, J. Deckers y R. Hofstede. 2006. Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews* 29:53-72

Colwell, R. K., G. Brehm, C. Cardelús, A. C. Gilman y J. T. Longino. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.

Cuesta Camacho, F. 2007. *Efectos del cambio climático en el rango de distribución de especies en los Andes del Norte*. La Paz: Curso GLORIA, Bolivia.

Crooks, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97:153-166.

DeLucia, E. H., C. L. Casteel, P. D. Nabity y B. F. O'Neill. 2008. Insects take a bigger bite out of plants in a warmer, higher carbon dioxide world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:1781-1782.

Dudley, N. y S. Stolton. 2003. Ecological and socio-economic benefits of protected areas in dealing with climate change. Pp. 215-231 en *Buying time: a user's manual for building resistance and resilience to climate change in natural systems*, editado por L. J. Hansen, J. L. Biringer y J. R. Hoffman. Berlin: WWF. 246 pp.

Erickson, C. L. 2000. The Lake Titicaca Basin – a Precolumbian built landscape. Pp. 311-354 en *Imperfect balance: landscape transformations in the Precolumbian Americas*, editado por D. Lenz. New York: Columbia University Press.

FAO. 1996. *The state of the world´s plant genetic resources for food and agriculture*. Rome: Food and Agriculture Organization.

FAO. 2003. *Review of world water resources by country. FAO Technical Papers, Water Reports 23*. Rome: Food and Agriculture Organization.

Fjeldså, J. 2007. The relationship between biodiversity and population centres: the high Andes region as an example. *Biodiversity and Conservation* 16:2739-2751.

Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55:73-106.

Fox, D. 2007. Back to the no-analog future. *Science* 316:823-825.

Garrett, K. A. 2008. Climate change and plant disease risk. Pp. 143-155 en *Global climate change and extreme weather events: understanding the contributions to infectious disease emergence*, editado por D. A. Relman, M. A. Hamburg, E. R. Choffnes y A. Mack. Washington, DC: National Academies Press.

Halloy, S. R. P. 1981. La presión de anhídrido carbónico como limitante altitudinal de las plantas. *Lilloa* 35:159-167.

Halloy, S. R. P. 1983. El límite superior de aridez, límite de vegetación y el problema de los lagos, nevés y glaciares activos en el "Núcleo Árido" de la Cordillera Andina. *Actas 1era Reunión Grupo Periglacial Argentino, Mendoza. Anales 83, IANIGLA* 5:91-108.

Halloy, S. R. P. 1985. Reencuentro de *Azorella biloba* (Schlecht.) Wedd. En Tucumán. *Lilloa* 36:267-269.

Halloy, S. R. P. 2002. Variations in community structure and growth rates of high-Andean plants with climatic fluctuations. Pp. 227-239 en *Mountain biodiversity: a global assessment*, editado por C. Körner y E. M. Spehn. Londres: Parthenon Publishing.

Halloy, S. R. P., R. Ortega Dueñas, K. Yager y A. Seimon. 2005a. Traditional Andean cultivation systems and implications for sustainable land use. *Acta Horticulturae* 670:31- 55.

Halloy, S. R. P., A. Seimon, K. Yager y A. Tupayachi Herrera. 2005b. Multidimensional (climate, biodiversity, socio-economics, agriculture) context of changes in land use in the Vilcanota watershed, Peru. Pp. 323-337 en *Land use changes and mountain biodiversity*, editado por E. M. Spehn, M. Liberman Cruz y C. Körner. Boca Ratón FL: CRC Press LLC.

Hardy, D. R. y S. P. Hardy. 2008. White-winged Diuca Finch (*Diuca speculifera*) Nesting on Quelccaya Ice Cap, Peru. *Wilson Journal of Ornithology* 120:613-617.

IPCC. 2007. Summary for Policymakers. Pp. 7-22 en *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, editado por M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden y C. E. Hanson. Cambridge: Cambridge University Press.

Jarvis, A., J. L. Touval, M. Castro Schmitz, L. Sotomayor y G. G. Hyman. 2010. Assessment of threats to ecosystems in South America. *Journal for Nature Conservation* 18:180-188.

Josse, C., F. Cuesta, G. Navarro, V. Barrena, E. Cabrera, E. Chacón-Moreno, W. Ferreira, M. Peralvo, J. Saito y A. Tovar. 2009a. *Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Lima: Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTAUNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM, and RUMBOL SRL.

le Roux, P. C. y M. A. McGeoch. 2008. Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. *Global Change Biology* 14:2950-2962.

Levine, J. M., P. B. Adler y S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975-989.

López, R. P. y C. Zambrana-Torrelio. 2006. Representation of Andean dry ecoregions in the protected areas of Bolivia: the situation in relation to the new phytogeographical findings. *Biodiversity and Conservation* 15:2163-2175.

Mann, C. C. 2000. Earthmovers of the Amazon. *Science* 287:786-789.

Marengo, J. A. 2007. *Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade. Caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o territorio brasileiro ao longo do Século XXI*. Brasilia: Ministerio do Meio Ambiente. 214 pp.

Marengo, J. A., R. Jones, L. Alves y M. Valverde. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology* 29:2241-2255.

Marengo, J. A., W. R. Soares, C. Saulo y M. Nicolini. 2004. Climatology of the Low Level Jet east of the Andes as derived from the NCEP-NCAR reanalyses: characteristics and temporal variability. *Journal of Climate* 17:2261-2280.

Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Millennium Ecosystem Assessment synthesis report*. Washington, DC: Island Press.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-58.

Nabhan, G. P. 1989. *Enduring seeds: Native American agriculture and wild plant conservation*. California: North Point Press.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637-69.

Pérez, C., C. Nicklin, O. Dangles, S. Vanek, S. Sherwood, S. Halloy, K. Garrett y G. Forbes. 2010. Climate change in the high Andes: implications and adaptation strategies for smallscale farmers. *International Journal of Environmental, Cultural, Economic and Social Sustainability* 6:1-16.

Ruiz, D., M. P. Arroyave, A. M. Molina, J. F. Barros, M. E. Gutiérrez y P. A. Zapata. 2009. *Signals of climate variability/change in surface water supply of high-mountain watersheds - case study: Claro River high mountain basin, Los Nevados Natural Park, Andean Central Mountain Range, Colombia*. World Bank Group, 207 pp.

Ruiz, D., H. A. Moreno, M. E. Gutiérrez y P. A. Zapata. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of the Total Environment* 398:122-132.

Seimon, A., S. R. P. Halloy y T. A. Seimon. 2007. Global high-altitude limits for aquatic vascular plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39:340-341.

Seimon, T. A., A. Seimon, P. Daszak, S. R. P. Halloy, L. M. Schloegel, C. A. Aguilar, P. Sowell, A. D. Hyatt, B. Konecky y J. E. Simmons. 2007. Upward range extension of Andean anurans and chytridiomycosis to extreme elevations in response to tropical deglaciation. *Global Change Biology* 13:288-299.

Sih, A., A. M. Bel y J. L. Kerby. 2004. Two stressors are far deadlier than one. *Trends in Ecology and Evolution* 19:274-276.

Solman S., M. Núñez y M. F. Cabré. 2008. Regional climate change experiments over southern South America. I: Present Climate. *Climate Dynamics* 30:533-552.

Svenning, J. C. y R. Condit. 2008. Biodiversity in a warmer world. *Science* 322:206-207.

Tewksbury, J. J., R. B. Huey y C. A. Deutsch. 2008. Putting the heat on tropical Animals. *Science* 320:1296-1297.

Thompson, L. G., E. Mosley-Thompson, H. Brecher, M. Davis, B. León, D. Les, P. N. Lin, T. Mashiotta y K. Mountain. 2006. Abrupt tropical climate change: past and present. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:10536-10543.

Ulloa, D. y K. Yager. 2008. *El cambio climático: ¿cómo lo sentimos y qué proponemos para adaptarnos?* La Paz: Conservation International. 28 pp.

Urrutia, R. y M. Vuille. 2009. Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of Geophysical Research* 114:D02108.

Vergara, W., A. Deeb, A. Valencia, R. Bradley, B. Francou, A. Zarzar, A. Grünwaldt y S. Haeussling. 2007. Economic impacts of rapid glacier retreat in the Andes. *EOS, Transactions, American Geophysical Union* 88:261-263.

von May, R., A. Catenazzi, A. Angulo, J. L. Brown, J. Carrillo, G. Chávez, J. H. Cordova, A. Curo, A. Delgado, M. A. Enciso, R. Gutiérrez, E. Lehr, J. L. Martinez, M. Medina-Mueller, A. Miranda, D. R. Neira, J. A. Ochoa, A. J. Quiroz, D. A. Rodríguez, L. O. Rodríguez, A. W. Salas, T. Seimon, A. Seimon, K. Siu-Ting, J. Suárez, C. Torres y E. Twomey. 2008. Current state of conservation knowledge on threatened amphibian species in Peru. *Tropical Conservation Science* 1:376-396.

Vos, C. C., P. Berry, P. Opdam, H. Baveco, B. Nijhof, J. O'Hanley, C. Bell y H. Kuipers. 2008. Adapting landscapes to climate change: examples of climate-proof ecosystem networks and priority adaptation zones. *Journal of Applied Ecology* 45:1722-1731.

Vuille, M. y R. S. Bradley. 2000. Mean annual temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters* 27:3885-3888.

Vuille, M., B. Francou, P. Wagnon, I. Juen, G. Kaser, B. G. Mark y R. S. Bradley. 2008. Climate change and tropical Andean glaciers: past, present and future. *Earth Science Reviews* 89:79-96.

Vuille, M. y F. Keimig. 2004. Interannual variability of summertime convective cloudiness and precipitation in the central Andes derived from ISCCP-B3 data. *Journal of Climatology* 17:3334-3348.

White, E. M., J. C. Wilson y A. R. Clarke. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions* 12:443-455.

Yager, K. 2009. *A herder's landscape: deglaciation, desiccation and managing green pastures in the Andean puna*. PhD thesis. New Haven: Yale University.

Yager, K., H. Resnikowski y S. R. P. Halloy. 2008. Grazing and climatic variability in Sajama National Park, Bolivia. *Pirineo* 163:97-109.

Yager, K., D. Ulloa y S. R. P. Halloy. 2009. *Conducting an interdisciplinary workshop on climate change: facilitating awareness and adaptation in Sajama National Park, Bolivia*. Hamburg: Hamburg University of Applied Sciences.

Manejo Adaptativo para la Conservación de la Biodiversidad frente al Cambio Climático – Perspectiva en los Andes Tropicales

David G. Hole, Kenneth R. Young, Anton Seimon, Carla Gómez Wichtendahl, Dirk Hoffmann, Klaus Schutze Páez, Silvia Sánchez, Douglas Muchoney, H. Ricardo Grau y Edson Ramírez

Los Andes tropicales son una región globalmente importante para la biodiversidad (Mittermeier *et al*. 2004). La espectacular heterogeneidad ambiental de la región, que incluye fuertes gradientes de altitud y humedad, y un complejo mosaico de rocas madre y suelos (Young, Capítulo 8), junto con el amplio rango de variabilidad histórica de los climas andinos (Capítulo 5) han ayudado a conformar esta remarcable diversidad biológica (ej., Trenel *et al.* 2008; Antonelli *et al.* 2009; Guarnizo *et al.* 2009). Estos mismos procesos también han moldeado el contexto humano y han brindado los recursos naturales que ahora sustentan el bienestar de millones de personas, incluyendo tierras para agricultura y ganadería, agua para el uso doméstico, el riego y las industrias, y espacio para los asentamientos. La región es uno de los lugares clave a nivel mundial para el desarrollo de sociedades humanas primitivas, desde asentamientos organizados hasta la agricultura de regadío y la domesticación de especies de plantas y animales (Denevan 2001). Por tanto, tiene actualmente grandes extensiones de paisajes dominados por el ser humano, desde centros altamente urbanizados hasta áreas más rurales, donde los bosques nativos han sido reemplazados por la agricultura y por plantaciones de árboles no nativos. Incluso los ambientes secos y los lugares muy elevados son frecuentemente usados para el pastoreo extensivo de ganado. Esto deja relativamente pocas áreas libres de la presencia humana, siendo las principales excepciones los fríos y húmedos bosques nublados y los páramos muy húmedos de las altas montañas de los Andes septentrionales. Como resultado de estos patrones de uso del suelo históricos y contemporáneos, han existido durante mucho tiempo tensiones entre las necesidades de conservación y protección de la biodiversidad natural y aquellas relacionadas con el desarrollo económico y la reducción de las desigualdades sociales (Terborgh 1999). Estas tensiones aumentan sustancialmente la complejidad de los planes de conservación en la región.

Históricamente, es poco probable que el ritmo de los cambios en la cobertura vegetal de los paisajes tropicales haya sido tan rápido como en los últimos 50 años (Young 2007). La deforestación y la conversión de tierras han conducido en décadas recientes a una pérdida sin precedentes de los hábitats naturales, con profundas implicaciones en el funcionamiento continuado de ecosistemas enteros (MEA[1] 2005). El cambio climático en curso y proyectado añade a esta combinación un nuevo componente sustancial. Ya se están percibiendo cambios dramáticos tanto en los sistemas y procesos bióticos como en los abióticos en los Andes tropicales, con disminución del hielo de los glaciares y el desplazamiento hacia arriba de los rangos de distribución de la biota hasta las áreas altoalpinas (Seimon *et al.* 2007), con la población local alterando ya sus usos del suelo en respuesta a ello (Postigo *et al*. 2008; Young 2008). Tales cambios están teniendo impactos profundos en la fenología, distribución y abundancia de las especies (Parmesan 2006) cuya magnitud se intensificará en el futuro. Particularmente preocupantes para la conservación son los probables cambios en la representación y abundancia de las especies dentro de las áreas protegidas existentes y a lo largo de sus redes (Araújo *et al.* 2004; Hole *et al*. 2009), así como la alta probabilidad de cambios profundos en la localización y funcionamiento continuado de muchos ecosistemas andinos (Anderson *et al*., Capítulo 1). En efecto, tales cambios probablemente derivarán en la formación de comunidades "no análogas" (es decir, ensamblajes de especies de los que no existen ejemplos en la actualidad) (Williams y Jackson 2007). Dado el ritmo previsto y las probables consecuencias del cambio climático, magnificadas en regiones como los altos Andes (Bradley *et al*. 2006; IPCC 2007), es fundamental adaptar las estrategias de manejo de la conservación en un esfuerzo por mantener su efectividad frente al cambio climático. Sin este esfuerzo, la región se arriesga a perder componentes sustanciales de su biodiversidad (Larsen *et al.*, Capítulo 3), sus procesos ecológicos clave (Aguirre *et al*., Capítulo 4) y se expone al desbaratamiento de sus ecosistemas, conduciendo a la reducción o pérdida de los servicios que brindan (Anderson *et al.*, Capítulo 1).

En este capítulo, nuestra meta es dirigir el enfoque de la conservación en los Andes hacia el manejo adaptativo. No se pretende ofrecer una cobertura exhaustiva- los temas que incluye son amplios y necesitan ser considerados más detalladamente. En lugar de ello, comenzamos el proceso identificando el espectro de riesgos y oportunidades para la conservación de la biodiversidad y el manejo adaptativo que presenta el cambio climático en el contexto único de la región andina tropical. Destacamos algunas de las principales herramientas disponibles para evaluar la vulnerabilidad de la biodiversidad y de los ecosistemas, y describimos una gama de opciones de conservación y manejo que podrían ser seleccionadas, basándonos en el grado de manipulación y uso necesario para mantener el bienestar humano. En algunos casos, probablemente se necesitará la protección estricta de los ecosistemas muy frágiles y de las especies silvestres en peligro. En otros casos, será probablemente más adecuada una mezcla de conservación a través de los sistemas de áreas protegidas y de la planificación integral del uso sostenible del suelo. Después consideramos brevemente las opciones de monitoreo de los impactos del cambio

[1] Evaluación de los Ecosistemas del Milenio

climático y la efectividad de las acciones de manejo, antes de destacar las oportunidades (aunque limitadas) que el cambio climático puede brindar a la conservación. Finalmente, identificamos las necesidades críticas de capacidad institucional en la región, que se requieren de manera urgente para una adaptación efectiva, eficiente y equitativamente posible ante los profundos desafíos planteados por el cambio climático.

Estado Actual de la Conservación de la Biodiversidad Andina

Las áreas protegidas son la herramienta más importante para la conservación de la biodiversidad en la región de los Andes tropicales y han experimentado un incremento sustancial en su número y superficie durante los últimos 15 años (Hoffmann *et al*., Capítulo 22). Actualmente, alrededor del 15% del territorio de las cuatro naciones andinas tiene el estatus de área protegida nacional. Aunque la designación de las áreas protegidas ha estado generalmente basada en objetivos de biodiversidad, no ha conducido necesariamente a la representación de las áreas biológicamente más prístinas o valiosas dentro de los ecosistemas prioritarios. Más recientemente, las áreas protegidas han sido creadas en muchos casos simplemente en base a oportunidades sociopolíticas.

Aunque no se han llevado a cabo de manera sistemática evaluaciones sólidas de representatividad en los diferentes sistemas de áreas protegidas, alrededor del 70-80% de las especies probablemente están representadas dentro de las áreas protegidas nacionales (excluyendo las áreas protegidas a nivel municipal y departamental, áreas de conservación indígenas y comunitarias y tierras indígenas comunales). De todas formas, la representación está parcializada hacia las tierras bajas y el piedemonte y se ha prestado poca atención a los procesos ecológicos, especialmente en las regiones occidentales.

Las limitaciones en capacidad y datos hacen que los potenciales vacíos en la red frente al cambio climático sean ampliamente desconocidos. De todas formas, existe ahora el impulso de integrar las numerosas áreas de conservación adicionales manejadas a niveles locales y regionales dentro de los Sistemas Nacionales de Áreas Protegidas (Hoffmann 2009; Hoffmann *et al.*, Capítulo 22), en algunos casos dirigido por los gobiernos municipales y en otros por indígenas, que podrían cumplir un importante rol en la adaptación de los esfuerzos nacionales de conservación de la biodiversidad a los desafíos del cambio climático. Hay también esfuerzos en marcha para definir corredores de conservación nacionales y regionales que sirvan para conectar áreas protegidas (ej., el Corredor Vilcanota-Amboró en Bolivia y Perú; tres corredores altitudinales en las laderas orientales de Colombia). Sin embargo, solo Colombia ha incorporado recientemente el cambio climático como un componente explícito de los procesos de planificación de la conservación (véase Apéndice 2.1 y Hoffmann *et al.*, Capítulo 22 para mayores detalles). Por tanto, las prioridades críticas para la región de los Andes tropicales son una fuerte investigación básica (incluyendo el acopio de datos de referencia) como también el modelamiento de los futuros cambios potenciales en la distribución de las especies y los consiguientes cambios en la provisión de servicios ecosistémicos.

Manejo adaptativo e Identificación de Futuras Vulnerabilidades y Oportunidades

Si tenemos que ser proactivos al hablar del cambio climático, la identificación de las posibles vulnerabilidades y la evaluación de respuestas de adaptación probables, así como la identificación de las oportunidades potenciales, son de primordial importancia. Las estrategias proactivas probablemente resultarán ser tanto más efectivas a nivel de costos (Hannah *et al*. 2007) como éticamente más responsables- en lo referente a prevención o mitigación de algunos de los peores impactos potenciales del cambio climático (Adger *et al.* 2009). De todas formas, dada la magnitud de la incertidumbre en las proyecciones del cambio climático y en las respuestas de las especies, ecosistemas y seres humanos, la planificación de la conservación debe establecerse en el contexto de una serie de escenarios futuros potenciales. Tal enfoque no es excusa para no actuar, sino una llamada al manejo adaptativo.

El manejo adaptativo es un proceso iterativo de toma de decisiones óptimas frente a la incertidumbre, que intenta reducir con el tiempo dicha incertidumbre mediante el monitoreo a nivel de sistema (véase Sutherland 2006 para mayores detalles). Hablando en forma general, tal enfoque tiene cinco etapas (Figura 2.1): 1) definir los futuros escenarios plausibles y establecer metas de conservación dentro de este rango plausible; 2) ejecutar acciones de conservación; 3) las acciones conducirán a una nueva conducta al interior del sistema; 4) monitorear para detectar cambios en el sistema; 5) analizar los impactos de las acciones de conservación y ajustar las metas iniciales de acuerdo a ello. El ciclo entonces se repite.

Sin embargo, el alto grado de variabilidad histórica y actual del clima andino representa un desafío sustancial para la identificación de escenarios futuros (Figura 2.1, Etapa 1) en relación a los impactos del cambio climático en las especies, procesos y ecosistemas. Por ejemplo, en gran parte de la región altoandina por encima de los 3000 m, los datos climatológicos indican que la variabilidad térmica interanual está sincronizada a nivel regional y controlada mayormente por las fases de El Niño- Oscilación del Sur (ENOS), mientras que los patrones de precipitación varían espacialmente. En Cusco, en el sur de Perú, el rango interanual de variación de la temperatura máxima diaria durante el verano ha sido tan amplio como 3.8 °C (desde +2.5 °C acompañando a un fuerte evento de El Niño en 1983, a -1.3 °C bajo las condiciones de La Niña en 1984). Históricamente, tal rango de variabilidad es probablemente la norma, aunque la evidencia glaciológica sugiere desplazamientos hacia abajo en la línea basal de las temperaturas medias seguidos de un retorno a los niveles actuales ocurrido probablemente durante la Pequeña Edad del Hielo (1500-1900 DC).

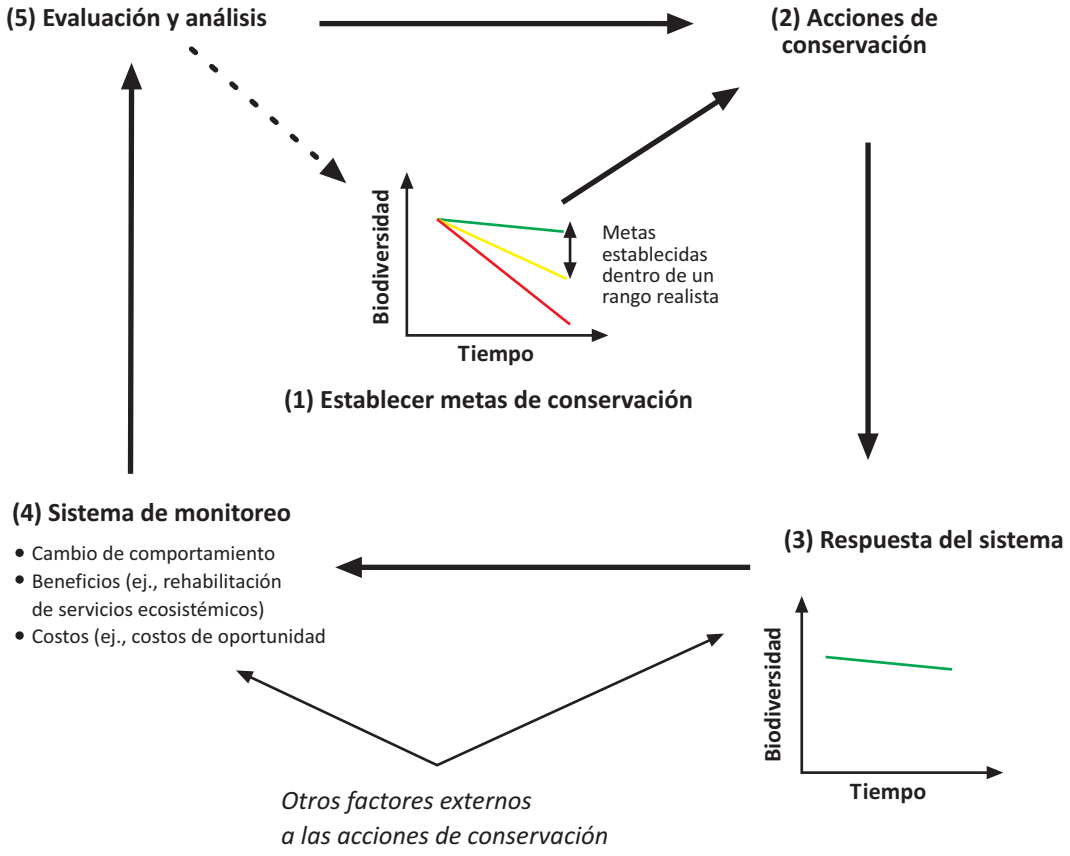


Figura 2.1. Esquema simple de las cinco etapas del proceso de manejo adaptativo: 1) Definir futuros escenarios plausibles basados en modelos y/o opiniones expertas y establecer metas de conservación dentro de este rango plausible; 2) Ejecutar acciones de conservación; 3) Las acciones conducirán a una nueva conducta al interior del sistema, que también estará sujeta a la influencia de múltiples factores externos; 4) Monitorear para detectar cambios en la conducta del sistema, así como la influencia de factores externos, incluyendo la estimación de los costos directos e indirectos de las acciones de manejo, tanto positivos (ej., rehabilitación de los servicios ecosistémicos) como negativos (ej., costo de oportunidad de la producción agrícola perdida); 5) Alimentar estos datos a través de un análisis de los impactos de las acciones de conservación, y ajustar los modelos/escenarios y metas iniciales de acuerdo a ello. Este ciclo se repite entonces a intervalos de tiempo apropiados.

Tal variabilidad climática natural plantea dos desafíos. En primer lugar, conduce a una mayor incertidumbre en las proyecciones del futuro cambio climático en la región, particularmente a las escalas relativamente finas requeridas por la mayoría de las necesidades de ordenamiento del territorio (Vuille *et al*. 2008). En segundo lugar, ha dado forma al entorno evolutivo de la biodiversidad regional, mejorando potencialmente la resiliencia de las especies y ecosistemas ante los extremos climáticos secuenciales. Por otra parte, la amplitud de tales sacudidas climáticas de corta duración (es decir 3.8 °C) sobrepasa el incremento térmico neto proyectado para fines

del siglo XXI en todos los escenarios de emisiones salvo en el más extremo según los modelos climáticos para los Andes. Por lo tanto, existe el riesgo de que algunas evaluaciones puedan sobreestimar los impactos del cambio climático, pronosticando extinciones en regiones donde las especies o componentes de las poblaciones están, al menos potencialmente, preadaptados. Sin embargo, quizás sea más relevante la capacidad de las distintas especies y sistemas ecológicos para adaptarse a una base térmica creciente que desplaza cada vez más las distribuciones hacia temperaturas más altas, seguramente superando la experiencia histórica. Por tanto, el contexto andino pone de relieve una cuestión clave en el desarrollo de escenarios de impactos potenciales del cambio climático: ¿cuál es el nivel aceptable de incertidumbre? Sin embargo en la práctica, al considerar las metas de conservación, tal incertidumbre exige el uso de múltiples, pero inevitablemente limitadas fuentes de datos, y por lo tanto una valoración sensata de la vulnerabilidad.

Evaluación de la Vulnerabilidad
Impactos Directos

En términos generales, la vulnerabilidad de una especie al cambio climático es producto de su susceptibilidad (definida por sus rasgos biológicos intrínsecos), su exposición (¿se encuentra en una región con intenso cambio climático?) y su capacidad adaptativa (¿se puede adaptar al cambio climático?) (Figura 2.2). La vulnerabilidad de un ecosistema puede entonces definirse como las interacciones y sinergias probablemente complejas entre las vulnerabilidades relativas de sus especies y los procesos abióticos próximos (véase en el Capítulo 4 una discusión sobre la complejidad de las interacciones).

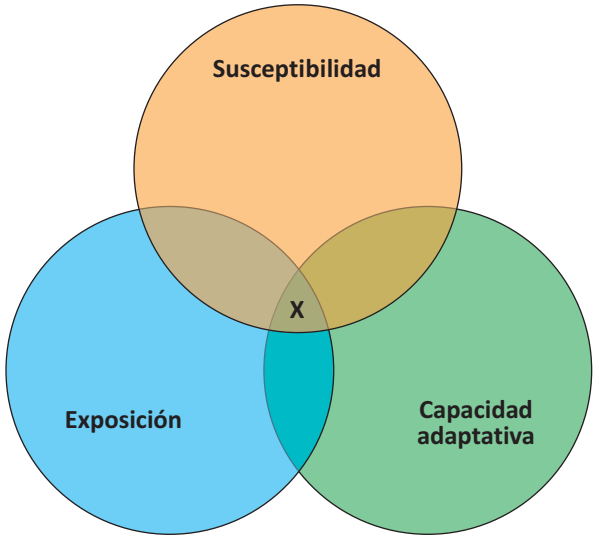


Figura 2.2. Representación esquemática de la vulnerabilidad de una especie al cambio climático, donde cada componente varía de “bajo” a “alto” en función del gradiente de color, de manera que “X” representa las más alta vulnerabilidad (es decir la intersección de los tres componentes – alta susceptibilidad, alta exposición y baja capacidad adaptativa).

Estos tres componentes pueden estimarse usando una variedad de fuentes de datos y metodologías que requieren diferentes grados de capacidad técnica, calidad y cantidad de datos entrantes, habilidad para proporcionar proyecciones futuras solidas, definición de escala operativa y -de forma crítica- las incertidumbres asociadas (Cuadro 2.1). El enfoque más simple consiste en identificar aquellas características biológicas de cada especie (o de un grupo taxonómico) que, en base a opiniones de expertos, probablemente predisponen a una especie a ser susceptible al cambio climático (Foden *et al.* 2009). Tales características pueden consistir en un estrecho rango altitudinal a alturas superiores, un alto grado de especialización de hábitat o la dependencia de unas pocas especies de presa o huésped. Asimismo, la capacidad adaptativa de una especie puede considerarse limitada si su dispersión es pobre o si su diversidad genética es baja. La exposición puede entonces estimarse en base, por ejemplo, a su tolerancia térmica (Jiguet *et al.* 2006) respecto a las anomalías climáticas proyectadas a lo largo de su área de distribución. Este enfoque tiene muchas ventajas – por ejemplo, se relaciona directamente con la ecología de la especie; evita la necesidad de desarrollar un modelo más complejo de la relación entre el clima y la distribución de la especie; y estos son datos "sencillos" por lo que puede ser aplicado a una amplia gama de especies y taxones. El inconveniente es que provee información limitada sobre la probable distribución espacial futura de la biodiversidad, que es fundamental para los planes de conservación, y las interacciones entre los componentes de la vulnerabilidad pueden pasarse por alto.

En el extremo opuesto del espectro de requerimientos de datos está el modelamiento de distribuciones geográficas de especies (SDM) (Graham *et al.*, Capítulo 21; Pearson y Dawson 2003). Teniendo datos adecuados y sólidos en formato de grilla de presencia/ausencia para una especie en toda su área de distribución, o un número suficiente de localidades de presencia precisas, a escala fina y ambientalmente representativas de la distribución de la especie, así como capacidad técnica en análisis estadístico y SIG, es relativamente fácil generar proyecciones presentes y futuras de las distribuciones de cada especie a escalas locales, regionales o continentales (aunque la interpretación de los resultados del modelo requiere experticia en ecología). Las ventajas incluyen estimaciones cuantificadas de la sensibilidad (ej., reducción/incremento de la futura extensión del rango de distribución) y proyecciones espaciales explícitas de los potenciales rangos de distribución futuros de las especies –un resultado que no está disponible por ningún otro medio. Las desventajas incluyen la amplia variedad de supuestos en las que estos modelos confían (véase Graham *et al.*, Capítulo 21) y la consiguiente necesidad de interpretaciones precavidas. Los recientes avances en el desarrollo de la próxima generación de SDM buscan superar todas estas desventajas y supuestos (ej., Keith *et al*. 2008) mediante la incorporación de requerimientos de hábitat, dinámicas poblacionales y dispersión en el marco bioclimático de los modelos. El lado negativo es que dichos modelos requerirán un conocimiento mucho más profundo de la ecología de cada especie. Por tanto, los pros y contras inherentes a estas metodologías deberían ser considerados cuidadosamente al aplicar análisis que sirvan como base del proceso de manejo adaptativo.

Cuadro 2.1. Ejemplos de los métodos actualmente disponibles para evaluar la vulnerabilidad e identificar futuros escenarios de patrones de biodiversidad.

Método	Descripción	Identificativos	Ejemplos de Referencias
Evaluaciones basadas en los rasgos biológicos	Identificación por parte de expertos de los rasgos generales de historia de vida que predisponen a la susceptibilidad	Susceptibilidad; Capacidad adaptativa	(Foden *et al*. 2009)
Cambios en los parámetros climáticos	Representación espacial de los cambios en los parámetros climáticos derivados de los resultados de los modelos climáticos globales y regionales	Exposición; Refugios	(Ohlemuller *et al.* 2006; Williams *et al*. 2007)
Modelos de distribución de especies (SDM)	Asociación estadística modelada entre la distribución actual de las especies y el clima actual – por tanto se puede pronosticar la distribución para climas futuros (ej., Maxent; Modelos Aditivos Generalizados; Árboles de Regresión Múltiple Aditiva)	Susceptibilidad, por ejemplo, por la superposición de la distribución actual y futura o por cambios futuros en la extensión de la distribución; Exposición; Proyecciones espaciales explícitas	(Pearson y Dawson 2003; Hole *et al*. 2009)
Modelos dinámicos (globales) de vegetación (D[G]VM)	Modelos basados en procesos que simulan cambios y dinámicas en la vegetación en respuesta al clima y a otros operadores (ej., LPJ[2]; VECODE[3]; BIOME)	Susceptibilidad de cada especie vegetal modelada; Susceptibilidad de otras especies mediante proyecciones espaciales explícitas de presencia futura del hábitat adecuado.	(Scott *et al.* 2002; Hannah *et al.* 2008)
Análisis de viabilidad poblacional (PVA)	Modelo específico (que requiere conjuntos de datos extensos) para especies que determina la viabilidad de una o más poblaciones en el tiempo, en base a operadores internos y externos de las dinámicas poblacionales	Vulnerabilidad	(Brito y Figueiredo 2003; Vargas *et al.* 2007)

[2] Lund-Potsdam-Jena Dynamic Global Model
[3] Vegetation Continuous Description Model

Impactos Indirectos

En la región andina se están comenzando a comprender los impactos directos del cambio climático en la biodiversidad y se empieza a tomar conciencia de la diversidad y magnitud de las respuestas de los seres humanos cuyas vidas y medios de subsistencia han sido alterados por este (Young y Lipton 2006). Sin embargo, apenas se ha prestado atención a los impactos que tendrán sobre la biodiversidad las respuestas humanas al cambio climático. Con todo, estos impactos "indirectos" pueden adquirir magnitudes y alcances iguales o superiores a los de los impactos directos. Hemos identificado varias temáticas en las que las interacciones entre los seres humanos, la biodiversidad y el cambio climático en los Andes tropicales pueden ser críticas y ameritan de manera urgente mayor investigación y consideración en el proceso de manejo adaptativo.

Alimento: El cambio climático tendrá profundos impactos en nuestra capacidad de cultivar alimentos. Regiones que actualmente son aptas para un determinado cultivo se pueden volver inadecuadas cuando el cambio climático empuje los microclimas locales más allá de la tolerancia térmica o hídrica de los cultivos (Lobell *et al*. 2008). A menos que se puedan desarrollar nuevas variedades, adaptar las prácticas de cultivo o identificar cultivos alternativos, los agricultores podrían verse forzados a migrar hacia nuevas áreas (Warner *et al*. 2009), aumentando la presión sobre los hábitats naturales o zonas urbanas. Por supuesto que también podría ocurrir lo contrario en caso de que los cambios en el clima aumenten el rendimiento y permitan que algunas cultivos crezcan en áreas antes inadecuadas. Por ejemplo, en la Cordillera Vilcanota de Perú, las prácticas de cultivo en las laderas de tierras altas se han elevado progresivamente en las últimas décadas, ya que las temperaturas más moderadas han ampliado hacia arriba el área de la estación viable de crecimiento. Estudios llevados a cabo en Nunoa en 1964-65 identificaron un período de cinco meses relativamente exento de heladas que constituye una temporada de crecimiento adecuada a 4236 m, cerca de los campos cultivados más altos en aquella época. En cambio, una estación climática cercana, a 4543 m, registró heladas durante todo el año (Winterhalder y Thomas 1978). Sin embargo, hasta el 2003 el cultivo de la papa en el cercano valle de Pitumarca se trasladó hasta los 4550 m en torno a varias comunidades. El calentamiento regional del clima se ha visto así acompañado por un ascenso de unos 300 m en el límite de los cultivos durante un período de 38 años (Halloy *et al*. 2005; Figura 2.3). Si continúan los desplazamientos de los cultivos hacia arriba pueden ejercer presión sobre los hábitats de altura, aún prístinos en su mayor parte. En la Cordillera de Apolobamba de Bolivia, el ascenso de las actividades agrícolas ha desplazado al ganado (camélidos) hacia altitudes aún mayores con los consiguientes impactos en los ecosistemas de altura de la región (Schulte 1996). En aquellas zonas donde las grandes alturas tienen una superficie limitada, el mismo número de animales frecuentemente se concentra en un área menor, ocasionando un incremento de la erosión. El rendimiento de los cultivos comerciales fundamentales para la subsistencia en la región, como el café, también responderá a los cambios de temperatura, como está proyectado para otras regiones de las Américas (ej., México; Schroth *et al.* 2009). Tendrá como posible consecuencia el aumento de las presiones sobre las áreas protegidas de mayor altura ya que los cultivos de producción rentable de *Coffea arabica se* vuelven cada vez más restringidos a alturas mayores.

Agua: La deglaciación causada por el cambio climático durante las últimas décadas ha conducido a una reducción significativa de los caudales de los ríos alimentados por glaciares durante la estación seca (Francou *et al.* 2005; Vergara *et al.* 2007). Esto ha demandado la creación de una capacidad de reservorio aguas arriba para proporcionar una regulación que garantice un caudal suficiente para generar energía hidroeléctrica y cubrir las necesidades agrícolas aguas abajo. Por ejemplo, el mayor lago altoalpino de los Andes, la laguna Sibinacocha de Perú, de 32 km^2 y a 4900 m de altura, que constituye el hábitat de miles de flamencos y otras aves acuáticas, fue ampliada artificialmente mediante un embalse construido a mitad de la década de 1990 para aumentar el decreciente caudal de la estación seca aguas abajo en la planta de generación hidroeléctrica de Machu Picchu en el río Vilcanota-Urubamba (Seimon 2001). Evidencias anecdóticas sugieren que la diversidad y abundancia aviar de la laguna puede haber disminuido como resultado de la inundación de sus áreas de nidificación tradicionales (para más ejemplos, véase Anderson *et al.,* Capítulo 1).

Salud: Un impacto potencial principal del cambio climático en la salud humana es la alteración de la incidencia y distribución geográfica de las enfermedades transmitidas por vectores (Martens 1998; Patz *et al.* 2002). Las variaciones en las temperaturas ambientales y precipitaciones han afectado a la estacionalidad, duración de los brotes y perfiles de morbilidad provocados por la malaria y el dengue, enfermedades cuya transmisión, distribución y estacionalidad están ligadas a las condiciones climáticas (Poveda *et al.* 2001; Ruiz *et al.* 2006). Los incrementos de temperatura proyectados bajo el cambio climático pueden empujar estas enfermedades a territorios anteriormente exentos de mosquitos. Como en el pasado, las comunidades pueden optar por buscar áreas libres de malaria (Gade 1999) más allá del frente de expansión de la enfermedad, aumentando la presión sobre los hábitats naturales de estas regiones.

Energía: Se han propuesto los biocombustibles como una forma de mitigar las emisiones de gases de efecto invernadero. Que los biocombustibles realmente permitan ahorrar carbono o no depende de cómo sea su producción. En muchas regiones, la producción de biocombustibles en base a cultivos alimentarios está conduciendo a la conversión de las selvas, sabanas, humedales, pastizales y otros ecosistemas naturales en tierras agrícolas, generando un considerable "débito de carbono" (Fargione *et al.* 2008) y causando al mismo tiempo una amplia degradación de los ecosistemas naturales. Aún no está claro si en la región andina el incremento en la demanda de biocombustibles tendrá impactos negativos importantes en la biodiversidad como resultado de la deforestación y otros cambios en los usos de suelo legales, ilegales o impulsados políticamente. Aunque en Bolivia, por ejemplo, recientemente se han aprobado leyes que fomentan la producción de biocombustibles para uso nacional, el gobierno se ha negado por el momento a producir biocombustibles para exportación debido a los posibles impactos negativos en la seguridad alimentaria y en los pequeños agricultores. Entretanto, la generación de energía hidroeléctrica se ve afectada por los cambios en el clima y en los caudales de los ríos. En Perú, la posible disminución de los caudales de los ríos alimentados por glaciares durante la estación seca ha impulsado una estrategia adaptativa de generación de electricidad, cambiando la energía

hidroeléctrica, que antes contribuía con el 90% del aporte energético del país, por plantas generadoras termoeléctricas que emiten gases de efecto invernadero (Vergara *et al*. 2007).

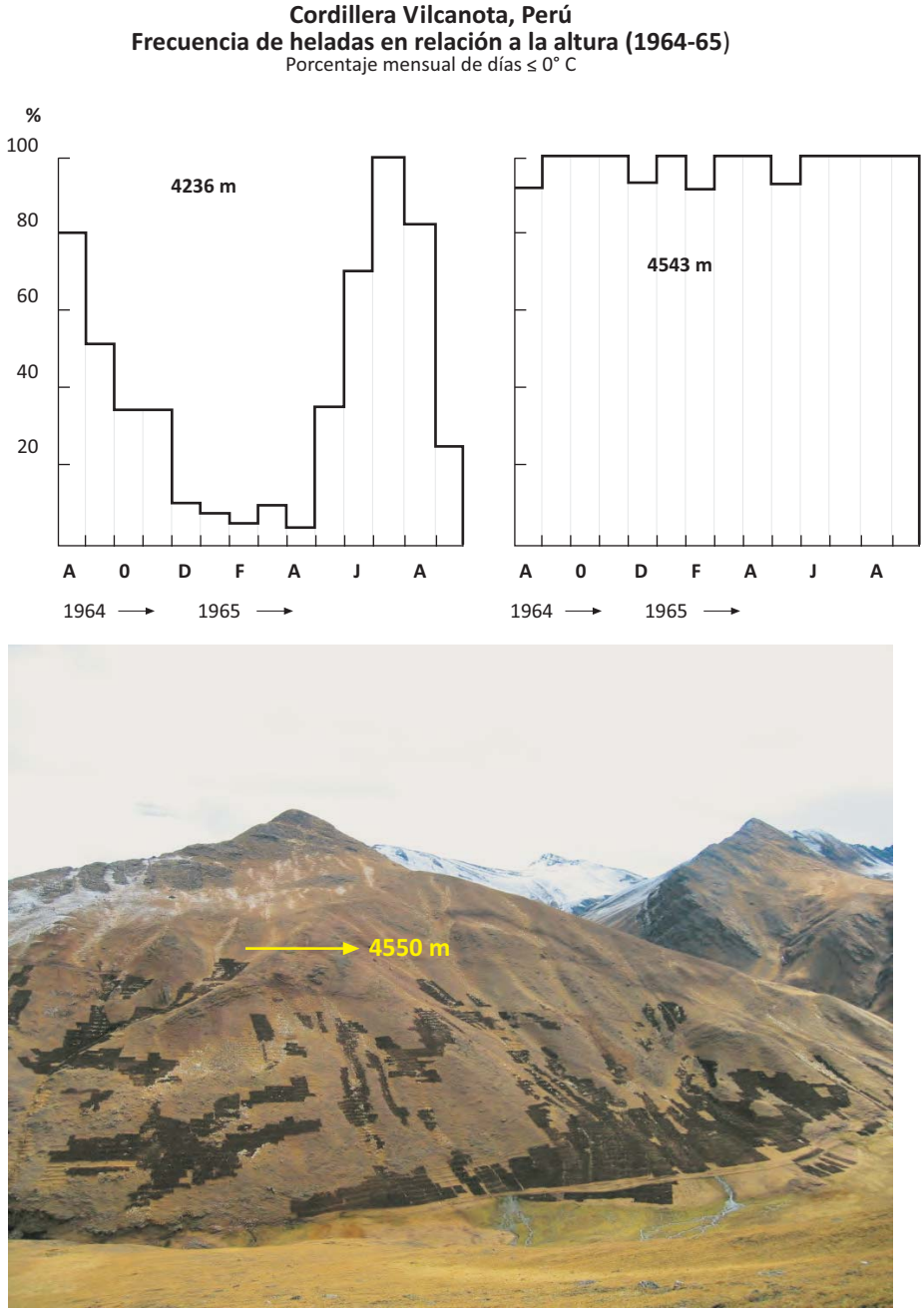


Figura 2.3. Elevación del límite altitudinal de los cultivos en los Andes asociada al calentamiento regional. Fotografía © Anton Seimon 2003.

***Migración humana*:** Los desplazamientos de personas a gran escala causados por del cambio climático son ya una realidad. El Alto Comisionado de las Naciones Unidas para los Refugiados argumentó en 2008 por primera vez que el incremento del número de personas desplazadas a nivel mundial es atribuible, al menos en parte, a conflictos relacionados con el cambio climático. Sin embargo, aún en ausencia de conflictos, esta tendencia probablemente se intensifique de forma considerable en consonancia con muchos de los factores anteriormente descritos, generando nuevos patrones o modificando los ya existentes. La migración del medio rural al urbano es ya significativa en los Andes y se intensificará aún más con el aumento de la imprevisibilidad de la producción agrícola. Aunque este proceso puede producir mejoras socioeconómicas, así como un aprovechamiento más eficiente de los recursos naturales, es también probable que conduzca a un aumento de la presión antropogénica sobre las áreas urbanas, a incrementos de la demanda de agua a nivel local y a trasvases hidrológicos, con los consiguientes impactos en los ecosistemas terrestres y de agua dulce. Por el contrario, la disminución de la influencia humana en las áreas rurales podría llevar a un impacto indirecto beneficioso para la biodiversidad (Grau *et al*. 2003; Grau y Aide 2007), suponiendo que el suelo no haya sido gravemente degradado y se le haya permitido revertir a un estado natural o se lo haya sido estimulado activamente para ello.

Respuestas de Manejo Adaptativo

Mitigar las vulnerabilidades al cambio climático identificadas en los Andes tropicales será un desafío, dados los complejos patrones e interacciones entre la biodiversidad y el uso humano del suelo. Al respecto, destacamos las respuestas clave de manejo adaptativo (véase Heller y Zavaleta 2009 para un análisis más exhaustivo), señalando que estas respuestas requieren coordinación e integración a nivel local, nacional y regional (Figura 2.4) si se quiere que resulten efectivas. Aunque aquí desglosamos estas respuestas en enfoques a nivel de especie, sitio y paisaje, estas diferenciaciones necesariamente deben desvanecerse a la hora de desarrollar una estrategia de adaptación holística frente al cambio climático.

Proceso de planificación regional

Un requerimiento crítico de la investigación y de las políticas a corto plazo para la región es un proceso sistemático de planificación de la conservación (Margules y Pressey 2000). Aunque las bases potenciales para un proceso de este tipo existen (ej., la Estrategia Regional de Biodiversidad para los Países del Trópico Andino), el cambio climático es, como mucho, un componente marginal en dichos planes. Cualquier proceso debe también estar al tanto de los contextos nacionales y locales específicos en los que se llevará a cabo la conservación de la biodiversidad.

Enfoques a nivel de especies

La eliminación de las actuales presiones y amenazas sobre las especies o ecosistemas vulnerables (ej., presión de caza, fragmentación del hábitat) requiere un mínimo conocimiento de los posibles impactos del cambio climático, aunque es una manera práctica de aumentar la resiliencia, ya que

un sistema que enfrenta múltiples factores de estrés es menos capaz de hacer frente a las presiones añadidas del cambio climático. El oso andino (*Tremarctos ornatus*) es un ejemplo que seguramente se beneficiaría con un enfoque de este tipo, dada su gran área de acción y por consiguiente la falta de opciones de conservación en sitios específicos. ***Los planes de acción para las distintas especies,*** como los Planes de Acción para la Biodiversidad (BAP) europeos, o el Programa de Especies Amenazadas de EEUU, que cuentan con bases legales, también reducen la vulnerabilidad de las especies ante el cambio climático. En la región andina existen algunos planes de este tipo, por ejemplo para *Polylepis* en el Callejón de los Conchucos en Ancash, Perú, y para la pava copete de piedra (*Pauxi unicornis*) en Bolivia. La identificación de otras especies cuyas opciones de adaptación alternativa probablemente no sean suficientes para mantener poblaciones viables, debería ser una prioridad.

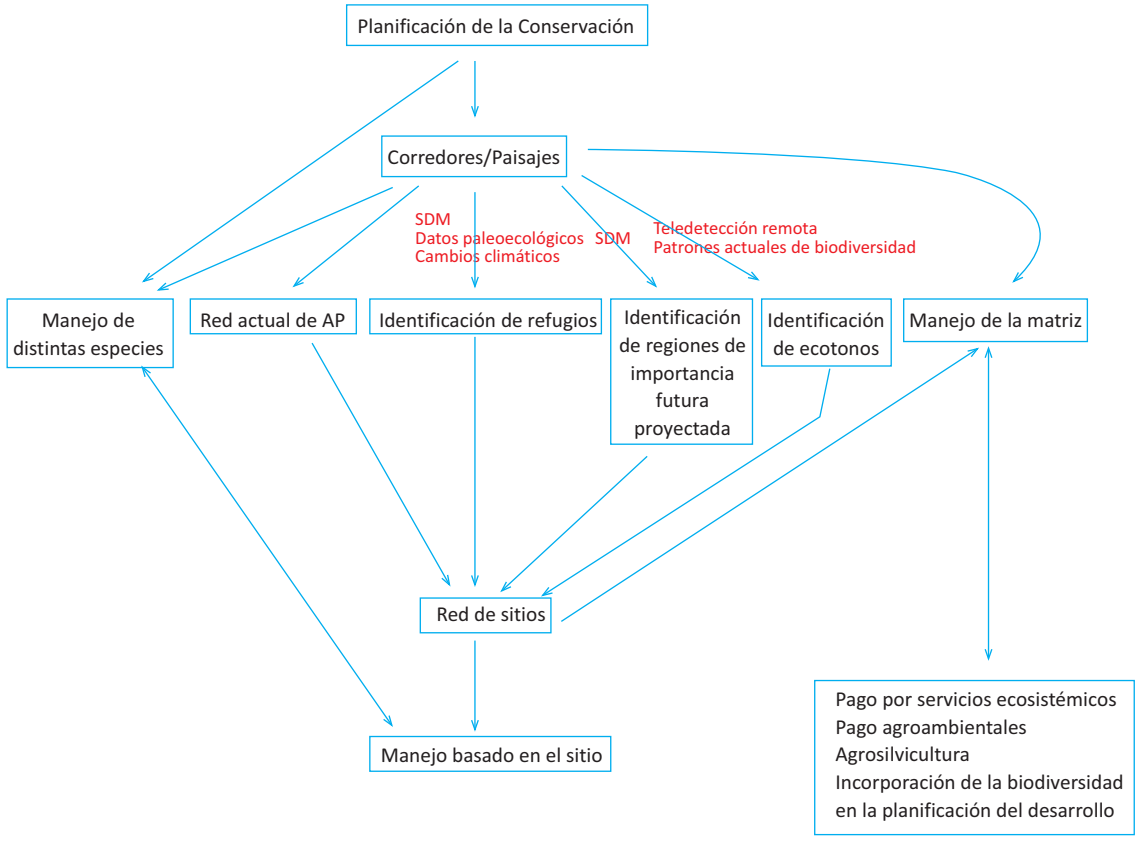


Figura 2.4. Opciones de manejo adaptativo para aumentar la resiliencia de la biodiversidad, a diferentes escalas espaciales (SDM = modelamiento de distribuciones geográficas de especies).

Allí donde una especie está en peligro inminente de extinción, su ***traslocación (o migración asistida)*** a hábitats adecuados pero inaccesibles (quizás por la distancia desde su área de distribución actual) y su ***conservación*** **ex situ** deben considerarse seriamente, a pesar de los consabidos costos, dificultades y riesgos (ej., Hoegh-Guldberg *et al.* 2008). Por ejemplo, después de abruptas disminuciones poblacionales causadas principalmente por quitridiomicosis (Pounds *et al.* 2006), muchos anfibios andinos requieren ahora un enfoque *ex situ*, es decir, la cría en cautiverio de las especies más amenazadas hasta que sea factible volver a liberarlas en su medio natural. En otras situaciones, esto puede hacerse *in situ*, trasladando plantas y animales a zonas donde se amortiguarán los efectos del cambio climático (ver "refugios" más adelante) o a lugares que puedan manejarse de tal manera que los efectos negativos del cambio climático se vean mitigados. Fundamentalmente, es probable que la traslocación también tenga que incluir elementos duraderos de los tipos de hábitat claves, como plántulas de árboles que al madurar proporcionarán alimento, refugio y otros recursos al conjunto de las especies y taxones, que irán cambiando sus distribuciones hacia estas regiones y lugares que ahora presentan un clima adecuado.

Enfoques a nivel de sitio

Las áreas protegidas (AP) y sus redes continúan siendo la mejor estrategia para la conservación de la biodiversidad global (Bruner *et al.* 2001). Incrementar la cobertura de la red global de AP para llenar los "vacíos" (ej., especies cuyas distribuciones no están incluidas en la red actual; Rodrigues *et al*. 2004), es una prioridad urgente para la conservación. Sin embargo, frente al cambio climático, basar la selección de nuevas áreas solo en los patrones actuales de biodiversidad probablemente sea insuficiente. En lugar de eso, deben tomarse en cuenta explícitamente otras consideraciones, particularmente los posibles cambios tanto en los patrones como en los procesos de la biodiversidad.

Los parches de bosques relictos por encima de la línea media del bosque son comunes en muchas laderas escarpadas de montaña hasta los 5400 m, especialmente en los Andes orientales. Compuestas principalmente por *Polylepis* y *Gynoxys* (Fjeldså y Kessler 1996; Coblentz y Keating 2008), estas islas de bosque albergan ensamblajes de otras especies, incluyendo animales y plantas endémicos, como el ave amenazada remolinero real (*Cinclodes aricomae*). En efecto, estos parches probablemente han funcionado como ***refugios biológicos*** durante épocas pasadas con estrés climático, siendo la más reciente la Pequeña Edad del Hielo. Por tanto, su aparente estabilidad indica resiliencia frente al cambio climático. Por lo tanto se ha argumentado que podrían considerarse objetivos prioritarios para la conservación tanto por su actual función ecológica como por su potencial para servir como refugios bajo futuras condiciones climáticas alteradas. Sin embargo, se necesita cierta precaución ya que estos parches relictos podrían tratarse simplemente de vestigios de bosques mucho más extensos, fragmentados por el ser humano durante cientos o miles de años (Fjeldså y Kessler 1996; Fjeldså 2002; Kessler 2002), lo que plantea dudas sobre su capacidad para actuar como futuros refugios. Se han identificado otros supuestos refugios en la región andina, incluyendo áreas con formación estable de niebla en la vertiente

pacífica y en las cuencas interandinas (Fjeldså *et al.* 1999). Es evidente que la identificación sólida de refugios funcionales en los Andes tropicales debe ser una prioridad para la investigación.

Las unidades de conservación (ej., sitios, corredores, líneas divisorias) deberían incorporar, siempre que sea posible, ***gradientes ambientales*** que contengan suficiente hábitat natural para crear un mosaico de usos de suelo que mantenga funcional la conectividad de los hábitats. Tanto los gradientes pequeños y bien definidos como los amplios y difusos deberían considerarse donde sean relevantes, por las distintas opciones que ofrecen para la dispersión rápida de las especies o la adaptación mediante plasticidad genética (Killeen y Solorzano 2008). En los Andes son particularmente relevantes los gradientes altitudinales, edáficos y de humedad. Esta estrategia ya está siendo utilizada en Perú, donde se han creado tres extensos parques nacionales que incluyen gradientes altitudinales completos (los Parques Nacionales Río Abiseo, Yanachaga-Chemillen y Manu) (Young y Lipton 2006), en Bolivia (los Parques Nacionales Madidi, Carrasco y Amboró), en Ecuador (la Reserva Cofanes-Chingual) y en Colombia.

El rastreo de los ecotonos (transición entre dos ecosistemas o biomas) ofrece otra opción de manejo adaptativo. Un ejemplo importante en el contexto de los Andes es la línea de árboles, cuyas dinámicas son sensibles tanto a los impactos climáticos como a los humanos (Bader *et al.* 2007; Young y León 2007). Debido a que la variabilidad ambiental y climática son relativamente altas en los ecotonos, las poblaciones en o cerca de estas áreas probablemente están preadaptadas a un nivel relativamente alto de estrés fisiológico y pueden poseer características genéticas adaptativas ausentes en sus núcleos de población (Killeen y Solorzano 2008). El monitoreo y seguimiento de los ecotonos es ahora posible gracias a los recientes avances en teledetección remota (véase la sección Monitoreo).

Los corredores de bosques ribereños han servido como senderos o refugios a muchos taxones de bosque (ej., en Madagascar; Wilme *at al.* 2006) y seguramente continuarán haciéndolo frente al cambio climático. Al conectar las cuencas de las zonas altas con las tierras bajas se incorporan muchos de los gradientes ambientales ya destacados como objetivos clave en la región andina. Un ejemplo de ello son los ríos Topo y Palora en Ecuador, cuyas cuencas están protegidas por los Parques Nacionales Llangantes y Sangay, cubriendo de este modo un gradiente altitudinal de casi 3000 m. La conservación del bosque ribereño puede reducir la acumulación de sedimentos y/o lixiviaciones químicas procedentes del paisaje circundante que ingresan al agua, preservando la calidad del agua para las especies acuáticas. Los propios ríos son también fundamentales tanto por su agua dulce como por su biodiversidad.

Para reducir o eliminar las amenazas sobre las especies y ecosistemas vulnerables se requerirá una estricta protección de algunas zonas de las AP, o de AP completas. Muchos sistemas de áreas protegidas tropicales incluyen la ***protección estricta*** como una opción de manejo, típicamente definiendo zonas vulnerables específicas como zonas “no impactadas” o “no visitadas”. El uso de esta clase de manejo seguramente va a ser cada vez más importante frente al cambio climático

y se necesitará mostrar sensibilidad para obtener el equilibrio necesario entre el uso sostenible de un área por parte de las comunidades locales y la preservación de las especies y hábitats clave.

Las proyecciones del SDM proporcionan una forma de ***identificar las regiones o incluso los sitios que podrían concentrar la futura riqueza de especies*** y/o las regiones a través de las cuales se prevé el desplazamiento de un gran número de especies al cambiar sus áreas de distribución. Por consiguiente, se han empezado a incorporar en los planes de manejo adaptativo, por ejemplo para las proteáceas de la región del Cabo en Sudáfrica (Williams *et al*. 2005) y en la red africana de IBAs (Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves; Hole *et al.* en prensa). Estas técnicas de modelamiento actualmente constituyen el único método para la identificación proactiva de las futuras regiones potencialmente valiosas para la conservación y que podrían estar excluidas de los actuales planes de conservación, siempre y cuando se reconozcan enteramente sus supuestos e incertidumbres.

Asimismo, el uso de las proyecciones del SDM y de los modelos dinámicos de vegetación (DVM) constituyen una manera de ***informar las futuras estrategias de manejo basadas en sitios*** identificando y dirigiendo amplias estrategias de manejo a través de las redes de sitios de conservación, que reflejan los posibles cambios en la composición de las especies en dichos lugares. Las estrategias amplias pueden determinarse en base a las proyecciones derivadas del SDM sobre las diferencias entre sitios en el número de especies inmigrantes, emigrantes y persistentes a lo largo de una red de sitios (ej., para la red africana de IBAs; Hole *et al.* en prensa), o en base a las proyecciones del DVM de futuros patrones de vegetación en los sitios (ej., el sistema canadiense de parques; Scott *et al.* 2002).

Enfoques a nivel de paisaje- corredores y permeabilidad del paisaje

Las áreas protegidas de gran extensión pueden incluir suficientes gradientes ambientales para permitir su manejo como una sola unidad de paisaje (Figura 2.5 A). En estas, los desplazamientos de las áreas de distribución de las especies probablemente dejarán distribuciones relictas, además de formarse nuevas agrupaciones de especies a lo largo de los gradientes de altitud y humedad. Varios enfoques pueden entonces ser viables para la preservación, la traslocación y la restauración. Muchos paisajes andinos, sin embargo, incluyen una gran variedad de usos humanos del suelo, creando mosaicos en los cuales las estrategias de conservación están más restringidas (Figura 2.5 B). Teniendo en cuenta la velocidad y magnitud potenciales de los cambios en las áreas de distribución de las especies en respuesta al cambio climático y la altísima probabilidad de un considerable recambio de especies dentro de las áreas de conservación (Hole *et al*. 2009), la mayoría de las estrategias de conservación basadas en sitios continuarán desempeñando su papel solo si los paisajes en los que se encuentran (es decir, la matriz) permiten que las especies se muevan por ellos atravesando escalas espaciales y temporales ecológicamente relevantes (Gascon *et al.* 1999). Los corredores son unidades de conservación y manejo a escala de paisaje (Soule y Terborgh 1999) que ya han sido definidos en parte de la región andina. Dentro de dichas unidades

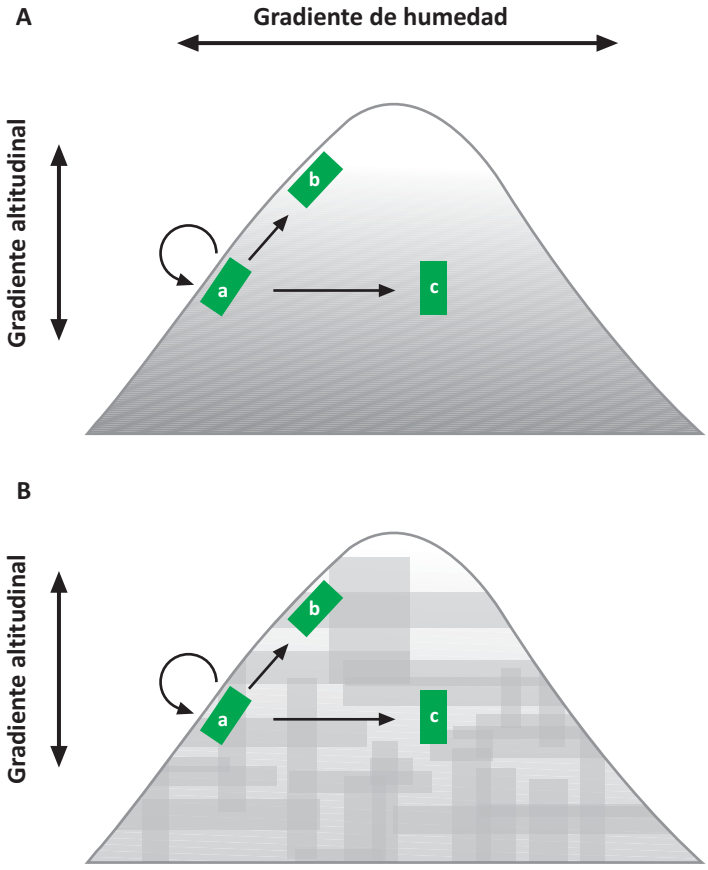


Figura 2.5. Los paisajes andinos tienen fuertes gradientes ambientales, con cambios drásticos en la altitud, acompañados de cambios en la humedad, regulados por la cantidad de precipitación, grado de estacionalidad y humedad del suelo.

El gráfico A representa un paisaje protegido, donde los objetivos de conservación de la biodiversidad son prioritarios. El cambio climático puede forzar desplazamientos de las especies a lo largo del gradiente de altitud (b), del gradiente de humedad (c) o en algunos casos puede no causar desplazamientos de especies o no afectar a un sitio en particular (a). Las estrategias dentro de esta área protegida podrían incluir la prestación de atención especial a (a), dado que estos sitios sirven como refugios de conservación, además de facilitar la transformación de importantes elementos del hábitat (ej., plantaciones de árboles) y la traslocación de especies de interés a lugares que se pronostica serán importantes para los cambios altitudinales (b) y desplazamientos de la distribución hacia lugares más secos o más húmedos (c).

El gráfico B representa un paisaje habitado, utilizado por los seres humanos y con múltiples propietarios y tenencias de tierras. Aquí también podría haber refugios (a), desplazamientos altitudinales (b) y desplazamientos con las variaciones en los regímenes de humedad (c), pero las estrategias de conservación pueden estar más limitadas por deferencia a las necesidades que rivalizan por el uso del suelo. En cambio, podrían usarse estrategias de manejo o incentivos a la conservación para aumentar la permeabilidad de la matriz del paisaje para los movimientos de las especies, mediante corredores convencionales de conservación o usos de suelo como la agrosilvicultura o el café bajo sombra. Los refugios (a) podrían ser objetos de conservación particularmente importantes, requiriendo intervenciones activas de manejo que incluyen protección estricta y manejo del hábitat.

de paisaje, fomentar la eficiencia en el uso del suelo puede ser clave. Favorecer la concentración de la producción agrícola en áreas restringidas pero de alta productividad puede favorecer la desintensificación en áreas menos productivas y más vulnerables (ej., en las laderas y a mayor altura) y reducir la invasión de los hábitats naturales (Green *et al.* 2005; Grau y Aide 2007), aunque la efectividad de dichos "ahorros de suelo" sigue siendo cuestionable (Ewers e*t al.* 2009).

Monitoreo

El monitoreo es un componente fundamental del proceso de manejo adaptativo (Figura 2.1, Etapa 4). Proporciona evaluaciones base de la biodiversidad y de los parámetros ambientales de interés (ej., el clima) desde los cuales se puede interpretar los cambios actuales y los posibles cambios futuros; un medio para validar los resultados de los modelos (ej., ¿se está desplazando el área de distribución de una especie de la forma pronosticada por su SDM?); un mecanismo de alerta temprana de los impactos inesperados de los cambios climáticos; y una medida de la efectividad de las acciones de conservación, que luego deben ser objeto de retroalimentación dentro del manejo adaptativo. Elegir los indicadores adecuados para el monitoreo puede ser un desafío teniendo en cuenta los recursos limitados, y dependerán del objetivo del mismo. Pueden ser indicadores adecuados las distintas especies (ej., anfibios con reconocida sensibilidad a las condiciones climáticas); los ensamblajes de especies (ya se ha iniciado el censo repetido de ensamblajes florísticos por la iniciativa GLORIA, pero aparte de eso se carece de él en los Andes); los ecosistemas (ej., los páramos son ecosistemas fundamentales para el monitoreo ya que más arriba de ellos no hay lugares donde puedan desplazarse sus especies; Anderson *et al.* Capítulo 1); los procesos o las interacciones (ej., la bien documentada relación entre las higueras (*Ficus* spp.) y sus avispas polinizadoras (Agaoninae) constituye un potente indicador ya que su interrupción a causa del cambio climático tendría repercusiones en las comunidades o incluso en ecosistemas enteros); combinaciones de éstos (ej., las redes GLORIA http://www.gloria.ac.at/?a=20 y TEAM http://www.teamnetwork.org/en/); o resultados derivados de la teledetección remota (ej., el NDVI[4] para evaluar el "reverdecimiento" estacional). El uso un amplio rango de indicadores aumenta nuestra capacidad para detectar las señales del cambio climático y adaptar rápidamente las respuestas de manejo de acuerdo a ellos. Las series de datos a largo plazo también son fundamentales para comprender el rango natural de variabilidad de los sistemas, aunque no existen registros de monitoreo a largo plazo estandarizados en la mayor parte de los Andes tropicales.

La utilidad de los datos de teledetección remota para los propósitos del monitoreo se ha incrementado rápidamente durante los últimos diez años y merece un examen más minucioso, dada su idoneidad para la realización de monitoreos estandarizados relativamente económicos en gran parte del mundo, incluidos los Andes tropicales. En la actualidad existe una amplia gama

[4] Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada

de sistemas de observación de la Tierra en funcionamiento y/o en proyecto (satelitales, aéreos e *in situ*) a escalas locales, nacionales y regionales, que recogen y difunden datos de monitoreo. El Sistema de Sistemas de Observación Global de la Tierra (GEOSS) está coordinando la recolección, distribución y utilización de esos datos en múltiples temas importantes para la sociedad: clima, tiempo, energía, salud, agricultura, agua, desastres, biodiversidad y ecosistemas. Los recientes cambios en la política de datos han hecho que los datos de teledetección remota estén disponibles a bajo costo o sin costo. El Cuadro 2.2 muestra un resumen de los satélites actuales y los sensores asociados más importantes para el monitoreo de los efectos del cambio climático en la biodiversidad y ecosistemas de los Andes tropicales. Como ejemplo de la utilidad de dichos datos, la fotografía satelital y aérea, junto con los datos de radar y LIDAR[5], cuando se combinan con la calibración y validación sobre el terreno, proporcionan un importante medio para definir y monitorear los ecotonos, incluyendo los cambios en las líneas de árboles, por medio de la estimación de la talla de los árboles, su área basal y su volumen de tronco (Holmgren 2004), la estructura de la línea de árboles (Rees 2007), la composición de especies (Holmgren y Persson 2004), la migración de árboles (Næsset y Nelson 2007) y los cambios temporales de la línea de árboles (Zhang *et al*. 2009). El número de sensores satelitales ha aumentado mucho y existen muchas misiones hiperespectrales, de radar y LIDAR en funcionamiento o proyectadas. Sin embargo, el acceso a este gran volumen de datos, a sus productos derivados útiles y a la capacidad técnica para su interpretación siguen siendo factores limitantes para el monitoreo de los impactos del cambio climático en la biodiversidad.

Oportunidades - Demostrar la Importancia del Mantenimiento de Ecosistemas Funcionales

El cambio climático ya está teniendo repercusiones negativas tanto en la biodiversidad como en los seres humanos y plantea múltiples riesgos futuros. Si existe algún aspecto positivo de esto, es que ha ayudado a que la biodiversidad, los ecosistemas y los servicios que brindan sean por fin reconocidos y valorados como componentes fundamentales del sistema Tierra, y no como bienes comunes que puedan explotarse y abusarse sin importar las consecuencias. Atribuir un "valor" a la naturaleza es visto por algunos como algo censurable y se debe tener cuidado para garantizar que el valor de un ecosistema refleje no solo su valor comercial directo o comercializable (ej., el suministro de servicios hidrológicos), sino también aquellos bienes y servicios muy difíciles de cuantificar y valorar (ej., servicios culturales como el valor espiritual). Sin embargo, la ausencia de cualquier tipo de valoración es una de las causas subyacentes de la degradación de los ecosistemas y la pérdida de biodiversidad que vemos hoy (TEEB[6] 2008). Dicha valoración se vuelve aún más importante ya que el mantenimiento de los servicios de ecosistemas funcionales probablemente representa la forma más rentable de evitar y/o adaptarse a muchos de los impactos proyectados del cambio climático en el bienestar humano. La "adaptación basada en los

[5] Light Detection and Ranging

[6] The Economics of Ecosystems and Biodiversity

Cuadro 2.2. Resumen de los principales datos actuales de teledetección remota, importantes para el monitoreo de la biodiversidad y los ecosistemas en los Andes tropicales. *= sistema comercial; Pan= pancromático; XS= multiespectral.

Satélite/ sensor	Resolución temporal (días)	Resolución espacial (m)	Resolución espectral/ Banda	Duración del programa	Productos derivados
Resolución moderada (250-8000 m)					
AVHRR	1	1000-8000	XS-térmico	1982-	IGBP Cobertura de Suelo, GIMMS NDVI
SeaWIFS	1	1000	XS	1998-	Ocean Color
SPOT-Vegetación (VGT)	2	1000	XS	1998-	GLC 2000, GIMMS NDVI
MODIS	1	250-1000	36 canales en visible-térmico	2000-	MODIS LAI/fPAR, VI, NPP, Cobertura de Suelo, Fuego. Temperatura Superficial del Suelo
MERIS	1	300	36 canales en visible-térmico	2000-	GLC 2005
Resolución intermedia óptica (10-250 m)					
Landsat 1-3 MSS	16	80	XS	1973-87	Global Land Survey 1970
Landsat 4-5 TM	16	28.5	XS, térmico	1984-	Global Land Survey 1970, 1990, 2000, 2005
Landsat 7 ETM	16	15-28.5 m	XS, térmico, Pan	1999-	Global Land Survey 2000, 2005
SPOT 1-5	2	10-20	Verde, rojo, cercano al IR	1990-	
ASTER	16	15,30,90	XS, térmico	1999-	Modelo Global Digital de Elevación ASTER
IRS	Variable	2.5, 20, 30	Pan, XS	1988-	
CBERS 1-3	5	20	XS, Pan	2003-	
ALOS	46	10	XS	2006-	
Resolución intermedia radar (10-250 m)					
ERS 1-2	35	25	Banda C SAR	1996-	
JERS-1	44	10	Banda L	1992-98	
Radarsat 1-2	24	8, 20, 50	Banda C	1995-	
PALSAR	46	10, 100	Banda L	2006-	
SRTM	Corta duración	30, 90, 1000	Radar interferométrico	2002	SRTM30, SRTM90 DEMS
ENVISAT ASAR	35		Banda C	2002-	
Alta resolución (<10 m)					
Ikonos *	Variable	1-4	Pan, XS	1998-	
GeoEye *	Variable	1	Pan, XS	2009-	
TerraSAR	11 días	1, 3, 6	Banda X SAR	2007-	
RapidEye*	1	6.5	XS, Pan	2008-	

ecosistemas" (una estrategia de adaptación ahora definida y aprobada por la IUCN[7], el Banco Mundial y muchas otras organizaciones internacionales) probablemente va a ser de particular relevancia en muchos de los países en vías de desarrollo, donde las opciones de adaptación "técnica", como la construcción de una planta de tratamiento de aguas a gran escala en respuesta a la disminución de la calidad del agua dulce, puede ser una opción de adaptación mucho menos pertinente que, por ejemplo, el mantenimiento o restauración de la cobertura vegetal a lo largo de una cuenca clave. Teniendo en cuenta estas tendencias, la valoración (incluso un cálculo somero) de los servicios ecosistémicos preservados o restaurados dentro de cualquier estrategia de manejo adaptativo representa una herramienta clave para fomentar políticas favorables para la biodiversidad entre las partes interesadas.

Pago por servicios ecosistémicos (PSE)

Pagar a los individuos o comunidades por los servicios que prestan los ecosistemas naturales de su territorio aún es poco frecuente en la región andina. Sin embargo, existen esquemas exitosos de PSE. Por ejemplo, en la cuenca del río Los Negros en Bolivia, la Fundación Natura ha iniciado un proyecto que busca reducir o prevenir la disminución de la calidad y cantidad de agua de los usuarios aguas abajo (principalmente agricultores que dependen del riego) causada por la deforestación aguas arriba. Mediante la aplicación de este esquema, estos regantes aguas abajo acuerdan compensar a los agricultores aguas arriba para la protección y restauración de los bosques, asegurando de esta manera la calidad de su suministro de agua. Mientras tanto en Ecuador, la iniciativa Pimampiro establece en las facturas de agua de cerca de 1300 familias una cuota específica destinada a la protección de los bosques de la cuenca; el 20% de estos fondos se destina entonces para pagar a 19 agricultores aguas arriba para que conserven sus bosques (390 ha de bosques y 163 ha de páramo) (Camacho 2008). Ciudades principales como Bogotá en Colombia y Santa Cruz en Bolivia también están empezando a utilizar este tipo de esquemas de PSE mediante pequeños incrementos en las facturas de agua o electricidad destinados a la conservación de las cuencas hidrológicas. En Quito, Ecuador, que recibe su suministro de agua de las altas mesetas de las cordilleras andinas circundantes, se creó el año 2000 un Fondo de Protección del Agua (FONAG) para administrar y dirigir los ingresos generados por una tarifa de consumo de agua, destinados a financiar proyectos de conservación y restauración de las cuencas circundantes. Estos proyectos incluyen, por ejemplo, el mejoramiento de las prácticas de producción de ganado y ovejas para reducir los impactos negativos en la cobertura del suelo y la calidad del agua.

A una escala potencialmente mucho mayor, la introducción del programa REDD (Reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación) como una estrategia de mitigación del cambio climático potencialmente podría aumentar sustancialmente los fondos disponibles para la

[7] Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza

conservación de los bosques en base al papel de estos en el secuestro y almacenamiento de carbono. Los beneficios para la biodiversidad podrían incrementarse aún más si los legisladores acordaran priorizar los bosques altamente biodiversos para recibir el financiamiento de REDD. El potencial de REDD para contribuir a la conservación de la biodiversidad en la región de los Andes tropicales es considerable y se están realizando muchos estudios piloto. Por ejemplo, un estudio reciente en el Parque Nacional Cordillera Azul de Perú ha demostrado que las actividades de manejo durante los últimos seis años han disminuido las tasas de deforestación en su zona de amortiguación y han prevenido deforestación adicional en el parque. Sin embargo, sin una continua fuente de ingresos, como los que REDD podría proporcionar, será imposible la continuidad del manejo y el parque seguramente sucumbirá a las amenazas de la explotación forestal, la extracción de petróleo y la expansión de la frontera agrícola que lo han impactado en el pasado.

Incorporación de la Conservación de la Biodiversidad en la Planificación del Desarrollo

Cada vez se toma más conciencia, desde las ONG locales hasta las grandes organizaciones multilaterales, de que la pobreza y la biodiversidad están íntimamente ligadas. Los pobres, especialmente en las áreas rurales, dependen de la biodiversidad para la alimentación, combustible, refugio, medicinas y muchos otros servicios ecosistémicos. Por tanto, la pérdida de biodiversidad exacerba la pobreza, mientras que la pobreza a su vez constituye una gran amenaza para la biodiversidad, mediante el uso no sostenible del suelo. La conservación y el uso sostenible de la biodiversidad también tienen un papel fundamental en la supervivencia económica de una variedad de sectores productivos como la pesca, la agricultura y el turismo. Por ello, debe tomarse en cuenta la biodiversidad dentro del proceso de desarrollo. Esta incorporación de la biodiversidad como una prioridad en los sectores productivos, en los planes de reducción de la pobreza y en los planes nacionales de desarrollo sostenible ha sido una meta internacionalmente aceptada desde hace algún tiempo. Por ejemplo, el objetivo 3.3 del Plan Estratégico de la Convenio sobre la Diversidad Biológica (CDB) desarrollado en 2002 exige que “los asuntos de biodiversidad sean integrados en planes, programas y políticas nacionales sectoriales e intersectoriales relevantes”. Aún así, se han hecho pocos avances para lograr esta meta tanto en la región andina como en otros lugares. Ahora debe convertirse en una prioridad, en cuanto al cotejo de evidencias científicas y socioeconómicas que la respalden y al desarrollo de iniciativas políticas para hacerla realidad.

Obstáculos- Capacidad Institucional

Quizás la ausencia de capacidad institucional sea la limitación más importante para abordar con firmeza la combinación de los efectos directos e indirectos del cambio climático, en conjunto con los impactos de otros cambios globales (ej., deforestación, invasión de especies) en la biodiversidad de la región andina. Esta carencia es principalmente el resultado de la competencia y superposición de responsabilidades, agravada por la falta de interconexiones entre instituciones, autoridades y otras partes interesadas de la región. Aunque existen en la región científicos y responsables de políticas públicas calificados y técnicamente capacitados, son muy pocos. Por tanto, para mejorar

la capacidad, existe una clara necesidad de: 1) Desarrollar programas interdisciplinarios a nivel universitario para capacitar a los investigadores locales calificados en el procesamiento y análisis de las crecientes cantidades de datos (ej., promocionando programas internacionales para estudiantes en las mejores instituciones de Europa, Asia y Norte América). 2) Promover oportunidades de capacitación para facilitar a los líderes locales su comprensión e interpretación de análisis complejos. 3) Involucrar a las ciencias sociales, del comportamiento y económicas en la planificación, implementación y monitoreo necesarios; se está avanzando en las áreas de la economía medioambiental y en la teoría de los recursos de uso común, utilizadas para comprender las decisiones relacionadas con los recursos naturales y su valoración. 4) Establecer y promover redes sociales, por ejemplo, a través de internet, para coordinar y facilitar la divulgación de la información hacia los tomadores de decisiones y otras partes interesadas.

A nivel de los Andes tropicales, instituciones como la Comunidad Andina (CAN) podrían desempeñar un papel de liderazgo promoviendo y facilitando la integración y las prácticas adaptativas entre los países miembros. Lo ideal sería que esto condujera a un proceso de planificación regional al menos cada cinco años, programado para coincidir con la disponibilidad de nuevas evaluaciones resultantes del proceso del IPCC[8]. También puede ser necesario ampliar el proceso de planificación para incluir los Andes venezolanos, el noroeste de Argentina y el noreste de Chile, dada la extensión de los ecosistemas andinos, que atraviesan las fronteras de estos países. A nivel nacional, existen iniciativas de planificación tanto en sectores públicos como privados que podrían ampliarse y reproducirse en otros lugares. Esto no solo debería involucrar a la comunidad científica, sino también a los comunicadores sociales. A nivel local, las municipalidades y comunidades locales necesitarán acceder a los resultados para poder evaluar y planificar iniciativas de ejecución local. Por tanto, será importante promover la capacitación para responder a las necesidades identificadas, de forma que los intereses locales se tomen en cuenta. En algunas regiones, los municipios coordinan con los sistemas de áreas protegidas y deberían participar también en la fijación de objetivos frente al cambio climático. Durante el proceso de planificación regional será fundamental facilitar la difusión pública para garantizar que el proceso sea transparente y responsable.

Conclusiones

Dada la importancia global de los Andes tropicales para la biodiversidad y los muchos riesgos planteados por el cambio climático, es fundamental que tanto la respuesta regional como la internacional estén orientadas hacia el suministro de la información y los recursos necesarios a las correspondientes escalas regional, nacional y local para obtener sólidas respuestas de manejo adaptativo. Teniendo en cuenta que las actuales diferencias sociales probablemente se exacerbarán como consecuencia del cambio climático, será necesario que se tomen en cuenta la equidad, la justicia y los problemas de distribución al implementar estrategias que incorporen el uso de

[8] Intergovernmental Panel on Climate Change

instrumentos económicos, políticos y legales para la conservación de la biodiversidad en los Andes tropicales. ¿Cómo repercuten estas políticas en las partes interesadas? ¿Suponen una carga para los sectores más pobres? Estas y otras cuestiones similares deben tomarse en cuenta a la hora de diseñar e implementar políticas de conservación y desarrollo integradas. Destacamos nueve necesidades fundamentales:

- Convocar a un proceso sistemático de planificación de la conservación para toda la región, que incorpore de forma explícita los impactos del cambio climático y que se reconvoque cada cincos años para que coincida con la disponibilidad de nuevos conocimientos del IPCC y otras evaluaciones.

- Seguir desarrollando un conocimiento exhaustivo de la climatología andina del presente y del pasado reciente para que sirva como referencia a la hora de detectar cambios y evaluar las capacidades de resiliencia de las especies y ecosistemas frente al estrés climático.

- Implementar protocolos estandarizados de monitoreo para suministrar evaluaciones referenciales de la distribución de las especies, el estado de las poblaciones y la integridad de los ecosistemas, basado en la taxonomía, la ecología de campo y la teledetección remota. Es importantísimo que se promueva la transparencia de esos datos y que sean compartidos ampliamente.

- Continuar desarrollando y poniendo a prueba la próxima generación de SDM para proyectar las respuestas espaciales de las especies y ecosistemas (o elementos representativos de los mismos) al cambio climático, ya que estos constituyen la única manera de evaluar posibles sinergias y conflictos con los seres humanos en un futuro incierto.

- Mejorar la comprensión de los impactos indirectos del cambio climático resultantes de las respuestas de mitigación y adaptación humanas, planificadas o no planificadas, sobre la biodiversidad y el suministro de los servicios ecosistémicos.

- Demostrar que los beneficios directos e indirectos de la adaptación basada en los ecosistemas son herramientas clave para hacer que las vidas y medios de subsistencia sean más resilientes al cambio climático.

- Desarrollar la capacidad institucional necesaria para diseñar e implementar estrategias sólidas de manejo adaptativo a escala regional, nacional y local, involucrando a todas las partes interesadas.

- Tomar en cuenta la biodiversidad dentro de los planes de desarrollo local, nacional y regional, involucrando a todos los sectores económicos y sociales. La biodiversidad y los servicios ecosistémicos que esta sustenta deben ser protagonistas junto con las consideraciones económicas y de otra índole.

Literatura Citada

Adger, W. N., S. Dessai, M. Goulden, M. Hulme, I. Lorenzoni, D. R. Nelson, L. O. Naess, J. Wolf y A. Wreford. 2009. Are there social limits to adaptation to climate change? *Climatic Change* 93:335-354.

Antonelli, A., J. A. A. Nylander, C. Persson e I. Sanmartin. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:9749-9754.

Araújo, M. B., M. Cabeza, W. Thuiller, L. Hannah y P. H.Williams. 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10:1618-1626.

Bader, M. Y., M. Rietkerk y A. K. Bregt. 2007. Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39:353-364.

Bradley, R. S., M. Vuille, H. F. Díaz y W. Vergara. 2006. Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science* 302:1755-1756.

Brito, D. y M. D. L. Figueiredo. 2003. Minimum viable population and conservation status of the Atlantic Forest spiny rat *Trinomys eliasi*. *Biological Conservation* 113:153-158.

Bruner, A. G., R. E. Gullison, R. E. Rice y G. A. B. da Fonseca. 2001. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science* 291:125-128.

Camacho, D. C. 2008. Esquemas de pagos por servicios ambientales para la conservacion de cuencas hidrograficas en el Ecuador. *Investigacion Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 17:54-66.

Coblentz, D. y P. L. Keating. 2008. Topographic controls on the distribution of tree islands in the high Andes of south-western Ecuador. *Journal of Biogeography* 35:2026-2038.

Denevan, W. F. 2001. *Cultivated landscapes of native Amazonia and the Andes*. Oxford: Oxford University Press.

Ewers, R. M., J. P. W. Scharlemann, A. Balmford y R. E. Green. 2009. Do increases in agricultural yield spare land for nature? *Global Change Biology* 15:1716-1726.

Fargione, J., J. Hill, D. Tilman, S. Polasky y P. Hawthorne. 2008. Land clearing and the biofuel carbon debt. *Science* 319:1235-1238.

Fjeldså, J. 2002. *Polylepis* forests – vestiges of a vanishing ecosystem in the Andes. *Ecotropica* 8:111-123.

Fjeldså, J. y M. Kessler. 1996. *Conserving the biological diversity of* Polylepis *woodlands of the highland of Peru and Bolivia: a contribution to sustainable natural resource management in the Andes*. Copenhagen: NORDECO.

Fjeldså, J., E. Lambin y B. Mertens. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22:63-78.

Foden, W. B., G. M. Mace, J.-C. Vie, A. Angulo, S. H. M. Butchart, L. DeVantier, H. T. Dublin, A. Gutsche, S. Stuart y E. Turak. 2009. Species susceptibility to climate change impacts. Pp. 77-88 en *Wildlife in a changing world – an analysis of the 2008 IUCN Red List of threatened*

species, editado por J.-C. Vie, C. Hilton-Taylor y S. N. Stuart. Gland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. 180 pp.

Francou, B., P. Ribstein, P. Wagnon, E. Ramírez y B. Pouyaud. 2005. Glaciers of the tropical Andes, indicators of the global climate variability. Pp. 197-204 en *Global change and mountain regions: a state of knowledge overview*, editado por U. Huber, K. M. Harald y M. A. Reasoner. Dordrecht: Springer.

Gade, D. 1999. *Nature and culture in the Andes*. Madison: University of Wisconsin Press.

Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregaard, J. R. Malcolm, P. C. Stouffer, H. L. Vasconcelos, W. F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher y S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91:223-229.

Grau, H. R. y T. M. Aide. 2007. Are rural-urban migration and sustainable development compatible in mountain systems? *Mountain Research and Development* 27:119-123.

Grau, H. R., T. M. Aide, J. K. Zimmerman, J. R. Thomlinson, E. Helmer y X. Zou. 2003. The ecological consequences of socioeconomic and land use changes in post agricultural Puerto Rico. *BioScience* 53:1159-1168.

Green, R. E., S. J. Cornell, J. P. W. Scharlemann y A. Balmford. 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science* 307:550-555.

Guarnizo, C. E., A. Amezquita y E. Bermingham. 2009. The relative roles of vicariance versus elevational gradients in the genetic differentiation of the high Andean tree frog, *Dendropsophus labialis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50:84-92.

Halloy, S. R. P., A. Seimon, K. Yager y A. Tupayachi Herrera. 2005. Multidimensional (climate, biodiversity, socio-economics, agriculture) context of changes in land use in the Vilcanota watershed, Peru. Pp. 323-337 en *Land use changes and mountain biodiversity*, editado por E. M.Spehn, M. Liberman Cruz y C. Körner. Boca Raton FL: CRC Press LLC.

Hannah, L., R. Dave, P. P. Lowry, S. Andelman, M. Andrianarisata, L. Andriamaro, A. Cameron, R. Hijmans, C. Kremen, J. MacKinnon, H. H. Randrianasolo, S. Andriambololonera, A. Razafimpahanana, H. Randriamahazo, J. Randrianarisoa, P. Razafinjatovo, C. Raxworthy, G. E. Schatz, M. Tadross y L. Wilmee. 2008. Climate change adaptation for conservation in Madagascar. *Biology Letters* 4:590-594.

Hannah, L., G. Midgley, S. Andelman, M. Araujo, G. Hughes, E. Martínez- Meyer, R. Pearson y P. Williams. 2007. Protected area needs in a changing climate. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:131-138.

Heller, N. E. y E. S. Zavaleta. 2009. Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation* 142:14-32.

Hoegh-Guldberg, O., L. Hughes, S. McIntyre, D. B. Lindenmayer, C. Parmesan, H. P. Possingham y C. D. Thomas. 2008. Assisted colonization and rapid climate change. *Science* 321:345-346.

Hoffmann, D. 2009. Municipal protected areas as policy instruments to enhance ecosystem resilience. Lessons from Latin American experiences. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Sciences* 6:312019.

Hole, D. G., B. Huntley, J. Arinaitwe, S. H. M. Butchart, Y. C. Collingham, L. D. Fishpool, D. J. Pain y S. G. Willis. In press. Towards a management framework for key biodiversity networks in the face of climate change. *Conservation Biology*.

Hole, D. G., S. G. Willis, D. J. Pain, L. D. Fishpool, S. H. M. Butchart, Y. C. Collingham, C. Rahbek y B. Huntley. 2009. Projected impacts of climate change on a continent-wide protected area network. *Ecology Letters* 12:420-431.

Holmgren, J. 2004. Prediction of tree height, basal area and stem volume in forest stands using airborne laser scanning. *Scandinavian Journal of Forest Research* 19:543-553.

Holmgren, J. y A. Persson. 2004. Identifying species of individual trees using airborne laser scanner. *Remote Sensing of Environment* 90:415-423.

IPCC. 2007. *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, editado por S. Soloman, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor y H. L. Miller. Cambridge: Cambridge University Press.

Jiguet, F., R. Julliard, C. D. Thomas, O. Dehorter, S. E. Newson y D. Couvet. 2006. Thermal range predicts bird population resilience to extreme high temperatures. *Ecology Letters* 9:1321-1330.

Keith, D. A., H. R. Akcakaya, W. Thuiller, G. F. Midgley, R. G. Pearson, S. J. Phillips, H. M. Regan, M. B. Araújo y T. G. Rebelo. 2008. Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters* 4:560-563.

Kessler, M. 2002. The "*Polylepis* problem": where do we stand? *Ecotropica* 8:97-110.

Killeen, T. J. y L. A. Solorzano. 2008. Conservation strategies to mitigate impacts from climate change in Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 363:1881-1888.

Lobell, D. B., M. B., Burke, C. Tebaldi, M. D. Mastrandrea, W. P. Falcon y R. L. Naylor. 2008. Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science* 319:607-610.

Margules, C. R. y R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405:243- 253.

Martens, W. J. M. 1998. Health impacts of climate change and ozone depletion: an ecoepidemiological modelling approach. *Environmental Health Perspectives* 106(Suppl. 1):241-251.

MEA, 2005. *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Washington, DC: Island Press.

Mittermeier, R. A., P. Robles Gil, M. Hoffmann, J. Pilgrim, T. Brooks, C. G. Mittermeier, J. Lamoreux y G. A. B. da Fonseca. 2004. *Hotspots revisited*. Mexico City: CEMEX.

Naesset, E. y R. Nelson. 2007. Using airborne laser scanning to monitor tree migration in the boreal-alpine transition zone. *Remote Sensing of Environment* 110:357-369.

Ohlemuller, R., E. S. Gritti, M. T. Sykes y C. D. Thomas. 2006. Towards European climate risk surfaces: the extent and distribution of analogous and non-analogous climates 1931-2100. *Global Ecology and Biogeography* 15:395-405.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution y Systematics* 37:637-669.

Patz, J. A., M. Hulme, C. Rosenzweig, T. D. Mitchell, R. A. Goldberg, A. K. Githeko, S. Lele, A. J. McMichael y D. Le Sueur. 2002. Climate change - regional warming and malaria resurgence. *Nature* 420:627-628.

Pearson, R. G. y T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361-371.

Postigo, J., K. R. Young y K. A. Crews. 2008. Change and continuity in a pastoralist community in the high Peruvian Andes. *Human Ecology* 36:535-551.

Pounds, J. A., M. R. Bustamante, L. A. Coloma, J. A. Consuegra, M. P. L. Fogden, P. N. Foster, E. La Marca, K. L. Masters, A. Merino-Viteri, R. Puschendorf, S. R. Ron, G. A. Sánchez-Azofeifa, C. J. Still y B. E. Young. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439:161-167.

Poveda, G., W. Rojas, M. L. Quinones, I. D. Vélez, R. I. Mantilla, D. Ruíz, J. S. Zuluaga y G. L. Rua. 2001. Coupling between annual and ENSO timescales in the malaria-climate association in Colombia. *Environmental Health Perspectives* 109:489-493.

Rees, W. G. 2007. Characterization of arctic treelines by LiDAR and multispectral imagery. *Polar Record* 227:345-352.

Rodrigues, A. S. L., S. J. Andelman, M. I. Bakarr, L. Boitani, T. M. Brooks, R. M. Cowling, L. D. C. Fishpool, G. A. B. da Fonseca, K. J. Gaston, M. Hoffmann, J. S. Long, P. A. Marquet, J. D. Pilgrim, R. L. Pressey, J. Schipper, W. Sechrest, S. N. Stuart, L. G. Underhill, R. W. Waller, M. E. J. Watts y X. Yan. 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature* 428:640-643.

Ruiz, D., G. Poveda, I. D. Vélez, M. L. Quiñones, G. L. Rua, L. E. Velásquez y J. S. Zuluaga. 2006. Modelling entomological-climatic interactions of P*lasmodium falciparum* malaria transmission in two Colombian endemic-regions: contributions to a national malaria early warning system. *Malaria Journal* 5:66.

Schroth, G., P. Laderach, J. Dempewolf, S. Philpott, J. Haggar, H. Eakin, T. Castillejos, J. G. Moreno, L. S. Pinto, R. Hernández, A. Eitzinger y J. Ramírez-Villegas. 2009. Towards a climate change adaptation strategy for coffee communities and ecosystems in the Sierra Madre de Chiapas, Mexico. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 1:605-625.

Schulte, M. 1996. Tecnología agrícola altoandina. La Paz: Plural Editores – CID.

Scott, D., J. R. Malcolm y C. Lemieux. 2002. Climate change and modeled biome representation in Canada's national park system: implications for system planning and park mandates. *Global Ecology and Biogeography* 11:475-484.

Seimon, A. 2001. Dilemmas of transport and energy development in Peru's Cordillera Carabaya. Pp. 26-27 en *Mountains of the world: mountains, energy, and transport*, editado por M. Price, T. Kohler, T. Wachs y A. Zimmermann. Berne: Mountain Agenda and the Swiss Agency for Development. 53 pp.

Seimon, T. A., A. Seimon, P. Daszak, S. R. P. Halloy, L. M. Schloegel, C. A. Aguilar, P. Sowell, A. D. Hyatt, B. Konecky y J. E. Simmons. 2007. Upward range extension of Andean anurans and chytridiomycosis to extreme elevations in response to tropical deglaciation. *Global Change Biology* 13:288-299.

Soule, M. E. y J. W. Terborgh (eds.). 1999. *Continental conservation: scientific foundations of regional reserve networks*. Washington, DC: Island Press.

Sutherland, W.J. 2006. Predicting the ecological consequences of environmental change: a review of the methods. *Journal of Applied Ecology* 43:599-616.

Terborgh, J. W. 1999. *Requiem for nature*. Washington, DC: Island Press.

The Economics of Ecosystems and Biodiversity. 2008. *The economics of ecosystems and biodiversity: an interim report*. European Communities. 68 pp.

Trenel, P., M. M. Hansen, S. Normand y F. Borchsenius. 2008. Landscape genetics, historical isolation and cross-Andean gene flow in the wax palm, *Ceroxylon echinulatum* (Arecaceae). *Molecular Ecology* 17:3528-3540.

Vargas, F. H., R. C. Lacy, P. J. Johnson, A. Steinfurth, R. J. M. Crawford, P. D. Boersma y D. W. Macdonald. 2007. Modelling the effect of El Niño on the persistence of small populations: the Galapagos penguin as a case study. *Biological Conservation* 137:138-148.

Vergara, W., A. Deeb, A. Valencia, R. Bradley, B. Francou, A. Zarzar, A. Grünwaldt y S. Haeussling. 2007. Economic impacts of rapid glacier retreat in the Andes. *EOS, Transactions, American Geophysical Union* 88:261-263.

Vuille, M., B. Francou, P. Wagnon, I. Juen, G. Kaser, B. G. Mark y R. S. Bradley. 2008. Climate change and tropical Andean glaciers: past, present and future. *Earth-Science Reviews* 89:79-96.

Warner, K., C. Ehrhart, A. de Sherbinin, S. Adamo y T. Chai-Onn. 2009. *In search of shelter – mapping the effects of climate change on human migration and displacement*. Available at: http://www.careclimatechange.org/.

Williams, J. W. y S. T. Jackson. 2007. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:475-482.

Williams, J. W., S. T. Jackson y J. E. Kutzbach. 2007. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:5738-5742.

Williams, P., L. Hannah, S. Andelman, G. Midgley, M. Araújo, G. Hughes, L. Manne, E. Martinez-Meyer y R. Pearson. 2005. Planning for climate change: identifying minimum-dispersal corridors for the Cape Proteaceae. *Conservation Biology* 19:1063-1074.

Wilme, L., S. M. Goodman y J. U. Ganzhorn. 2006. Biogeographic evolution of Madagascar's microendemic biota. *Science* 312:1063-1065.

Winterhalder, B. P. y R. B. Thomas. 1978. *Geoecology of southern highland Peru: a human adaptation perspective*. *Occasional Paper 27*. Boulder: Institute of Arctic and Alpine Research, University of Colorado.

Young, K. R. 2007. Causality of current environmental change in tropical landscapes. *Geography Compass* 1:1299-1314.

Young, K. R. 2008. Stasis and flux in long-inhabited locales: change in rural Andean landscapes. Pp. 11-32 en *Land-change science in the tropics: changing agricultural landscapes*, editado por A. Millington y W. Jepson. New York: Springer.

Young, K. R. y B. León. 2007. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 362:263-272.

Young, K. R. y J. K. Lipton. 2006. Adaptive governance and climate change in the tropical highlands of western South America. *Climatic Change* 78:63-102.

Zhang, Y., M. Xu, J. Adams y X. Wang. 2009. Can Landsat imagery detect tree line dynamics? *International Journal of Remote Sensing* 30:1327-1340.

Apéndice 2.1. Información resumida de los actuales sistemas de AP en tres de los cuatro países de los Andes tropicales.

1. ¿Cuál es el enfoque del actual sistema de AP –es decir, estas se seleccionan en base a objetivos de biodiversidad o solo incluyen las tierras más económicas o inutilizables?

Bolivia

Generalmente en objetivos de biodiversidad, pero no necesariamente en las mejores zonas de los ecosistemas prioritarios en lo referente a estado de conservación y niveles de amenaza. Muchas AP recientes fueron creadas en base a oportunidades socio-políticas (voluntad política). Los análisis de vacíos a nivel nacional deben reducirse en escala para priorizar las zonas donde es necesaria la creación de futuras AP.

Perú

Actualmente lo que se está utilizando son las aproximaciones de tipo “marxan”, que buscan los sectores de máxima protección al mínimo costo.

Ecuador

Aparentemente el diseño de los sistemas de AP está cambiando, no solo buscando la oportunidad de crear espacios que contengan muestras representativas de la biodiversidad, sino también para incluir objetos concretos, como ciertas especies clave o amenazadas, ciertos monumentos naturales o servicios ecosistémicos específicos. “Usar las tierras más baratas” no parece haber sido un criterio habitual de selección.

2. ¿Qué tan bien el actual sistema de AP probablemente representa los patrones de biodiversidad y procesos actuales?

Bolivia

A nivel de especies, alrededor del 70-80% están incluidas en las AP nacionales (sin tener en cuenta las AP a nivel municipal y departamental, las áreas de conservación indígenas y comunitarias o las tierras comunitarias de origen (TCO)). Existe un sesgo hacia una mayor representación de las tierras bajas (y el piedemonte andino).

Perú

Parece existir una falta de representación de los procesos ecológicos en la parte occidental.

Ecuador

No hay una definición (línea base) sobre qué entender por "patrones y procesos de biodiversidad". En Ecuador ambos análisis de vacíos (marino y terrestre) toman en cuenta la preservación de ejemplos representativos de todos los ecosistemas o formaciones vegetales del país como principal criterio (en lugar de los procesos).

3. ¿Cuáles son los posibles vacíos claves frente al cambio climático?

Bolivia

Los rangos altitudinales e intersecciones entre ecosistemas (ej., bosque seco chiquitano-pantanal).

Perú

Es difícil de decir, ya que no existen muchos escenarios de cambio climático disponibles para el análisis de la representatividad en las zonas montañosas. Parece que el problema es más serio en el lado occidental, por la menor porcentaje de cobertura de AP y la gran cantidad de población, especialmente en los valles interandinos. Esta población genera una alta demanda de recursos hidrológicos que están siendo extraídos de las partes altas de (¿la vertiente oriental?) las cuencas.

Ecuador

La falta de información (es decir, de una línea base sobre cómo la biodiversidad se vería afectada por el cambio climático). Los modelos climáticos existentes no son suficientemente detallados, sobre todo en la región andina, y no constituyen una referencia adecuada para definir estrategias. Lo que se necesitaría es un equilibrio entre las acciones prácticas de mitigación y las medidas locales de adaptación, combinando lo siguiente: manejo de la biodiversidad, manejo de los recursos hidrológicos, manejo de los riesgos, agricultura ecológica, seguridad alimentaria, estrategias de reducción de la pobreza, manejo de conflictos, desarrollo de capacidades, enfoque territorial, entre otros.

Apéndice 2.2. Definición de términos clave.

Diversidad biológica: Variabilidad de organismos vivos de todas las procedencias incluyendo, entre otros, los ecosistemas terrestres, marinos y otros ecosistemas acuáticos, así como los complejos ecológicos de los que forman parte; esto incluye la diversidad dentro de cada especie, la diversidad entre especies y la diversidad de ecosistemas (CDB, Art. 2).

Planificación: Se refiere a un conjunto de actividades que conducen a la identificación de i) problemas y metas; y a ii) formular estrategias y planes necesarios para alcanzar metas concretas.

Conservación: Protección y manejo de los recursos naturales. La CDB identifica dos opciones de conservación de la biodiversidad: i) "Conservación *in-situ*" (en sus hábitats naturales), ii) "Conservación *ex-situ*" (fuera de sus hábitats naturales) (CDB, Art. 2).

Manejo de los recursos naturales: Conjunto de actividades y acciones o inacciones llevadas a cabo para explotar, utilizar, conservar o preservar recursos naturales. Este conjunto de acciones o inacciones pueden conducir tanto a impactos positivos como negativos en la biodiversidad.
Pregunta: * si la conservación es un componente del manejo/ o si el manejo es un componente de la conservación.

Cambio climático: Un cambio en el clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana y que altera la composición de la atmósfera del planeta, sumándose a la variabilidad climática natural observada en períodos de tiempo comparables (UNFCCC[9], Art. 1).

[9] United Nations Framework Convention on Climate Change

Desplazamientos de los Rangos de Distribución y Extinciones Impulsados por el Cambio Climático en los Andes Tropicales: Síntesis y Orientaciones

Trond H. Larsen, Gunnar Brehm, Hugo Navarrete, Padu Franco, Humberto Gómez, José Luis Mena, Víctor Morales, Jaime Argollo, Luis Blacutt y Vanderlei Canhos

Las temperaturas están aumentando en todo el planeta y el cambio climático está provocando alteraciones de la biodiversidad a nivel mundial (Parmesan y Yohe 2003). Las extinciones, los cambios en la abundancia y los desplazamientos de los rangos de distribución de las especies están modificando profundamente las comunidades ecológicas y los servicios ecosistémicos (Lovejoy y Hannah 2005). La mayoría de las evidencias de los impactos del cambio climático en la biodiversidad se han reportado en las regiones templadas (Root *et al*. 2003). Sin embargo, las investigaciones recientes ponen en duda la opinión de que las especies tropicales están menos amenazadas por el cambio climático que las de zonas templadas (Higgins 2007; Colwell *et al.* 2008; Deutsch *et al*. 2008; Raxworthy *et al*. 2008; Chen *et al.* 2009). Cuando Janzen (1967) propuso hace cuarenta años que las especies tropicales están fisiológicamente más limitadas por las barreras climáticas de su ambiente que las especies de climas templados ("los pasos de montaña son más altos en los trópicos"), probablemente no conocía la importancia de esta observación para las extinciones impulsadas actualmente por el clima. Las especies tropicales están adaptadas a un rango de temperaturas relativamente uniforme y estrecho que las sitúa entre las más sensibles al cambio climático (Deutsch *et al.* 2008; McCain 2009; Feeley y Silman 2010). Las especies de los sistemas tropicales de montaña probablemente sean más vulnerables que las de tierras bajas porque los cambios en el clima parecen ser más pronunciados a alturas superiores (Bradley *et al.* 2006; Vuille *et al.* 2008).

Con una heterogeneidad ambiental excepcionalmente alta a lo largo de escalas espaciales relativamente cortas, los Andes tropicales son una región de incomparable diversidad y endemismo y un centro de especiación a nivel mundial (Myers *et al.* 2000; Fjeldså y Rahbek 2006). El reducido tamaño de la distribución de muchas especies de los Andes tropicales probablemente las hace

especialmente propensas a la extinción (véase a continuación). Con pronósticos de calentamiento climático comparables a los del Ártico (Anderson *et al*., Capítulo 1) pero con especies intrínsecamente más sensibles, los Andes tropicales parecen situarse entre las regiones ecológicamente más vulnerables de la Tierra frente al cambio climático (Bush 2002; Malcolm *et al.* 2006; Vuille *et al.* 2008; Lawler *et al.* 2009). Los cambios en los patrones de uso de suelo ya han causado pérdida de biodiversidad en la región. Esto se exacerbará con el cambio climático. A pesar de estas observaciones críticas, casi ningún estudio ha evaluado los impactos del cambio climático en las especies de los Andes tropicales.

Sintetizamos aquí la información disponible sobre los impactos observados y pronosticados del cambio climático en las distribuciones geográficas y extinciones de las especies de los Andes tropicales y resumimos las prioridades para mitigar estos efectos.

Patrones de Referencia de Biodiversidad y Endemismo

Diversidad

Comprender los patrones de diversidad y endemismo es fundamental para establecer datos de referencia y planificar estrategias de conservación que minimicen los impactos del cambio climático en la biodiversidad. Los Andes, que constituyen la cadena montañosa tropical más extensa del mundo, albergan una excepcional biodiversidad que es generada por la superposición de un amplio gradiente latitudinal con extensos gradientes altitudinales y de humedad-aridez (Young, Capítulo 11). Los Andes tropicales albergan récords globales de riqueza de especies para una gama de taxones que incluye aves, mamíferos, anfibios y plantas vasculares, así como otros taxones menos estudiados como escarabajos, mariposas y polillas (véanse Capítulos 13-20).

La diversidad no está uniformemente distribuida a lo largo de las vertientes de los Andes (véanse en los Capítulos 13-20 los patrones de cada taxón). Hay menos especies a altitudes mayores que a altitudes inferiores, y la riqueza de especies normalmente llega a su máximo en altitudes bajas a intermedias, tanto a nivel mundial como en los Andes (Rahbek 1995). Por ejemplo, en Perú, Ecuador y Bolivia la riqueza de especies de plantas vasculares es a menudo bastante constante a lo largo de un gradiente altitudinal en el piedemonte hasta los 1500 m y después disminuye con la altitud (Jørgensen *et al*., Capítulo 13 y Kessler *et al*., Capítulo 14). Sin embargo, cuando la riqueza de especies se ajusta en relación al área total disponible a cualquier altitud, el mismo análisis muestra un pico de diversidad a alturas intermedias (normalmente entre 1500-2500 m).

Latitudinalmente, la diversidad total de plantas vasculares parece llegar a su máximo cerca del ecuador en Ecuador (Jørgensen *et al*., Capítulo 13 y Kessler *et al.,* Capítulo 14), mientras que la diversidad de epífitas y helechos no varía mucho con la latitud (Kessler *et al.,* Capítulo 14) y la diversidad de musgos es mayor en Colombia y Bolivia que en Perú y Ecuador (Churchill, Capítulo 16). Los hábitats más húmedos, especialmente los bosques, generalmente albergan más especies

que los hábitats más secos (Capítulos 13-19). En general, las áreas más ricas en especies incluyen los bosques húmedos montanos de las vertientes andinas orientales en todos los países, así como las vertientes occidentales de Colombia y Ecuador (Capítulos 13-19).

Comprender los patrones de diversidad de los Andes es complicado por el hecho de que quizás más del 50% de la biodiversidad de los Andes tropicales continúa sin ser descrita, y muchas especies podrían desaparecer antes de ser descubiertas por la ciencia. Las aves y mamíferos han sido relativamente bien estudiados, pero aún así se siguen descubriendo especies nuevas (Ceballos y Ehrlich 2009). En promedio, solo en Ecuador se describe cada dos días una nueva especie de planta (Jørgensen y León-Yánez 1999). Al sur de Ecuador, alrededor del 60% de las polillas geométridas y los ácaros oribátidos, pero solo el 5% de los hongos, son conocidos por la ciencia (Brehm *et al.* 2008). Los peces probablemente sean los vertebrados menos estudiados (Maldonado *et al*., Capítulo 20).

Endemismo

Muchas de las especies presentes en los Andes tropicales son endémicas y de distribución restringida, ocupando rangos altitudinales y latitudinales estrechos (véanse los Capítulos 13-20; las Listas Rojas de la UICN publicadas para Colombia, Ecuador y Perú [plantas, anfibios, mamíferos, aves, peces]; Churchill *et al.* 1995; Stotz *et al*. 1996; Jørgensen y León-Yánez 1999; Fjeldså y Rahbek 2006; Young 2007). A escala regional, al menos el 25-50% de las especies en la mayoría de los grupos taxonómicos son endémicas (ej., 30% de los musgos, 25% de las plantas vasculares, 40% de los peces, 29% de las aves), convirtiendo a los Andes en un punto crítico (*hotspot*) de endemismo a nivel mundial. Muchas especies, especialmente de ranas y peces, solo se conocen de una única localidad de colecta (Young 2007).

Aunque en los Andes la riqueza de especies tiende a disminuir con la altitud, las tasas de endemismo normalmente aumentan (véanse los Capítulos 13-20). El endemismo suele concentrarse en bandas o parches de hábitat aislados (ej., bosques nublados, bosques de *Polylepis,* valles aislados, cumbres de montañas). En general, el hábitat con mayor nivel de endemismo para todos los taxones en conjunto parece ser el bosque nublado justo por debajo de la línea de bosque (Young 2007). Prácticamente todas las especies acuáticas encontradas en los ríos y lagos de altura son endémicas (Maldonado *et al.*, Capítulo 20). Los lagos de altura también albergan ranas endémicas como las especies de *Telmatobius.*

Debido a su pequeña distribución y estrictos requerimientos, las especies endémicas se ven especialmente amenazadas por las perturbaciones antropogénicas y el cambio climático. Las evidencias sugieren que los patrones históricos de cambio climático han sido importantes para conformar las actuales distribuciones de endemismo y que en muchos casos pueden ser más influyentes que las barreras geográficas. Por ejemplo, los centros de endemismo de plantas y aves se encuentran con frecuencia en áreas que se han mantenido ecológicamente estables,

especialmente zonas de alta precipitación (Churchill *et al.* 1995; Killeen *et al.* 2007). La identificación y conservación de estas áreas ecológicamente estables puede proporcionar importantes refugios para la continuidad de las especies frente al cambio climático antropogénico.

Aunque se han llevado a cabo varias revisiones de biodiversidad y endemismo para taxones o regiones específicos (ej., Kessler 2002; Ibisch y Mérida 2004; Young 2007) ha existido poco análisis sintético amplio en los Andes tropicales (pero véase Myers *et al*. 2000). Este tipo de síntesis son una prioridad urgente para establecer datos de referencia para el monitoreo de los impactos del cambio climático en la biodiversidad y también para desarrollar prioridades de conservación y estrategias de adaptación apropiadas.

Agentes Desencadenantes de la Respuesta de las Especies

Dado que muchas especies están adaptadas a un rango especifico de condiciones ambientales, se ven afectadas por muchos componentes del clima que alteran dichas condiciones (estas variables climáticas se discuten más exhaustivamente en Anderson *et al.,* Capítulo 1; Martínez *et al.*, Capítulo 6 y Marengo *et al.,* Capítulo 7). Además del incremento de la temperatura media, la variabilidad de la temperatura, de las precipitaciones y de la humedad a varias escalas temporales y espaciales influyen mucho en las distribuciones y la persistencia de las especies. Los extremos climáticos y los cambios en las características climáticas, como la duración y severidad de la estación seca, son importantes para muchas especies.

En los Andes tropicales, la formación de nubes y niebla, que son fundamentales para la supervivencia de las especies en las laderas húmedas andinas y el páramo, se está alterando a causa del cambio climático, desplazándose con frecuencia hacia arriba (Anderson *et al*., Capítulo 1; Ruiz *et al*., Capítulo 12; Ruiz *et al*. 2008). La elevación de la base de las nubes parece estar generando desplazamientos hacia arriba y extinciones, como ha ocurrido en el pasado en las laderas orientales andinas (Busch 2002). Las nubes y la niebla son además importantes para proteger los ecosistemas andinos de la radiación solar a alturas mayores. Las especies también pueden verse afectadas por el clima de forma indirecta; por ejemplo, la disminución del número de días secos por año parece haber alterado la biomasa de hojarasca, lo cual a su vez puede haber ocasionado descensos en las poblaciones de anfibios y reptiles en Costa Rica (Whitfield *et al*. 2007). Aún se sabe muy poco sobre el complejo conjunto de variables climáticas que están impulsando las respuestas ecológicas de las especies.

Las especies responden de muchas maneras distintas a los cambios en las condiciones climáticas. En este capítulo nos centramos en los desplazamientos de la distribución geográfica y en la extinción de las especies que no pueden reubicarse con éxito. La pérdida de hábitat impulsada por el clima, el aumento del estrés fisiológico, los eventos climáticos extremos, los cambios en la fecundidad y otros factores también pueden causar extinciones o descensos de población en un determinado lugar sin que la especie tenga la oportunidad de trasladarse a otra zona. La

fenología, la migración, las dinámicas tróficas (incluyendo las enfermedades), la invasión de especies y otros procesos ecológicos también se ven impactados por el cambio climático, y se abordan en Aguirre *et al*., Capítulo 4. Muchas de estas respuestas al cambio climático están asociadas y pueden desencadenar extinciones en cascada y cambios en la abundancia. Revisamos aquí la bibliografía existente que documenta la influencia histórica, reciente y proyectada del cambio climático en las extinciones y los desplazamientos de la distribución de las especies en los Andes tropicales.

Casilla 3.1. Prioridades de investigación y conservación para mitigar la pérdida de la biodiversidad provocada por el cambio climático en los Andes tropicales.

- Sintetizar los datos disponibles sobre biodiversidad para identificar los patrones de diversidad y endemismo para los diferentes taxones en conjunto a lo largo de los Andes
- Centrarse en las áreas donde concurren diversidad, endemismo y amenaza (ej., bosque nublado, páramo, superpáramo, valles secos interandinos)
- Establecer sitios de monitoreo a largo plazo utilizando métodos de muestreo y criterios de selección estandarizados para seleccionar taxones focales
- Maximizar la conectividad de los paisajes, especialmente a lo largo de los gradientes altitudinales y de humedad/precipitación
- Establecer áreas protegidas, corredores de hábitat, mosaicos de uso de suelo (promover estrategias alternativas de uso de suelo que maximicen la biodiversidad, como plantaciones de árboles y café bajo sombra)
- Planificar estrategias de conservación que tomen en cuenta los futuros cambios en la distribución de la biodiversidad y los hábitats clave en respuesta al cambio climático
- Identificar las características/rasgos que hacen a las especies sensibles y/o vulnerables al cambio climático en los Andes
- Retomar/remuestrear los conjuntos de datos existentes sobre biodiversidad para evaluar respuestas recientes de las especies al cambio climático (ver Apéndice 3.1)
- Mejorar la infraestructura de datos y promover su libre acceso
- Comprender la variación regional de la respuesta de las especies al cambio climático en los Andes
- Comprender la complejidad de las variables climáticas que impulsan de manera directa e indirecta las respuestas de las especies (ej., el aumento de la temperatura no causa solamente desplazamientos hacia arriba)
- Fortalecer la capacidad de investigación con taxonomía mejorada, guías de campo y herramientas de identificación.
- Perfeccionar las herramientas de modelado de especies específicamente para los Andes
- Identificar los mecanismos de respuesta de las especies mediante experimentos de campo y laboratorio

Casilla 3.2. Cambio climático y especies de los Andes tropicales

Paleoecología y cambio climático en el pasado

Las reconstrucciones de los cambios históricos en la vegetación de montaña de los Andes basadas en registros de polen muestran que el clima ha alterado fuertemente las distribuciones de las especies en el pasado (Capítulo 5; Busch *et al*. 2004; Busch y Flenley 2007). Durante los óptimos térmicos de periodos interglaciares anteriores, los bosques montanos parecen haberse extendido 200 m más arriba que hoy en día, mientras que el límite inferior es difícil de estimar. Durante los periodos de enfriamiento, las especies de los bosques montanos descendieron alrededor de 1000-1500 m altitudinales y reemplazaron a la flora de las tierras bajas, probablemente siguiendo un descenso de la línea de nubes y una bajada de las temperaturas (Bush y Flenley 2007).

Cambio climático reciente

Alarmantemente, solo encontramos un estudio publicado que evalúa los impactos del cambio climático reciente en las especies de los Andes tropicales. Seimon *et al*. (2007) encontraron que en los Andes peruanos tres especies de ranas se expandieron hacia arriba tras una deglaciación reciente. Esta elevación del límite altitudinal parece ser la mayor observada hasta el momento en cualquier especie del mundo en respuesta al cambio climático. El hongo quitridio también se desplazó hacia arriba junto con las ranas, un ejemplo de la influencia potencial del cambio climático en las enfermedades infecciosas y especies invasivas. Otro estudio en anfibios descubrió que seis especies de ranas amenazadas podrían haber desaparecido recientemente de su área de distribución histórica en los Andes peruanos, aunque se desconoce la influencia relativa y posiblemente sinérgica entre el cambio climático, la degradación del hábitat y el hongo quitridio (von May *et al.* 2008). Unos pocos estudios aún no publicados han documentado desplazamientos hacia arriba en taxones como las especies arbóreas de *Cecropia* y otras plantas, en flamencos y vicuñas (para mayores detalles, véase el Cuadro 1.2 en Anderson *et al*., Capítulo 1).

Impactos proyectados del cambio climático

En el ámbito de América del Norte y del Sur, se pronostica que los Andes y la tundra septentrional muestren el mayor recambio de especies de aves, mamíferos y anfibios (más del 90% en algunas áreas) en respuesta al cambio climático bajo varios escenarios de emisiones (Lawler *et al.* 2009). El mismo estudio pronosticó un 20-50% de pérdida de especies en los Andes debido a contracciones de la distribución inducidas por el clima. Dos estudios, descritos más detalladamente en Graham *et al.,* Capítulo 21, estiman la respuesta de las especies en los Andes tropicales del norte utilizando modelos de distribución de especies. Pronostican que un alto porcentaje de las especies, incluyendo las aves y las plantas, sufrirán reducciones de su distribución y/o llegarán a volverse críticamente amenazadas bajo escenarios futuros de cambio climático. Las especies más vulnerables podrían ser aquellas restringidas a hábitats específicos, sobre todo el páramo, los valles secos y los bosques nublados. Un tercer estudio, que utiliza el modelado bioclimático para determinadas especies, pronosticó que el 10-20% de las especies de reptiles de los Andes de Bolivia se extinguirán hasta 2080 (Embert *et al.* datos no publicados; FAN[1]-Bolivia).

[1] Fundación Amigos de la Naturaleza

Desplazamientos Altitudinales y Latitudinales de la Distribución

Se han observado muchos tipos diferentes de respuestas de las especies al cambio climático, pero la tendencia general dominante es el desplazamiento de las especies hacia los polos y/o hacia altitudes superiores para reajustarse al aumento de las temperaturas y a los cambios en la precipitación (Parmesan y Yohe 2003). Se han observado desplazamientos de la distribución similares durante períodos históricos de cambio climático.

A diferencia de las regiones templadas, los gradientes altitudinales de temperatura en los trópicos son mucho más pronunciados (> 1000 veces) que los latitudinales, convirtiendo el desplazamiento de la distribución hacia mayores altitudes en la respuesta más probable de las especies tropicales al calentamiento climático (Colwell *et al*. 2008). La elevación de la base de las nubes y los cambios en la precipitación también parecen estar propiciando las subidas de las distribuciones en los trópicos. En estos solo se han documentado unos pocos casos recientes de desplazamientos altitudinales de la distribución: anfibios y murciélagos en Costa Rica (Pounds *et al*. 2005), anfibios y reptiles en Madagascar (Raxworthy *et al.* 2008) y polillas geométridas en Borneo (Chen *et al.* 2009). La expansión hacia arriba de la distribución de las ranas tras la deglaciación en Perú (Seimon *et al*. 2007) es el único caso publicado sobre los Andes tropicales que conocemos.

Aunque los desplazamientos de distribución hacia los polos son menos probables alrededor del ecuador, donde el gradiente latitudinal de temperatura es muy poco pronunciado, la orientación norte-sur de gran parte de los Andes puede hacer más probables los desplazamientos hacia los polos que en otras cadenas montañosas (a pesar que varios valles profundos actúan como barreras). Aunque existen pocos estudios, aún no se ha documentado en los trópicos ningún desplazamiento latitudinal de la distribución ocasionado por el cambio climático reciente.

La redistribución de las especies no siempre se produce hacia arriba o hacia los polos (ej., Moritz *et al.* 2008; Chen *et al.* 2009), especialmente si las alteraciones ambientales causadas por el cambio climático (ej., tipo de hábitat, microclima, precipitación, humedad) se producen en otras direcciones. Dichos patrones de respuesta se han estudiado muy poco en los trópicos. Por ejemplo, las especies acuáticas pueden verse forzadas a descender si el cambio climático hace que los hábitats de altura (donde el caudal de agua es menor que a alturas inferiores) se sequen. Los cambios en la precipitación pueden ser detonantes especialmente importantes de los desplazamientos de la distribución en las tierras bajas de la Amazonía, donde los patrones espaciales y temporales de precipitación varían fuertemente mientras la temperatura generalmente no lo hace. La redistribución de las especies también depende de las interacciones entre estas y los cambios en las dinámicas de las comunidades, complicando los pronósticos generalizados (véase Aguirre *et al.,* Capítulo 4). Por ejemplo, las especies tolerantes pueden desplazarse hacia abajo aprovechando los nichos que acaban de quedar desocupados.

Desplazamientos de la Distribución y Riesgo de Extinción

En base a la tendencia de muchas especies tropicales a trasladarse hacia arriba, las especies de los Andes podrían verse directamente amenazadas de varias maneras por los desplazamientos de distribución impulsados por el clima (Figura 3.1), por ejemplo: 1) desaparición o declinación de especies en las tierras bajas y a alturas inferiores debido a un desplazamiento neto de las especies hacia arriba ("disminución biótica de las tierras bajas"); 2) extinción de especies de las cimas de montaña para las que no existen rutas de escape; 3) incapacidad de las especies para desplazarse a nuevas áreas de distribución geográfica adecuadas, a menudo debido a obstáculos para la dispersión y/o a una insuficiente capacidad de dispersión (ver la siguiente sección). El riesgo de extinción debido a la alteración de las interacciones interespecíficas, la fenología, la disponibilidad de recursos y otros factores se considera en Aguirre *et al.,* Capítulo 4.

La Amazonía alberga una de las comunidades más diversas de la Tierra, y se prevé que muchas de sus especies migren hacia hábitats más húmedos y fríos conforme las tierras bajas se calientan. Al tratarse de la cadena montañosa más larga y elevada del continente, los Andes podrían constituir el único refugio para muchas especies amazónicas. La proporción de especies de las selvas de tierras bajas que desplazarán sus distribuciones a altitudes mayores es desconocida. Como ninguna especie de latitudes bajas o bajo el nivel del mar está disponible para reemplazar a las especies que se desplazan hacia arriba, se espera que las selvas tropicales de tierras bajas (especialmente cerca del ecuador) sufran una pérdida neta de especies (Colwell *et al.* 2008). Probablemente, las especies de las tierras bajas amazónicas son muy vulnerables al cambio climático porque su nicho térmico es más estrecho que el de las especies de áreas más frías (Feeley y Silman, en prensa). Algunas zonas de los Andes incluso podrían incrementar su riqueza de especies debido a la inmigración de especies procedentes de las tierras bajas, aunque estos incrementos pueden verse contrarrestados por otras amenazas sobre la biodiversidad como la pérdida de hábitat. En algunas zonas de los Andes del norte se pronostica que los desplazamientos impulsados por el clima en especies de aves, mamíferos y anfibios alcancen, como mínimo, un aumento promedio en la riqueza de especies de 21-27%, en base a dos escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero (Lawler *et al.* 2009).

En el otro extremo altitudinal, las especies que se encuentran en las cimas de montaña podrían extinguirse con el cambio climático porque, a diferencia de las especies de tierras bajas, no tienen dónde ir. El área total colonizable por lo general disminuye a alturas mayores, agudizando el problema (Figura 3.3). Las especies de las cimas de montaña se extinguen a menos que sean capaces de adaptarse rápidamente a los cambios en las condiciones o que puedan colonizar cordilleras cercanas más altas. Aunque la diversidad es relativamente baja en las cumbres andinas, un gran porcentaje de las especies son endémicas y probablemente especialmente sensibles, incluyendo varias especies de ranas y plantas de altura (véase Cuadro 1.1 en Anderson *et al*., Capítulo 1). Como pueden observarse fácilmente y podrían responder particularmente rápido, las especies de las cimas de montaña son útiles para monitorear los impactos del cambio climático

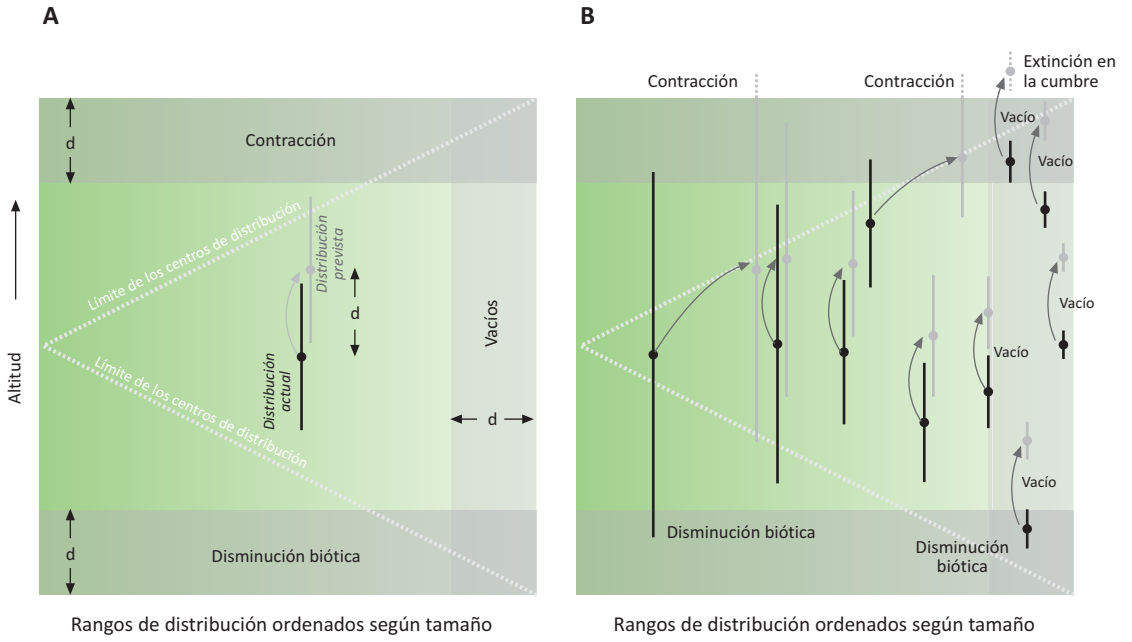


Figura 3.1. Modelo conceptual de los desplazamientos altitudinales de la distribución y el riesgo asociado de extinción provocados por el calentamiento del clima en los Andes. **A.** Una elevación de las isotermas con el calentamiento del clima se mide por δ. El modelo asume la correspondiente elevación de las distribuciones de las especies (mostradas como flechas). Tres ejemplos de respuestas de las especies son: (a) contracción de la distribución de las especies en el límite superior (posiblemente conduciendo a extinciones en cimas de montaña). (b) discontinuidad espacial entre la distribución actual de las especies (negro) y la pronosticada (gris) ("vacíos de desplazamiento de distribución"- estas especies pueden necesitar trasladarse hacia arriba para sobrevivir) y (c) pérdida local de especies de bajas alturas debido al desplazamiento altitudinal de sus rangos de distribución ("disminución biótica de las tierras bajas"). **B.** Distribuciones de diez especies hipotéticas ordenadas según tamaño. Las especies de amplia distribución son las que con mayor probabilidad se verán afectadas por la contracción de su rango de distribución y/o la disminución biótica. Las especies de distribución restringida son las que con mayor probabilidad experimentarán vacíos de desplazamiento de la distribución, y las de grandes alturas son propensas a la extinción en cimas de montaña. Ilustración de G. Brehm, modificada de Colwell *et al.* (2008).

(véase más adelante). Hasta el momento, existen pocos datos sobre extinciones en las cimas de montaña de las regiones tropicales. Raxworthy *et al*. (2008) pronosticaron la pérdida de tres de las 30 especies de anfibios y reptiles de un elevado macizo de Madagascar ante un escenario de calentamiento de 2 °C. Se han pronosticado extinciones masivas de vertebrados endémicos impulsadas por el clima en las cumbres de los trópicos australianos, debido a la pérdida de su ambiente esencial (Williams *et al.* 2003). Por otro lado, Colwell *et al.* (2008) pronosticaron una tasa casi insignificante de extinciones en las cumbres para 1900 especies de plantas e insectos distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal de 2900 m en Costa Rica, bajo un escenario de calentamiento de 3.2 °C, donde por otro lado se pronosticó que alrededor del 50% de las especies

contribuirán a la disminución biótica de las tierras bajas o enfrentarán vacíos espaciales entre su distribución actual y pronosticada.

Conectividad de los Paisajes Andinos y Cambio Climático

Como se demuestra en los capítulos de antecedentes (Capítulos 13 a 20), la mayoría de las especies andinas ocupan rangos altitudinales relativamente estrechos. Las especies de distribución restringida seguramente se van a enfrentar a "vacíos de desplazamiento de distribución", definidos como vacíos físicos entre el límite superior de la distribución altitudinal actual y el límite inferior de la distribución altitudinal pronosticada de una especie en un escenario climático futuro (Colwell *et al*. 2008). Las especies de distribución restringida que enfrentan vacíos de desplazamiento de distribución pueden ser más vulnerables al cambio climático que las especies de distribución amplia porque deben desplazar toda su distribución hacia arriba para subsistir. La pérdida de hábitat causa contracciones de la distribución que también hacen que las especies tropicales de distribución restringida sean muy susceptibles al cambio climático (Jetz *et al*. 2007).

Las especies que se encuentran bajo la presión del cambio climático se enfrentan a una serie de barreras de dispersión que podrían obstaculizar su redistribución, llevándolas a la extinción. La extrema heterogeneidad topográfica y climática de los Andes crea muchas barreras naturales al movimiento de las especies. Aunque estas barreras geográficas podrían limitar la capacidad de las especies para adaptarse al cambio climático, también han impulsado la especiación y el endemismo en los Andes y continuarán haciéndolo en el futuro. Muchas plantas endémicas y otros taxones están restringidos a un único valle por la existencia de montañas escarpadas alrededor. Las cascadas crean obstáculos naturales al movimiento de los peces u otros organismos acuáticos. La dispersión de los organismos que viven en los lagos puede verse obstaculizada por la ausencia general de lagos en la mayoría de las altitudes intermedias. La línea de nieve y la línea de bosque también forman límites naturales para las distribuciones, aunque la línea de bosque ha sido fuertemente modificada por los seres humanos en la mayoría de las áreas.

Las barreras antropogénicas son cada vez más importantes para determinar la capacidad de adaptación de las especies al cambio climático. La larga historia de uso de suelo y el rápido avance de la frontera agrícola han fragmentado y aislado muchos hábitats andinos. Las especies con frecuencia deben sobrevivir en un mosaico de fragmentos de hábitat insertados en una matriz de hábitat inadecuado (ej., pastoreo de ganado y plantaciones de café: véase Suárez *et al.*, Capítulo 9 para mayores detalles sobre uso de suelo). Las carreteras actúan como barreras geográficas, así como generan mayor deforestación y pérdida de hábitat. Las carreteras también pueden proporcionar corredores para la dispersión de las malas hierbas, sobre todo especies invasoras ecológicamente perjudiciales (Urban *et al*. 2008). La conectividad fluvial está interrumpida por barreras físicas (ej., represas y plantas hidroeléctricas), reducciones del caudal por retirada de aguas o disminución del hielo glacial y cambios en la calidad del agua (ej., pesticidas, fertilizantes, sedimentación) (Anderson *et al*., Capítulo 23). El uso del suelo también interactúa con la frecuencia de los fuegos a lo largo de la parte superior de las laderas andinas, donde las quemas se están

extendiendo hacia abajo procedentes de los pastizales, conduciendo a una mayor pérdida forestal y creando una barrera superior al movimiento de las especies (Bush *et al.* 2008).

En los Andes, la deforestación se produce con frecuencia a lo largo de las rutas (ríos y carreteras) que conectan los núcleos de población humana a alturas superiores con los de las tierras bajas, un patrón que varía a lo largo de los Andes (Young, Capítulo 8; Etter *et al.* 2006). En Colombia, estas rutas transcurren fundamentalmente por los principales ríos que desembocan al Caribe, en Ecuador y Perú hacia las tierras bajas del Pacífico y en Bolivia hacia las tierras bajas de la Amazonía. Las tasas actuales de transformación del suelo son más elevadas en la vertiente oriental de los Andes, donde la deforestación está avanzando de arriba y de abajo dejando en algunos casos una banda forestal a altitudes intermedias (~1500-2500 m). Hasta ahora, las pendientes empinadas y la accesibilidad limitada han permitido que muchos de estos bosques de alturas intermedias persistan. Los patrones de uso de suelo también están muy influenciados por factores biofísicos que varían según la altura y la región (clima, pendiente, suelo, etc.).

Maximización de la Conectividad

Dado que se espera que la mayoría de las especies tropicales busquen hábitats que reúnan sus requerimientos ecológicos en respuesta al cambio climático, la protección de corredores de hábitat intactos que conecten las tierras bajas con las tierras altas más frías podría proporcionar una ruta de escape para muchas especies de la megadiversa Amazonía y el piedemonte de los Andes. Sin embargo, muy pocos gradientes altitudinales de hábitat intacto se extienden desde las tierras bajas que hay a ambos lados de los Andes hasta la línea de bosque o más arriba. Como los bosques con frecuencia permanecen en bandas aisladas a alturas intermedias, muchas especies probablemente quedan atrapadas en medio de un “sándwich” clima-hábitat: el aumento de las temperaturas las obligan a subir mientras al mismo tiempo son empujadas hacia abajo por la expansión de los núcleos de población humana y el avance de la frontera agrícola. Además, se pronostica que la deforestación en las tierras bajas y en la base de los Andes se incremente rápidamente durante este siglo (Soares *et al.* 2006), ocasionando nuevos declives de especies y cortando posibles rutas de escape.

Quizás la estrategia más exitosa para maximizar la conectividad de los paisajes y suministrar corredores para el mayor número de especies sea el uso de áreas protegidas (Killen y Solorzano 2008). La relativamente reciente amenaza del cambio climático antropogénico necesita un nuevo paradigma de planificación y diseño de áreas protegidas. En la actualidad solo unas pocas áreas protegidas preservan corredores suficientemente extensos para las especies que responden al cambio climático a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales. En la actualidad, solo el 8% de los Andes tropicales se encuentra al interior de áreas protegidas y la cantidad de tierra protegida varía con la altitud (Figura 3.2). Se necesitan con urgencia áreas protegidas en la vertiente occidental de los Andes, así como a lo largo de gradientes altitudinales completos en ambas vertientes.

Para que las áreas protegidas sean efectivas, deben incorporar las distribuciones futuras de las especies en respuesta al cambio climático, un criterio fundamental que comprensiblemente no estaba incluido en anteriores planificaciones de áreas protegidas (véase Hole *et al*., Capítulo 2). Las áreas protegidas con regímenes estables de alta precipitación probablemente tengan las mayores posibilidades de preservar la biodiversidad a largo plazo (Killeen y Solorzano 2008). Es también importante ubicar las áreas protegidas de tal forma que abarquen gradientes ambientales (no solo gradientes altitudinales), incluyendo temperatura, precipitación y humedad. Los gradientes ambientales son con frecuencia centros de especiación, diversidad y endemismo. Debido a que reúnen una gama de variables climáticas a través de un espacio geográfico relativamente pequeño, los gradientes ambientales podrían proporcionar a las especies el mayor potencial de adaptación al cambio climático.

Dado que los Andes constituyen un paisaje dominado por el ser humano, las estrategias efectivas de conservación de la biodiversidad también deben incorporar el uso de suelo fuera de los parques. Pueden adoptarse formas alternativas de uso de suelo para brindar beneficios económicos directos a los seres humanos y la biodiversidad. Por ejemplo, el café bajo sombra y los policultivos de plantaciones de árboles nativos proporcionan un hábitat mucho más habitable para muchas especies que otras formas más intensivas de uso del suelo como el pastoreo de ganado (Philpott *et al*. 2008). Como mínimo, el mantenimiento de algunos árboles y arbustos en los pastizales, puede fomentar niveles de biodiversidad mucho más altos que solo los pastos. Por otra parte, la intensificación agrícola o la mejora de los cultivos podrían incrementar la productividad sobre una superficie menor, permitiendo la restauración del hábitat y la regeneración en tierras previamente cultivadas. Los beneficios de estas estrategias alternativas de uso de suelo e intensificación agrícola para las comunidades humanas locales dependen de muchos factores regionales y socioeconómicos complejos que es necesario abordar de manera sistemática en cada región.

La capacidad de los organismos para desplazarse atravesando la matriz de un paisaje fragmentado (permeabilidad) depende no solo de la configuración del paisaje (tamaño, forma y aislamiento de los parches), sino también del contraste ambiental (ej., temperatura y humedad) entre la matriz y el hábitat natural. Algunas especies se dispersan fácilmente atravesando paisajes modificados por el ser humano, mientras que otras son incapaces de desplazarse aún a cortas distancias a través de carreteras o claros. Una matriz estructuralmente más parecida al hábitat natural facilita la dispersión de organismos que de otra manera estarían más constreñidos fisiológicamente o por su comportamiento. Los hábitats más maduros y estructuralmente complejos (ej., café bajo sombra, bosque secundario) generalmente albergan el mayor número de especies, sobre todo especies adaptadas a los bosques. Mantener un paisaje heterogéneo que contenga muchos tipos de usos de suelo, en particular hábitats estructuralmente complejos como las plantaciones, puede ayudar a que varias plantas y animales se dispersen a través del paisaje.

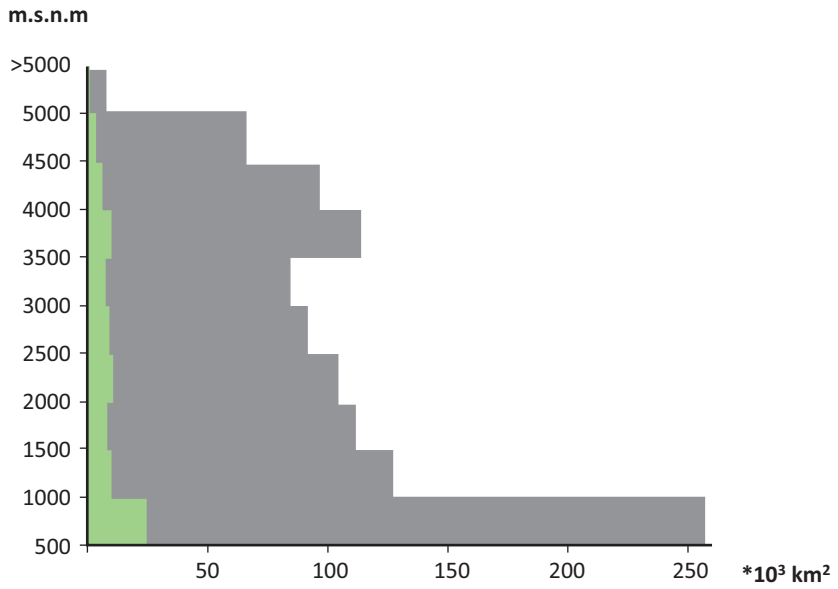


Figura 3.2. Proporción de superficie total con estatus de área protegida según bandas altitudinales de 500 m en los Andes tropicales (Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia). Gris: área superficial total; Verde: superficie de parques nacionales y otras áreas protegidas nacionales. La superficie total es 1 065 450 km^2. Solo el ocho por ciento del área (88 550 km^2) está legalmente protegida en la actualidad. Existe una variabilidad considerable entre bandas altitudinales así como entre países (no se muestra). Datos proporcionados por I. Jiménez. Ilustración preparada por G. Brehm.

Sin embargo, la fragmentación del paisaje puede también intensificarse de otras maneras debido al cambio climático. Por ejemplo, las hormigas soldado son capaces de dispersarse entre fragmentos de hábitat atravesando áreas deforestadas, pero solo en los días fríos y nublados (Meisel 2006). Es probable que el cambio climático magnifique los contrastes entre los parches de hábitat y la matriz y reduzca el número de días fríos que permiten la dispersión, conduciendo posiblemente a la extinción de especies.

Respuesta de las Especies Dependiente del Contexto

Pronosticar cómo responderán las especies a los cambios en el uso de suelo y al clima es complicado por el hecho que los taxones, en diferentes regiones y a distintas alturas, responden de formas diferentes dependiendo de su ecología, ambiente e historia evolutiva. Por ejemplo, la misma especie de árbol podría desplazarse en respuesta al cambio climático en un lugar, pero no en otro, dependiendo de su clima local y de otros factores ambientales (Daniels y Veblen 2004). Las comunidades de escarabajo pelotero en México, que históricamente han habitado una amplia variedad de hábitats (origen holártico y afrotropical), toleran la conversión de bosques en pastizales, mientras que los escarabajos peloteros de Colombia no (Larsen *et al*., Capítulo 17). Muchos escarabajos peloteros de altura en Colombia y Perú toleran también una mayor variedad de

hábitats, incluyendo plantaciones arbóreas, que las especies de bajas alturas, debido posiblemente a que en las zonas de altura naturalmente empobrecidas la competencia es débil y los nichos ecológicos más amplios (Larsen *et al.*, Capítulo 17). Las especies de altura podrían adecuarse mejor al cambio climático que las especies de tierras bajas porque están adaptadas a un ambiente que experimenta mayores oscilaciones naturales de la temperatura (McCain 2009).

Por otra parte, las especies de altura podrían ser menos capaces de adaptarse al cambio climático porque tienen menos espacio colonizable hacia arriba que las especies de tierras bajas. Esto se debe a que el área superficial total de tierra y agua generalmente disminuye a alturas mayores, simplemente por la forma de la montaña (Figura 3.3). Sin embargo, la parte austral de los Andes tropicales es algo distinta porque tiene extensas áreas de pastizales de altura, que posiblemente proporcionen amortiguación a las especies sensibles al cambio climático (Figura 3.3). Los organismos acuáticos también se enfrentan a un hábitat más pequeño a alturas mayores, especialmente cerca de las cabeceras con un caudal de agua inferior.

Para comprender mejor las complejas respuestas de las especies al cambio climático se requiere trabajar más en la identificación de patrones regionales y diferencias en los Andes y también en la identificación de los rasgos y variables generalizables de las especies.

Características de las Especies Vulnerables

Identificar la respuesta de cada especie al cambio climático está más allá de los límites del tiempo y de los fondos disponibles dada la diversidad de los Andes tropicales. Sin embargo, determinar los rasgos asociados a la respuesta de las especies al cambio climático facilita el desarrollo de un marco general para pronosticar respuestas que puedan aplicarse a través de diferentes sistemas. La UICN proporciona una excelente revisión global de estos rasgos (Foden *et al.* 2009). Estos rasgos se clasifican en cinco categorías: 1) requerimientos especializados de hábitat o microhábitat; 2) tolerancias o umbrales ambientales estrechos; 3) dependencia de desencadenantes o señales ambientales específicas que probablemente se vean alteradas por el cambio climático; 4) dependencia de interacciones interespecíficas que probablemente se alteren debido al cambio climático; 5) poca capacidad para dispersarse o colonizar un área de distribución nueva o más adecuada.

Dado que los Andes tropicales albergan una proporción de especialistas mucho mayor que las regiones templadas, es probable que varias de estas categorías de rasgos apliquen de forma especialmente fuerte a las especies de esta región (McCain 2009). Por ejemplo, una cantidad relativamente alta de especies de los Andes tropicales son endémicas especialistas de hábitat, están adaptadas a estrechos rangos fisiológicos y han coevolucionado con otras especies o son dependientes de recursos especializados. Muchas plantas tropicales dependen de los animales y no del viento para la polinización y la dispersión de semillas, lo que las hace potencialmente sensibles a los efectos indirectos y también directos del cambio climático. Los ectotermos tropicales,

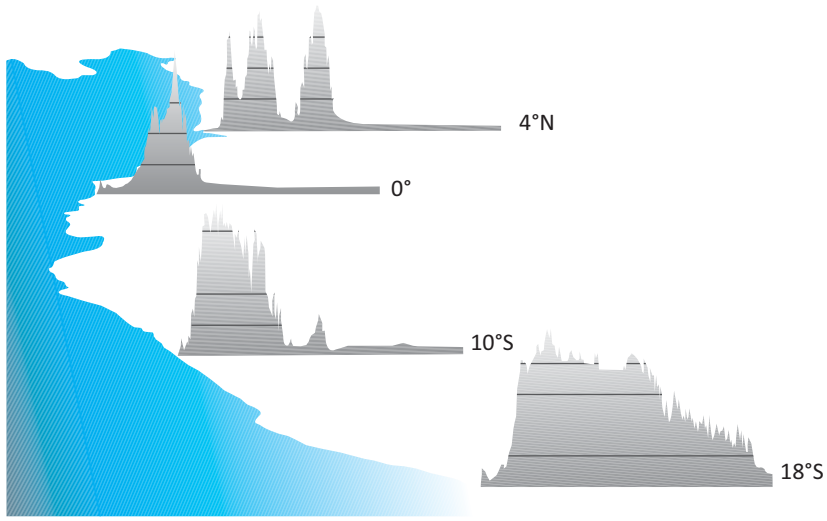


Figura 3.3. Secciones transversales (con isolíneas de 1000 m) de los Andes tropicales a 4°N (Colombia), 0° (Ecuador), 10°S (Perú) y 18°S (Bolivia). El área superficial generalmente disminuye con la altitud, pero este patrón varía regionalmente. Mientras los Andes tropicales septentrionales se caracterizan por cordilleras en forma de triángulo, los Andes tropicales australes presentan extensas áreas de altiplano a grandes alturas. Datos proporcionados por P. Franco y C. Ríos (WCS). Ilustración preparada por G. Brehm.

como los insectos, constituyen la inmensa mayoría de la biodiversidad de los Andes y de otros lugares, y se prevé que se encuentren entre los taxones más sensibles del mundo al cambio climático. Esto se debe a que su temperatura corporal depende mayormente de su ambiente, y en los trópicos tienen un estrecho margen de tolerancia fisiológica y ya se encuentran en o cerca de su óptimo térmico (Deutsch *et al*. 2008). La mayoría de las especies de regiones templadas toleran un rango relativamente amplio de temperaturas, especialmente a nivel estacional. Algunas especies andinas de altura pueden también estar sujetas a oscilaciones de temperatura relativamente amplias (sobre todo a lo largo del día).

La respuesta de las especies al cambio climático también depende de su capacidad para adaptarse localmente. Algunas especies podrían no tener la oportunidad o capacidad para desplazar su distribución en respuesta al cambio rápido de las condiciones climáticas. Las especies con plasticidad fenotípica pueden ajustarse por medio de su comportamiento a los cambios en los microclimas trasladándose de un hábitat a otro a escala local (Huey *et al*. 2009). La alta heterogeneidad local de los Andes podría favorecer la capacidad de las especies para adaptarse al cambio climático desplazando sus asociaciones microclimáticas dentro de su distribución actual. Algunas especies podrían evolucionar rápidamente *in situ* al cambio climático, sin tener que desplazar su distribución (Reusch y Wood 2007). El papel relativo de la plasticidad fenotípica frente a los cambios genéticos (microevolución) en la adaptación al cambio climático está actualmente en debate (Gienapp *et al.* 2008).

Monitoreo a Largo Plazo

Nuestros conocimientos sobre los cambios recientes y futuros en la biodiversidad en respuesta al cambio climático se encuentran severamente limitados por la falta de datos. La mayoría de los datos de las especies de los Andes son difíciles de comparar porque no se recogieron usando métodos de muestreo estandarizados y rigurosos. Los inventarios biológicos, como los dirigidos por el Field Museum y Conservación Internacional, han proporcionado valiosos datos de referencia, pero muchas áreas siguen poco estudiadas. La Iniciativa para la Investigación y el Seguimiento Global de los Ambientes Alpinos (GLORIA) ha empezado un programa coordinado y estratégico para monitorear la biodiversidad y el clima en las áreas ecológicas alpinas de todo el mundo, enfocado en las plantas de altura. Se necesita urgentemente la expansión de redes como GLORIA, particularmente el monitoreo de múltiples taxones a lo largo de amplios gradientes latitudinales y altitudinales de los Andes. Las áreas que reúnen elevados niveles de biodiversidad y endemismo y una alta vulnerabilidad al cambio climático (ej., páramo, superpáramo, valles secos interandinos, bosques nublados; véase Anderson *et al.,* Capítulo 1 para más detalles) son prioritarias para el monitoreo. También es fundamental tener en cuenta las regiones muy húmedas y secas que pueden actuar como refugios para las especies durante el cambio climático (Fjeldså *et al.* 1999; Killeen *et al*. 2007).

La selección de taxones focales apropiados es importante para el monitoreo de los impactos del cambio climático. Muchos de los rasgos de las especies vulnerables (descritos anteriormente) también aplican a la selección de los taxones focales. Sin embargo, los rasgos de las especies sensibles indicadoras de alerta temprana son también importantes y pueden ser diferentes a los rasgos de vulnerabilidad. Por ejemplo, las especies de plantas pioneras con potencial de colonización y crecimiento rápidos o las especies vegetales o animales "perjudiciales" de amplia dispersión podrían ser las primeras en beneficiarse de los hábitats recientemente creados por el cambio climático, como aquellos que aparecen tras el retroceso de los glaciares. Aunque las especies sensibles no son necesariamente vulnerables al cambio climático, son útiles para medir la velocidad y magnitud de la respuesta de la biodiversidad en diferentes áreas.

Para maximizar la relación costo-rendimiento del monitoreo, los taxones prioritarios deberían ser relativamente fáciles, económicos y rápidos de muestrear utilizando métodos estandarizados y deberían responder de forma diferenciada a cada tipo de perturbación, incluyendo el cambio climático y los regímenes de uso de suelo. Lo ideal sería que los taxones focales fueran también representativos de los cambios que se producen en otros taxones. Ningún taxón en particular incorpora todos estos criterios para monitorear los efectos del cambio climático. Sin embargo, algunos grupos prioritarios, que se discuten en mayor profundidad en los capítulos de antecedentes, son los anfibios, insectos (ej., escarabajos peloteros, polillas y hormigas), plantas (especialmente la flora altoandina), líquenes, peces y ciertos grupos de murciélagos y aves. También se necesita monitorear la biodiversidad en los grupos poco estudiados (tanto taxonómica como geográficamente).

Aprovechamiento de los Datos Disponibles

A pesar de la escasez general de monitoreos a largo plazo, varias bases de datos existentes, particularmente aquellas con al menos 10 años, tienen el potencial de servir para la evaluación de los impactos recientes del cambio climático. Volver a visitar a estos lugares previamente inventariados, utilizando una metodología similar, podría constituir una manera relativamente económica y sencilla de entender cómo están respondiendo las especies al cambio climático. También es importante evaluar las consecuencias ecológicas del cambio climático ya consumadas para desarrollar estrategias que mitiguen los cambios futuros. En el Apéndice 3.1 proporcionamos una lista de estos conjuntos de datos que esperamos sean remuestreados.

Otras formas económicamente eficientes de evaluar los cambios recientes en la biodiversidad son los análisis de series temporales de fotografías aéreas históricas e imágenes de satélite. Ciertas imágenes pueden utilizarse para detectar cambios espaciales en la estructura de la vegetación, incluyendo especies vegetales concretas. Muchos de los datos de especies siguen sin utilizarse en museos y colecciones locales.

La planificación de la conservación requiere un conocimiento detallado de las distribuciones de las especies a través de los Andes. Aunque existen muchos datos, especialmente en bases de datos sin publicar y literatura gris, no ha habido una síntesis exhaustiva, en parte debido a la limitada accesibilidad e infraestructura de los datos y a la falta de protocolos estandarizados. Por ejemplo, de los 175 millones de registros actualmente disponibles en la Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (Global Biodiversity Information Facility; www.gbif.org) menos de 1 millón son de la región Andina-Amazónica. El 82% de los datos disponibles sobre los Andes provienen solo de dos colecciones: el Jardín Botánico de Missouri (69.17%) y el Herbario de La Universidad de Aarhus (13.20%). Se necesitan herramientas y fondos para promover la publicación de estos materiales y hacerlos más accesibles.

Un ejemplo destacable de una estrategia para abordar este problema es la Infraestructura de Información en Biodiversidad de la Cuenca Amazónica (ABBIF) (www.abbif.net). ABBIF se está desarrollando como un esfuerzo regional impulsado institucionalmente para integrar la información sobre especies y especímenes de la fauna, flora y microbiota de la cuenca amazónica distribuida por todo el mundo. La meta es digitalizar e integrar todos los datos relevantes de la biodiversidad de manera estructurada, con la adopción de estándares y protocolos que permitan la integración transparente de datos y la interoperabilidad de los sistemas.

Recomendaciones Adicionales

- Los experimentos de campo y laboratorio son importantes para identificar los mecanismos subyacentes a la respuesta de las especies al cambio climático (ej., competencia, crecimiento, dispersión, etc. dependientes del clima). Entender las causas de los cambios en la biodiversidad es fundamental para identificar estrategias que mitiguen futuras pérdidas.

- Son esenciales un mayor trabajo taxonómico y la disponibilidad de guías de especies para facilitar los inventarios de biodiversidad y el monitoreo necesario para evaluar los impactos del cambio climático. Muchos estudios de los Andes tropicales no pueden cotejarse porque las especies, como mucho, están identificadas solo a nivel de morfoespecies. Varios grupos poco conocidos (ej., insectos, hongos) merecen prioridad taxonómica ya que existe una baja proporción de especies descritas. La información sobre los especímenes tipo de los museos debe hacerse disponible en formato digital, incluyendo sus imágenes. Las guías rápidas a color desarrolladas por el Field Museum son un excelente ejemplo de esta clase de herramientas, e incluyen muchas especies de los Andes tropicales (http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides).

- Dado que existen pocos datos de monitoreo a largo plazo, las herramientas de modelado constituyen una forma importante de evaluar los probables impactos del cambio climático en la biodiversidad (Graham *et al*., Capítulo 21). Se han desarrollado varios enfoques de modelado para pronosticar extinciones y desplazamientos de la distribución en respuesta al cambio climático. Sin embargo, se necesita hacer estas herramientas más aplicables a los Andes y llevarlas a una resolución espacial más fina.

Agradecimientos

Agradecemos a W. Aguirre, E. Anderson, A. Catenazzi, R. Colwell, D. Cordero, S. Halloy, S.K. Herzog, D. Hole, I. Jiménez, P. Jørgensen, M. Kessler, M. Maldonado, D. Ruiz, A. Seimon, C. Toledo y B. Young por aportar comentarios y sugerencias que mejoraron el manuscrito.

Literatura Citada

Bradley, R. S., M. Vuille, H. F. Díaz y W. Vergara. 2006. Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science* 312:1755-1756.

Brehm, G., J. Homeier, K. Fiedler, I. Kottke, J. Illig, N. M. Noeske, F. A. Werner y S. W. Breckle. 2008. Mountain rain forests in southern Ecuador as a hotspot of biodiversity – limited knowledge and diverging patterns. Pp. 15-23 en *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador*, editado por E. Beck, J. Bendix, I. Kottke, F. Makeschin y R. Mosandl. Berlin: Springer.

Bush, M. B. 2002 Distributional change and conservation on the Andean flank: a palaeoecological perspective. *Global Ecology and Biogeography* 11:463-473.

Bush, M. B. y J. R. Flenley. 2007. *Tropical rainforest responses to climatic change*. Berlin: Springer.

Bush, M. B., M. R. Silman, C. McMichael y S. Saatchi. 2008. Fire, climate change and biodiversity in Amazonia: a Late-Holocene perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 363:1795-1802.

Bush, M. B., M. R. Silman y D. H. Urrego. 2004. 48,000 years of climate and forest change in a biodiversity hot spot. *Science* 303:827-829.

Ceballos, G. y P. R. Ehrlich. 2009. Discoveries of new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:3841-3846.

Chen, I. C., H. J. Shiu, S. Benedick, J. D. Holloway, V. K. Cheye, H. S. Barlow, J. K. Hill y C. D. Thomas. 2009. Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:1479-1483.

Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (eds.). 1995. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium, The New York Botanical Garden, 21-26 June 1993. New York: The New York Botanical Garden. 702 pp.

Colwell, R. K., G. Brehm, C. L. Cardelus, A. C. Gilman y J. T. Longino. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.

Daniels, L. D. y T. T. Veblen. 2004. Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology* 85:1284-1296.

Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak y P. R. Martin. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:6668-6672.

Etter, A., C. McAlpine, K. Wilson, S. Phinn y H. Possingham. 2006. Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agriculture Ecosystems and Environment* 114:369-386.

Feeley, K. J. y M. R. Silman. 2010. Biotic attrition from tropical forests correcting for truncated temperature niches. *Global Change Biology* 16:1830-1836.

Fjeldså, J., E. Lambin y B. Mertens. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22:63-78.

Fjeldså, J. y C. Rahbek. 2006. Diversification of tanagers, a species rich bird group, from lowlands to montane regions of South America. *Integrative and Comparative Biology* 46:72-81.

Foden, W. B., G. M. Mace, J.-C. Vie, A. Angulo, S. H. M. Butchart, L. DeVantier, H. T. Dublin, A. Gutsche, S. Stuart y E. Turak. 2009. Species susceptibility to climate change impacts. Pp. 77-88 en *Wildlife in a changing world – an analysis of the 2008 IUCN Red List of threatened species*, editado por J.-C. Vie, C. Hilton-Taylor y S. N. Stuart. Gland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. 180 pp.

Gienapp, P., C. Teplitsky, J. S. Alho, J. A. Mills y J. Merila. 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* 17:167-178.

Higgins, P. A. T. 2007. Biodiversity loss under existing land use and climate change: an illustration using northern South America. *Global Ecology and Biogeography* 16:197-204.

Huey, R. B., C. A. Deutsch, J. J. Tewksbury, L. J. Vitt, P. E. Hertz, H. J. A. Pérez y T. Garland. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 276:1939-1948.

Ibisch, P. L. y G. Mérida. 2004. *Biodiversity: the richness of Bolivia.* Santa Cruz de la Sierra: Editorial FAN.

Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in tropics. *American Naturalist* 101:233-249.

Jetz, W., D. S. Wilcove y A. P. Dobson. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology* 5:1211-1219.

Jørgensen, P. M. y S. León-Yánez (eds.). 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 75. 1188 pp.

Kessler, M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography* 29:1159-1165.

Killeen, T. J., M. Douglas, T. Consiglio, P. M. Jørgensen y J. Mejía. 2007. Dry spots and wet spots in the Andean hotspot. *Journal of Biogeography* 34:1357-1373.

Killeen, T. J. y L.A. Solorzano. 2008. Conservation strategies to mitigate impacts from climate change in Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 363:1881-1888.

Lawler, J. J., S. L. Shafer, D. White, P. Kareiva, E. P. Maurer, A. R. Blaustein y P. J. Bartlein. 2009. Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology* 90:588-597.

Lovejoy, T. E. y L. Hannah. 2005. *Climate change and biodiversity*. New Haven: Yale University Press.

Malcolm, J. R., C. R. Liu, R. P. Neilson, L. Hansen y L. Hannah. 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology* 20:538-548.

McCain, C. M. 2009. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be 'higher' in the tropics. *Ecology Letters* 12:550-560.

Meisel, J. E. 2006. Thermal ecology of the Neotropical army ant *Eciton burchellii*. *Ecological Applications* 16:913-922.

Moritz, C., J. L. Patton, C. J. Conroy, J. L. Parra, G. C. White y S. R. Beissinger, 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322:261-264.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.

Parmesan, C. y G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.

Philpott, S. M., W. J. Arendt, I. Armbrecht, P. Bichier, T. V. Dietsch, C. Gordon, R. Greenberg, I. Perfecto, R. Reynoso-Santos, L. Soto-Pinto, C. Tejeda-Cruz, G. Williams-Linera, J. Valenzuela y J. M. Zolotoff. 2008. Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: review of the evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology* 22:1093-1105.

Pounds, J. A., M. P. L. Fogden y K. L. Masters 2005. Responses of natural communities to climate change in a highland tropical forest. Pp. 70-74 en *Climate change and biodiversity*, editado por T. E. Lovejoy y L. Hannah. New Haven: Yale University Press.

Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.

Raxworthy, C. J., R. G. Pearson, N. Rabibisoa, A. M. Rakotondrazafy, J. B. Ramanamanjato, A. P. Raselimanana, S. Wu, R. A. Nussbaum y D. A. Stone. 2008. Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. *Global Change Biology* 14:1703-1720.

Reusch, T. B. H. y T. E. Wood. 2007. Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology* 16:3973-3992.

Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig y J. A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57-60.

Ruiz, D., H. A. Moreno, M. E. Gutiérrez y P. A. Zapata. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of the Total Environment* 398:122-132.

Seimon, T. A., A. Seimon, P. Daszak, S. R. P. Halloy, L. M. Schloegel, C. A. Aguilar, P. Sowell, A. D. Hyatt, B. Konecky y J. E. Simmons. 2007. Upward range extension of Andean anurans and chytridiomycosis to extreme elevations in response to tropical deglaciation. *Global Change Biology* 13:288-299.

Soares, B. S., D. C. Nepstad, L. M. Curran, G. C. Cerqueira, R. A. García, C. A. Ramos, E. Voll, A. McDonald, P. Lefebvre y P. Schlesinger. 2006. Modeling conservation in the Amazon basin. *Nature* 440:520-523.

Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation.* Chicago: University of Chicago Press.

Urban, M. C., B. L. Phillips, D. K. Skelly y R. Shine. 2008. A toad more traveled: the heterogeneous invasion dynamics of cane toads in Australia. *American Naturalist* 171:E134-E148.

von May, R., A. Catenazzi, A. Angulo, J. L. Brown, J. Carrillo, G. Chávez, J. H. Cordova, A. Curo, A. Delgado, M. A. Enciso, R. Gutierrez, E. Lehr, J. L. Martinez, M. Medina-Mueller, A. Miranda,

D. R. Neira, J. A. Ochoa, A. J. Quiroz, D. A. Rodríguez, L. O. Rodríguez, A. W. Salas, T. Seimon, A. Seimon, K. Siu-Ting, J. Suárez, C. Torres y E. Twomey. 2008. Current state of conservation knowledge on threatened amphibian species in Peru. *Tropical Conservation Science* 1:376-396.

Vuille, M., B. Francou, P. Wagnon, I. Juen, G. Kaser, B. G. Mark y R. S. Bradley. 2008. Climate change and tropical Andean glaciers: past, present and future. *Earth-Science Reviews* 89:79-96.

Whitfield, S. M., K. E. Bell, T. Philippi, M. Sasa, F. Bolanos, G. Chaves, J. M. Savage y M. A. Donnelly. 2007. Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:8352-8356.

Williams, S. E., E. E. Bolitho y S. Fox. 2003. Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 270:1887-1892.

Young, B. E. (ed.). 2007. *Endemic species distributions on the east slope of the Andes in Peru and Bolivia*. Arlington: NatureServe.

Apéndice 3.1. Conjuntos de datos de los Andes tropicales que podrían ser remuestreados para detectar cambios en la biodiversidad asociados al cambio climático.

Andrade, G. 1993. *Carpanta, selva nublada y páramo.* Bogotá: Fundación Natura. Bustamante, M., S. R. Ron, and L. Coloma. 2005. Cambios en la diversidad en siete comunidades de anuros en los Andes de Ecuador. *Biotropica* 37:180-189.

Canaday, R. L. 1986. Aves encontradas en el sector de Orocue del PNN Tama, Norte de Santander. Bogotá: INDERENA, Ministerio de Agricultura.

Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero, and J. L. Luteyn (eds.). 1995. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium, The New York Botanical Garden, 21-26 June 1993. New York: The New York Botanical Garden. 702 pp. [Muchas series de datos incluidas aquí]

Cresswell, W., R. Mellanby, S. Bright, P. Catry, J. Chaves, J. Freile, A. Gabela, H. Martineau, R. MacLeod, F. McPhee, N. Anderson, S. Holt, S. Barabas, C. Chapel y T. Sánchez. 1999. Birds of the Guandera Reserve, Carchi province, northeastern Ecuador. *Cotinga* 11:55-63.

Donegan, T. M. y L. Dávalos. 1999. Ornithological observations from Reserva Natural Tambito, Cauca, south-west Colombia. *Cotinga* 12:48-55.

Duellman, W. y J. D. Lynch. 1988. Anuran amphibias from the Cordillera de Cucutú, Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 140:125-142.

Fawcett, D. 1994. Bats. Pp. 60-67 en *Surveys and conservation of biodiversity in the Chocó, south-west Colombia*, editado por P. G. W. Salaman. Cambridge: Birdlife International.

Gensini, M. E. 1985. *Estructura y composición de la comunidad aviaria de un bosque montano húmedo de la cordillera occidental*. Undergraduate thesis. Cali: Universidad del Valle.

Graham, G. L. 1983. Changes in bat species diversity along elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64:559-571.

Herzog, S. K. y M. Kessler. 2002. Biogeography and composition of dry forest bird communities in Bolivia. *Journal of Ornithology* 143:171-204.

Herzog, S. K. y M. Kessler. 2006. Local versus regional control on species richness: a new approach to test for competitive exclusion at the community level. *Global Ecology and Biogeography* 15:163-172.

Herzog, S. K., M. Kessler y K. Bach 2005. The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* 28:209-222.

Hilty, S. L. 1997. Seasonal bird movements in Colombia. *Ornithological Monographs* 48:321-343.

Kessler, M. 2000a. Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography* 27:275-282.

Kessler, M. 2000b. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology* 149:181-193.

Kessler, M. 2000c. Upslope-directed mass effect in palms along an Andean elevational gradient: a cause for high diversity at mid-elevations? *Biotropica* 32:756-759.

Kessler, M. 2001. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10:1897-1921.

Kessler, M., S. K. Herzog, J. Fjeldså y K. Bach. 2001. Diversity and endemism of plants and birds along two gradients of elevation, humidity, and human land-use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distributions* 7:61-77.

Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein y A. Acebey 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32:1799-1809.

Krömer, T., M. Kessler y S. K. Herzog. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38:183-195.

Lynch, J. D. y P. A. Burrowes. 1990. The frogs of the genus *Eleutherodactylus* (family Leptodactylidae) at the La Planada reserve in southwestern Colombia, with descriptions of eight new species. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas* 136:1-31.

Muñoz, J. 1990. Diversidad y hábitos alimenticios de murciélagos en transectos altitudinales a través de la Cordillera Central de los Andes en Colombia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 25:1-17.

Muñoz, J. 1993. Murciélagos del norte de Antioquia (Colombia). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 28:83-93.

Negret, A. J. 1994. Lista de aves registradas en el Parque Nacional Natural Munchique. *Novedades Colombianas* 6:69-83.

Orejuela, J. E., G. Cantillo y M. S. Alberico. 1982. Estudio de las comunidades de aves y mamíferos en Nariño, Colombia. *Cespedesia* 41-42:41-67.

Orejuela, J. E., R. J. Raitt y H. Álvarez-López. 1979. Relaciones ecológicas de las aves en la Reserva Forestal de Yotoco, Valle del Cauca. *Cespedesia* 8:7-27.

Osgood, W. H. 1914. Mammals of an expedition across northern Peru. *Fieldiana Zoology* 10:185.

Patterson, B. D., D. F. Stotz, S. Solari, J. W. Fitzpatrick y V. Pacheco. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography* 25:593-607.

Pearson, O. P. y C. P. Ralph. 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* 18:1-97.

Rangel, J. O. 1994. *Ucumarí: un caso típico de la diversidad biológica andina.* Pereira, Colombia: Corporación Autónoma Regional de Risaralda.

Ridgely, R. S. y S. J. C. Gaulin. 1980. The birds of Finca Meremberg, Huila Department, Colombia. *Condor* 82:379-391.

Rueda, J. V. 2000. La herpetofauna de los “Bosques de Florencia”, Caldas: una visión integrada sobre su composición diversidad y relaciones ecológicas. Manizales, Colombia: Corpocaldas.

Salaman, P. G., T. M. Donegan y A. M. Cuervo. 1999. Ornithological surveys in Serrania de los Churumbelos, Southern Colombia. *Cotinga* 12:29-39.

Stiles, F. G. y C. I. Bohórquez 2000. Evaluando el estado de la biodiversidad el caso de la avifauna de la Serrania de las Quinchas, Boyaca, Colombia. *Caldasia* 22:61-92.

Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation.* Chicago: University of Chicago Press. [Muchos conjuntos de datos incluidos aquí]

Tamsitt, J. R. 1965. Aspects of altitudinal distribution of chiropterans in the Eastern Cordillera of Colombia. *American Zoology* 5:1-492.

Tamsitt J. R., D. Valdivieso y J. Hernández-Camacho. 1964. Bats of the Bogota Savanna, Colombia, with notes on the altitudinal distribution of Neotropical bats. *Revista Tropical de Biología* 12:107-115.

Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58:1007-1019.

Villareal, H. 1998. Caracterización biológica del Parque Nacional Natural Tamá. Bogotá: Programa de Inventarios de Biodiversidad, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Fenología y Relaciones Ecológicas Interespecíficas de la Biota Andina Frente al Cambio Climático

Luis F. Aguirre, Elizabeth P. Anderson, Gunnar Brehm, Sebastian K. Herzog, Peter M. Jørgensen, Gustavo H. Kattan, Mabel Maldonado, Rodney Martínez, José Luis Mena, José Daniel Pabón, Anton Seimon y Cecília Toledo

El orden de los autores es alfabético y no refleja necesariamente la contribución relativa de cada uno de ellos a este capítulo.

Los complejos vínculos entre la fenología, las interacciones ecológicas entre las especies y el clima determinarán el destino de las especies y ecosistemas sometidos al cambio climático, pero aún son poco conocidos en los Andes tropicales. En este capítulo utilizamos generalizaciones de regiones templadas junto con estudios de los Andes y otras áreas tropicales para discutir los efectos del cambio climático en la fenología y las interacciones interespecíficas de los organismos tropicales, y para explorar los potenciales efectos del cambio climático.

La fenología describe la cronología de las transiciones entre las etapas de los ciclos de vida de los organismos. La fenología puede verse directamente afectada por el clima (flecha 1 en la Figura 4.1), por ejemplo cuando los organismos solo pueden reproducirse bajo ciertas condiciones climáticas debido a limitaciones fisiológicas (Morin 1999). La fenología tiene un papel fundamental en el balance de carbono de los ecosistemas terrestres (Cleland *et al*. 2007) y en la retroalimentación de la vegetación en la atmósfera (Schwartz 2003b).

Las interacciones ecológicas entre las especies pueden afectar a la "adecuación biológica" de los organismos, medida como su contribución genética a la siguiente generación, o al tamaño de la población (Futuyma 1998). Tales interacciones ecológicas incluyen predación, competición, herbivoría, parasitismo, interacciones detritívoro-detrito y mutualismo (Ricklefs y Miller 2000). Estas relaciones interespecíficas pueden verse afectadas por el clima de múltiples formas (flecha 2 en la Figura 4.1) cuando este incide en la conducta (ej., eficiencia de caza del predador) o la fisiología (ej., tasa metabólica de los herbívoros). Las interacciones como el mutualismo entre plantas y hongos micorrícicos juegan un papel importante en el reciclaje de carbono del ecosistema (Pendall *et al*. 2004). En realidad, el funcionamiento de prácticamente todos los ecosistemas, así como su impacto sobre la atmósfera, dependen de la coevolución de las interacciones interespecíficas (Thompson 2009).

La fenología puede afectar a las relaciones interespecíficas (flecha 3, Figura 4.1) alterando la superposición temporal entre fenofases interactuantes (Morin 1999), como entre el florecimiento o la formación del fruto y los polinizadores o dispersores de semillas. Las interacciones interespecíficas pueden a su vez afectar a la fenología (flecha 4, Figura 4.1) porque los predadores, competidores, herbívoros, parásitos y mutualistas ejercen presiones en las etapas del ciclo de vida de otras especies (Morin 1999).

Tanto la fenología como las interacciones interespecíficas también pueden, en cierta medida, incidir en el clima local (flechas 5 y 6 en la Figura 4.1), por ejemplo a través de la transpiración, que depende de la actividad foliar. Las dinámicas hídricas de la cuenca del Amazonas están muy influenciadas por la cobertura forestal (Chagnon y Bras 2005) y en consecuencia por la fenología forestal.

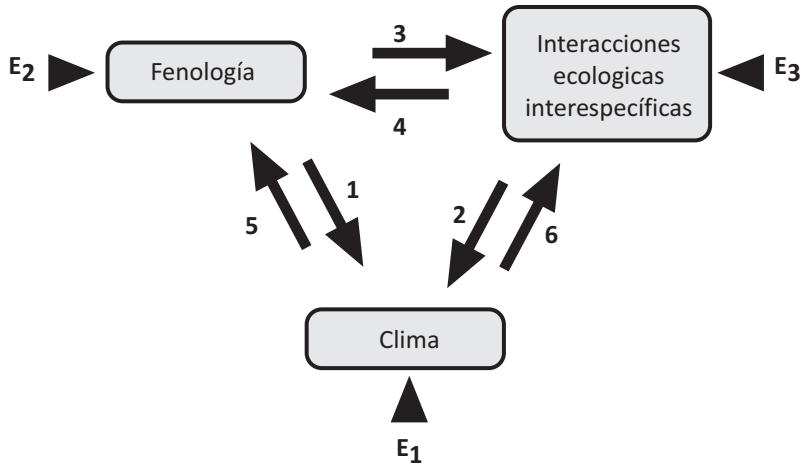


Figura 4.1. Representación gráfica de un modelo de ecuación estructural general (Grace 2006) de las relaciones entre fenología, interacciones ecológicas interespecíficas y clima. Cada cuadro representa una variable observable relacionada con la fenología (ej., época de floración), interacciones ecológicas interespecíficas (ej., frecuencia de visitas a las plantas en flor para la polinización), y el clima (ej., precipitación mensual). Las flechas entre los cuadros representan relaciones causales entre las variables observables. E1, E2 y E3 representan términos de error que abarcan todos los factores que afectan a las variables observables y no son tomados en cuenta de forma explícita.

Efectos del Clima en la Fenología de los Organismos Tropicales

Al analizar cómo el clima afecta a la fenología distinguimos entre causas "inmediatas" y "últimas" (van Schaik *et al*. 1993). Las causas inmediatas son los estímulos ambientales así como los mecanismos genéticos y fisiológicos que determinan la función de un fenotipo. Las causas últimas

son las fuerzas evolutivas que dan forma a un fenotipo, que es la fisiología, morfología y comportamiento de un organismo. Por ejemplo, las causas inmediatas del rápido cierre de las flores de las plantas andinas del género *Gentianella* son estímulos climáticos como los cambios de temperatura y presión que llevan a la pérdida de turgencia y a la flexión de los órganos de la planta (Claus 1926; Sibaoka 1991). La causa última de este rápido cierre de la flor puede ser la evolución por selección natural, ya que las plantas con cierre floral rápido pueden proteger mejor los órganos florales y el polen de los daños provocados por la lluvia y otros factores (He *et al*. 2006).

Las causas últimas de la fenología de las plantas tropicales pueden relacionarse directamente con el clima (flecha 1, Figura 4.1) de dos maneras. En primer lugar, el clima puede limitar la producción vegetal por falta de agua o luz solar (van Schaik *et al*. 1993). Por ejemplo, muchas plantas leñosas tropicales pierden sus hojas durante la estación seca (Sánchez-Azofeifa *et al*. 2003) y muestran máximos de producción de follaje y floración al comienzo de las lluvias (Reich y Borchert 1982; Morellato 2003). La disponibilidad de agua puede también regular la producción de hojas en algunas plantas de sotobosque de los bosques neotropicales de tierras bajas (Aide y Angulo-Sandoval 1997). En segundo lugar, el clima puede determinar las condiciones abióticas para la dispersión o la supervivencia en ciertas fenofases (van Schaik *et al*. 1993). Las plantas polinizadas y dispersadas por el viento tienden a producir flores y semillas durante la época más ventosa del año (Charles-Dominique *et al*. 1981; Foster 1982; Stevenson 2004). En las áreas con una disponibilidad de agua fuertemente estacional, la época de fructificación de las especies puede coincidir con el comienzo de las lluvias (Foster 1982; Garwood 1983), presumiblemente sincronizando el tiempo de germinación de la semilla con la humedad adecuada.

Las causas últimas de la fenología de las plantas pueden también relacionarse indirectamente con el clima a través de sus efectos en las relaciones interespecíficas (flechas 1 y 4 en la Figura 4.1). El clima puede determinar estacionalidad en la abundancia de los polinizadores, dispersores de semillas y otros mutualistas que, a su vez, pueden ayudar a seleccionar un calendario fenológico en particular (van Schaik *et al*. 1993). Determinar la causa y el efecto es con frecuencia difícil porque lo inverso a la causalidad es posible: la abundancia de animales mutualistas puede estar determinada por la disponibilidad de recursos vegetales. Por ejemplo, la especie amazónica de hormigas *Allomerus actoarticulatus* se reproduce cuando hay una mayor disponibilidad de nidos proporcionados por las cámaras de los tallos huecos (domacios) de las plantas de *Cordia nodosa*, lo que a su vez parece estar determinado por la insolación (Frederickson 2006). El clima puede también determinar la abundancia estacional de los enemigos naturales, seleccionando plantas que programan su fenología para evitar los herbívoros (van Schaik *et al.* 1993). Por ejemplo, los herbívoros en los bosques estacionales pueden ser menos abundantes durante la estación seca, y las plantas que producen hojas nuevas en esa época pueden experimentar poca herbivoría (Aide 1988).

Las causas inmediatas de la fenología de las plantas tropicales a veces también están relacionadas con el clima. Los árboles con raíces superficiales que se encuentran en bosques con patrones de

precipitaciones fuertemente estacionales, se desprenden de sus hojas y detienen el crecimiento en respuesta al estrés hídrico durante la estación seca, y producen hojas, flores y reanudan su crecimiento en respuesta a la estación lluviosa (Borchert 2004). Sin embargo, algunas especies deciduas dejan caer sus hojas antes que ocurra el estrés hídrico y empiezan a producir nuevas hojas antes del comienzo de las lluvias, sugiriendo que la disponibilidad de agua puede no ser la causa inmediata de la fenología vegetativa, aunque bien podría ser su causa última (van Schaik *et al*. 1993). Estaciones secas severas durante los años de El Niño pueden servir como señales inmediatas para que las plantas tropicales incrementen sus esfuerzos reproductivos anticipándose a los medios abióticos que conducen al establecimiento de las plántulas (la causa última) durante las estaciones secas más suaves del siguiente año (Wright *et al*. 1999). Las oscilaciones climáticas supra-anuales como El Niño pueden proporcionar señales a patrones fenológicos supra-anuales, sincronizados en una o varias especies, que pueden servir para saciar a los predadores o atraer a los polinizadores (Wright *et al*. 1999; Kelly y Sork 2002; Sakai *et al*. 2006; Brearley *et al.* 2007). En esos casos, la causa inmediata es climática, pero la causa última está relacionada con efectos bióticos. Las especies de bambú del género *Chusquea* son elementos sobresalientes en varios hábitats de los Andes tropicales y tienen una fenología de floración supra-anual (Jusziewicz *et al.* 1999) que puede desencadenarse por señales relacionadas con El Niño (Jaksic y Lima 2003). La alta variabilidad interanual de la fenología de las especies arbóreas puede ser más común en el Neotrópico de lo que se pensó anteriormente y podría estar asociada con señales climáticas (Norden *et al*. 2007).

Además de la precipitación, otros factores también constituyen causas últimas e inmediatas de la fenología de las plantas tropicales (Figura 4.1; Ratchcke y Lacey 1985; Borchert 2004). Las plantas tolerantes a la sequía con sistemas de raíces profundas, superficies foliares pequeñas, o baja resistencia del xilema al flujo del agua, por ejemplo, pueden no verse limitadas por la disponibilidad estacional de agua. Para tales especies, y en las áreas con disponibilidad de agua poco estacional, la insolación puede ser una causa última más importante de la fenología (Wright y van Schaik 1994). Esto se debe a que las hojas jóvenes son fotosintéticamente más eficientes y las plantas pueden maximizar su adecuación produciéndolas durante las épocas de mayor insolación. También es posible que las flores se produzcan en ese momento porque es más eficiente transferir los productos de la fotosíntesis directamente a los órganos en crecimiento que almacenarlos y movilizarlos después. De acuerdo con esta idea, la producción de hojas y la floración en los bosques con precipitaciones estacionales débiles alcanzan un máximo durante los meses con poca cobertura nubosa y mayor insolación (Wright y van Schaik 1994; Huete *et al.* 2006). Asimismo, la producción de hojas y la floración de las especies tolerantes a la sequía en los bosques fuertemente estacionales están sincronizadas con la insolación máxima (Wright y van Schaik 1994). Se piensa que la variación estacional de la radiación solar es una importante causa inmediata de la floración sincronizada en las plantas tropicales, permitiendo la polinización cruzada (Rivera *et al.* 2002; Borchert *et al*. 2005; Yeang 2007; Rivera y Cozza 2008). Aunque la variación de la radiación solar en los trópicos es pequeña comparada con la de las áreas templadas, las plantas son capaces de utilizarla como señal. El mecanismo de esta sensibilidad al fotoperiodo no se conoce bien (Renner 2007).

El escalonamiento interespecífico de las fenologías puede evolucionar en respuesta a factores no climáticos como la competencia por polinizadores y dispersores, o para evitar la polinización interespecífica y la hibridación (Morin 1999; van Schaik *et al*. 2003). La competencia por polinizadores fue señalada en un estudio que demuestra que la fertilización de los óvulos de las plantas en diversas comunidades tropicales se ve limitada por la disponibilidad de polen (Vamosi *et al*. 2006). Por tanto, esto puede desempeñar algún papel en las épocas de floración de las especies de Bombacaceae (Lobo *et al*. 2003) o en los patrones temporales de producción de frutos en las especies de Piper (Thies y Kalko 2004). Estudios fenológicos en árboles de los Andes tropicales (Bendiz *et al.* 2006; Gunter *et al*. 2008) y de otras zonas de los trópicos (Stevenson 2004; Chapman *et al*. 2005) ilustran el amplio rango de patrones fenológicos exhibidos por las diferentes especies, e indican que en cualquier lugar entran en juego múltiples causas inmediatas y últimas.

La fuerte variación estacional de actividades como la reproducción y la migración se conoce bien en las aves de las regiones templadas, donde las oscilaciones climáticas son pronunciadas. En cambio, las aves neotropicales generalmente exhiben mucha menos estacionalidad en su fenología (revisado por Stutchbury y Morton 2001). Dentro de una determinada comunidad, las aves neotropicales pueden reproducirse en cualquier época del año, las frugívoras con frecuencia en la estación seca, las insectívoras en la húmeda. Las épocas de reproducción de cada especie son 2-3 veces más largas que aquellas de zonas templadas. Sin embargo, no se puede concluir que los patrones no estacionales de reproducción sean típicos de los trópicos basándose en unos pocos estudios de determinadas especies de áreas de selva tropical de tierras bajas (véase Stuchbury y Morton 2001). Estudios detallados sobre el hormiguero moteado (*Hylophylax n. naevioides*) en un bosque de las tierras bajas de Panamá, por ejemplo, han documentado una reproducción fuertemente estacional, que comienza al principio de la estación lluviosa (Wilkeski *et al*. 2000). El crecimiento de las gónadas en esta especie responde a pequeñas variaciones en el fotoperiodo, permitiéndole anticiparse a la estación lluviosa (Hau *et al.* 1998). Otros trabajos experimentales demostraron que estas aves ajustan la época de crecimiento de sus gónadas y su comportamiento reproductivo utilizando señales inmediatas adicionales, incluyendo la oportunidad de "manipular" o ver insectos presa vivos (Hau *et al.* 2000). Estos estudios documentaron las causas inmediatas de la fenología reproductiva, pero las causas últimas siguen siendo poco conocidas. Esta cría sincronizada con el comienzo de la época lluviosa puede explicarse en base a presiones selectivas asociadas a la disponibilidad de alimento, la reducción del riesgo de predación y la necesidad de evitar que la muda y la reproducción sean simultáneas (Wikelski *et al*. 2000). Por el contrario, las actividades reproductivas de las aves que viven en hábitats impredecibles, como los pinzones pequeños de tierra (*Geospiza fuliginosa*) en el archipiélago de las Galápagos, pueden no estar desencadenadas por el fotoperiodo, sino por señales que están más directamente relacionadas con el éxito reproductivo, como la precipitación o la presión barométrica (Hau *et al*. 2004). Estos estudios detallados de especies seleccionadas ilustran cuáles podrían ser las causas inmediatas más comunes de la fenología de las aves, y sugieren también indicios de posibles causas últimas.

Se ha publicado muy poco sobre la fenología de la reproducción de las aves en los Andes tropicales. Un estudio en los Andes de Colombia (Miller 1963), donde la precipitación es bimodal con picos de precipitación en marzo-mayo y octubre-noviembre, reveló un pico de reproducción a nivel de comunidad durante la primera estación lluviosa del año, pero algunas especies se reprodujeron todo el año independientemente de la lluvia, y unas pocas especies durante la estación seca. Algunos zorzales (Turdidae) se reproducen durante la primera época lluviosa del año y mudan la pluma durante la segunda (Beltrán y Kattan 2001). Un estudio reciente (S.K. Herzog, no publicado) en los valles secos interandinos de Bolivia, demostró que la reproducción aviar es altamente estacional y está muy restringida a la primavera y el verano australes, mostrando grados similares de sincronización a los de las comunidades de aves de zonas templadas. Los factores primordiales para la sincronización de la reproducción son la precipitación y la biomasa de insectos, que de por sí está muy correlacionada con la precipitación. Esto tiene sentido instintivamente, porque los bosques secos interandinos tienen un clima más estacional que las selvas de las tierras bajas. Sin embargo, se puede esperar que la fenología aviar se vuelva cada vez más estacional en los Andes tropicales con el incremento de la estacionalidad de los parámetros climáticos, especialmente en los hábitats más secos donde puede esperarse que la gran variación estacional de la precipitación tenga un pronunciado impacto.

Se sabe menos aún sobre la migración de las aves andinas. Las especies de los Andes pueden dividirse generalmente en tres categorías de sistemas de migración: (1) Migrantes neárticos-neotropicales de larga distancia que pasan el invierno del hemisferio norte en los trópicos; (2) Migrantes australes que se reproducen en la zona templada austral y pasan el invierno austral en los Andes tropicales; y (3) Migrantes intratropicales que son también residentes todo el año migrando altitudinalmente o latitudinalmente dentro de los Andes tropicales, o residentes reproductores durante el verano austral que migran a las tierras bajas al final del verano austral. Varias especies también realizan más desplazamientos nómadas de largo alcance para rastrear recursos alimenticios esporádicos como los sembradíos masivos de bambú. Los migrantes intraandinos, especialmente los altitudinales, son quizás el grupo más importante en el contexto actual. La extensión y magnitud de la migración altitudinal de las aves andinas son muy poco conocidas, y también lo son las señales ambientales que determinan el ritmo de la migración. Al igual que en el caso de la fenología reproductiva, factores climáticos como la precipitación pueden tener un papel importante. En algunos casos, puede ser importante evitar la superposición temporal y la consiguiente competencia por recursos alimenticios entre los migrantes neárticos-neotropicales y los intraandinos (ej., *Catharus ustularus* y *Turdus nigriceps*, respectivamente).

El clima, particularmente la precipitación, está relacionado con la fenología en muchos otros vertebrados. La fenología de los murciélagos en los bosques montanos entre 1300-1750 m de las laderas orientales de los Andes de Bolivia (Montaño 2007) mostraba varios picos reproductivos estacionales al año. Esto estaba relacionado con la disponibilidad de recursos que, a su vez, estaba ligada a la precipitación, así que muchas hembras estaban embarazadas en el momento de máxima precipitación. Durante la estación seca los anfibios andinos eran excesivamente difíciles de encontrar, pero con las primeras lluvias estallaban en un impresionante coro que constituye uno

de los fenómenos biológicos más espectaculares de los Andes. Se sabe que la actividad reproductiva de las ranas arbóreas *Agalychnis* y los microhílidos es extremadamente estacional en relación a los patrones de precipitación (Gottsberger y Gruber 2004; Stuart *et al*. 2008). Los anfibios y reptiles que habitan en el suelo pueden responder a las variaciones estacionales en la humedad del mismo. Los ciclos reproductivos de los peces tropicales de agua dulce, particularmente en las corrientes de las montañas, siguen conociéndose poco, pero es probable que estén estrechamente ligados a las variaciones en el caudal de los ríos y las precipitaciones. Mientras se piensa que las especies de peces de tierras bajas que habitan en llanuras aluviales desovan sobre todo durante la estación húmeda (revisado de Munro *et al*. 1990), se ha demostrado que varias especies de peces que habitan en los arroyos de montaña desovan durante los períodos secos (Torres-Mejía y Ramírez-Pinilla 2008 y sus referencias). Las variaciones del caudal de los ríos inducidas por el clima en cuanto a cadencia, duración y magnitud de los eventos de alto y bajo caudal, podrían constituir señales para las especies migratorias que viven, se alimentan o desovan en los ríos andinos de piedemonte (ej., *Prochilodus magdalenae*, *P. reticulatus*, *P. nigricans*, *Salminus affinis*).

La abundancia y diversidad de varios grupos de insectos neotropicales mostraron una marcada variación estacional, normalmente son reducidas durante la estación seca y aumentan al comienzo de la estación lluviosa (Wolda 1978, 1983, 1992; Smythe 1982; Janzen 1984; Wolda y Wong 1988; Brown 1991; DeVries *et al*. 1997). Por ejemplo, los vuelos reproductivos de las hormigas alcanzan su máximo al comienzo de la época lluviosa en los bosques de las tierras bajas de Panamá (Kaspari *et al*. 2001). El comienzo de la época lluviosa puede ser la causa inmediata de este patrón si sirve como una señal para sincronizar la reproducción dentro de la especie, y puede también relacionarse con las causas últimas porque se piensa que la precipitación proporciona una mayor disponibilidad de comida y microclimas más adecuados para la reproducción y fundación de la colonia (Kaspari *et al*. 2001). Eventos climáticos como las precipitaciones también desencadenan acontecimientos sincronizados y extremadamente efímeros de enjambres de termitas en la selva atlántica de Brasil (Medeiros *et al*. 1999). Asimismo, la biomasa y abundancia de insectos está estrechamente correlacionada con la precipitación en el bosque seco interandino de Bolivia (A.C. Hamel-Leigue y S.K. Herzog, no publicado). Los escarabajos peloteros (Scarabaeidae: Scarabaeinae), también muestran importantes variaciones estacionales de la riqueza de especies en el mismo lugar (A.C. Hamel-Leigue, D.J. Mann y S.K. Herzog, no publicado). Esto indica que los ciclos reproductivos de muchos insectos pueden estar fuertemente relacionados con las variables climáticas.

Sin embargo, no todas las especies de insectos responden a las mismas señales ambientales o comparten similares causas últimas de fenología. Algunas hormigas panameñas realizan vuelos reproductivos durante todo el año (Kaspari *et al.* 2001). Mientras muchas termitas de las selvas atlánticas forman enjambres durante la estación lluviosa, las termitas de madera seca (Kalotermitidae) forman enjambres en la estación seca (Medeiros *et al*. 1999). Algunas especies de escarabajos peloteros de los Andes bolivianos muestran patrones que contrastan con la tendencia general de mínima abundancia durante el pico de la estación seca. En comparación con las de los bosques deciduos estacionales bolivianos, en muchos bosques tropicales

siempreverdes de Perú la abundancia y riqueza de las especies de escarabajos peloteros varían poco a lo largo del año (T. Larsen, comunicación personal). Así, de forma análoga a la sincronización de la reproducción en las aves tropicales andinas, se puede esperar que los insectos se vuelvan cada vez más estacionales al aumentar la estacionalidad de uno o más parámetros climáticos. La variación temporal de las etapas del ciclo de vida de los hongos neotropicales está relacionada con la variación de la precipitación. La actividad micelial y la abundancia de cuerpos de fructificación de los hongos de la hojarasca en los bosques tropicales están relacionadas con la variación estacional de la disponibilidad de agua (Hedger 1985). El alto recambio temporal de las especies sugiere que diferentes especies de hongos de las tierras bajas tropicales muestran fuerte estacionalidad en relación a la precipitación (Lodge y Cantrell 1995). La variación en la abundancia de las esporas de micorriza también está correlacionada con la estacionalidad de las precipitaciones (Janos *et al*. 1995; Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999). A escalas de tiempo más cortas, la lluvia acumulativa durante tres días se relacionó claramente con la diversidad de cuerpos de fructificación de hongos en la hojarasca de un bosque del Amazonas central (Braga-Neto *et al*. 2008). La deposición de fragmentos de hifas endófitas y esporas en las hojas del sotobosque tropical de tierras bajas es elevada inmediatamente después de los eventos de precipitación y disminuye marcadamente unas horas después (Arnold 2008). En general, la distribución temporal y espacial de los hongos de los bosques tropicales sugiere que las diferentes especies están adaptadas a diferentes climas o condiciones climáticas (Lodge y Cantrell 1995), pero existen pocos estudios rigurosos dirigidos a entender las causas inmediatas y últimas de la fenología.

Los ciclos de abundancia de macroinvertebrados en la hojarasca del bosque varían con la precipitación y el contenido de humedad de la hojarasca (Kattan *et al.* 2006; Levings y Windsor 1996). La abundancia de bacterias en la hojarasca de los bosques tropicales está afectada por la disponibilidad de agua (Cornejo *et al.* 1994; Lodge *et al*. 1994; Yavitt 2004). Los ciclos de vida de muchos parásitos se ven afectados por el clima. La temperatura afecta a la emergencia de estados libres nadadores de los parásitos trematodos desde sus caracoles huésped (Poulin 2006), y determina el desarrollo y supervivencia de organismos protistas del filo Apicomplexia como *Cryptosporidium parvum* (Fayer *et al*. 2008), parásito intestinal de los mamíferos que causa criptospordiosis. La abundancia del agente causante de la malaria humana, *Plasmodium falciparum*, también es dependiente del clima (Paaijmants *et al*. 2009). Mostrar una revisión completa de estos patrones en los grupos taxonómicos no es objeto de este capítulo, pero está claro que la fenología de los organismos neotropicales está ligada al clima, y en particular a la precipitación.

Efectos del Clima en las Interacciones Interespecíficas de los Organismos (Neo)tropicales

El clima puede determinar la naturaleza de las interacciones interespecíficas de muchas formas y a muchas escalas temporales y espaciales, como se vio en los ejemplos anteriores. Examinamos ahora sólo unas pocas formas que parecen particularmente importantes en el contexto del futuro cambio climático en los Andes tropicales. La variación espacial del clima puede afectar al resultado de las interacciones ecológicas. Por ejemplo, el clima con frecuencia determina la distribución geográfica de las especies (Gaston 2003; Sexton *et al*. 2009; véase también Larsen *et al*., Capítulo

3) y por lo tanto dónde las especies se solapan geográficamente e interactúan. Se ha argumentado que el recambio altitudinal de especies en los Andes tropicales deriva de interacciones en las que algunas especies son excluidas de ciertas altitudes por especies más competitivas, mientras el rango altitudinal de éstas últimas está limitado por factores climáticos (Terborgh y Weske 1975; Remsen y Cardiff 1990; Remsen y Graves 1995). Un reciente respaldo empírico a esta hipótesis deriva de estudios en aves y mamíferos andinos (Anderson *et al.* 2002; Cadena y Loiselle 2007; Herzog *et al*. 2009). Del mismo modo, la variación interanual de la precipitación puede determinar la distribución geográfica de avispas parasitoides especializadas, creando un gradiente espacial de parasitismo en las orugas (Stireman *et al.* 2005). Incluso dentro de la distribución geográfica de una especie, el clima puede alterar las interacciones ecológicas a través de sus efectos en los genotipos. La ejecución del vuelo de los colibríes andinos está influenciada por factores climáticos que cambian con la altura, con consecuencias para la conducta territorial y las interacciones competitivas (Altshuler 2006).

La variación temporal del clima también puede tener efectos más graves en las interacciones ecológicas. La variación temporal de la incidencia de enfermedades como la malaria, la influenza y el virus del Este del Nilo han sido correlacionadas con el clima, aunque la estructura causal subyacente a estas correlaciones puede ser compleja (Lafferty 2009). La sequía prolongada puede reducir la extensión del hábitat en los arroyos de los bosques tropicales, incrementando potencialmente la fortaleza de las interacciones interespecíficas debido al hacinamiento (Covich *et al.* 2003). El Niño ha afectado a la fenología de las plantas en un bosque neotropical (véase más arriba) así como a las dinámicas de población de los animales que comen frutas y semillas (Wright *et al.* 1999). La sequía pronunciada durante el año de El Niño en una selva de las tierras bajas de Borneo conduce al fracaso en la producción de flores de las higueras (*Ficus* spp.), derivando en una extinción local de sus avispas polinizadoras Agaoninae (Harrison 2000). Las especies de estas avispas necesitan de las higueras para reproducirse y viceversa, y los frutos de las higueras son importantes recursos para muchos vertebrados (Herre *et al*. 2008). Así, la extinción local de las avispas polinizadoras de higos podría provocar cambios en la composición de las comunidades de vertebrados frugívoros (Harrison 2000).

El efecto del clima en las interacciones interespecíficas funcionales durante un largo tiempo evolutivo puede haber tenido un mayor impacto en la naturaleza de los ecosistemas tropicales, incluyendo los de los Andes tropicales. Por ejemplo, el contraste entre la estacionalidad de las precipitaciones en los bosques secos y lluviosos provoca mayores diferencias en los patrones temporales de disponibilidad de follaje para los herbívoros y puede haber conducido a presiones selectivas más fuertes para reforzar las defensas de las plantas de los bosques lluviosos (Dirzo y Boege 2008). Por otra parte, una pequeña variación de la temperatura a escalas de tiempo estacionales (Vázquez y Stevens 2004) y geológicas (Imbrie *et al*. 1993; Weaver *et al*. 1998) puede haber permitido que las interacciones ecológicas interespecíficas sean presiones selectivas más importantes en los trópicos que en las regiones templadas. Las evidencias que apoyan esta idea proceden de varias fuentes (Schemske *et al.* 2009). Por ejemplo, los efectos de los herbívoros en las plantas (Dyer y Coley 2002), la presión de la predación por parte de hormigas y otros insectos

(Novotny *et al*. 2006) y las tasas de predación de nidos de aves (Schemske *et al*. 2009) parecen ser más altas en los trópicos que en las latitudes templadas. La proporción de plantas polinizadas por animales (Regal 1982) y dispersadas por animales (Moles *et al*. 2007) es mucho más alta en los trópicos que en las regiones templadas. Alrededor del 90% de las plantas tropicales dependen de los animales para la polinización y la dispersión de semillas (Jordano 2000; véase Krömer *et al*. 2006 para un ejemplo en los Andes tropicales). Las interacciones en las que las hormigas simbióticas viven en estructuras especializadas de las plantas son mucho más comunes en los trópicos (Davidson y McKey 1993). Los hongos endofíticos pueden proporcionar a las plantas defensa contra los herbívoros (Herre *et al*. 2007) y su incidencia es mayor en los trópicos (Arnold y Lutzoni 2007). Estos patrones sugieren que las interacciones ecológicas interespecíficas son particularmente importantes para la estructura y función de los ecosistemas tropicales, y que la disrupción de dichas interacciones por causa del cambio climático puede tener consecuencias de largo alcance.

Efectos Potenciales del Futuro Cambio Climático en la Fenología y las Interacciones Interespecíficas de los Organismos Andinos

Escenarios de Futuro Cambio en los Parámetros Climáticos Correlacionados con la Fenología de los Organismos Andinos (o Neotropicales)

Los estudios mencionados en las secciones anteriores sugieren que las causas inmediatas y últimas de la fenología de muchos organismos andinos se relacionan con la distribución espacial y temporal de la precipitación. Esto es coherente con los estudios que demuestran que la precipitación dirige la fenología general en varios biomas neotropicales (Reich 1995; Asner *et al*. 2000; Morellato 2003; Sánchez-Azofeifa *et al.* 2003). Una excepción destacada es el efecto de la variación temporal de la insolación en la fenología de las plantas (véase más arriba). Pero incluso en este caso, en muchos lugares (aunque no en todos) la variación temporal de la insolación está asociada con la cobertura de nubes y relacionada por tanto con la variación temporal de la precipitación (Wright y van Schaik 1994; da Rocha 2004). Así, nos centramos en los patrones temporales y espaciales de precipitación como impulsores abióticos clave de la fenología en los Andes tropicales, si bien se reconoce qué otros factores abióticos pueden también ser importantes. Nos gustaría saber exactamente que parámetros de la distribución de la precipitación (ej., amplitud de los picos de precipitación, duración de las estaciones seca y lluviosa) determinan los patrones fenológicos de todos los organismos andinos, y las futuras tendencias de dichos parámetros. Algunos de los datos climáticos disponibles posibilitan la estimación de muchos descriptores detallados de la estacionalidad de las precipitaciones (Figura 4.2) que permitirían comprobar diferentes alternativas, pero los datos fenológicos de los Andes tropicales son escasos (Morellato 2003, véase arriba). Para superar esta limitación, indicamos a continuación tres clases de futuros cambios en el clima que podrían tener importantes impactos en la fenología de los organismos andinos tropicales.

En primer lugar, la precipitación anual total puede cambiar, tendiendo a aumentar en algunas regiones y a disminuir en otras como los valles interandinos (Marengo *et al*., Capítulo 7). Los

efectos en la fenología seguramente no son lineales y dependen de cambios tanto relativos como absolutos. Por ejemplo, una disminución de 200 mm de los habituales 1000 mm de precipitación anual (Figura 4.3) puede ocasionar la transformación de zonas de vida de bosque nublado en bosques secos (Holdridge 1947), mientras que un cambio de la misma magnitud en un lugar que recibe 3000 mm mantendría el bosque húmedo. Un caso similar podría darse en las áreas que normalmente reciben alrededor de 100 mm de precipitación mensual durante el mes más seco (Figura 4.4). En segundo lugar, aunque no existen estudios en los Andes tropicales, en el sur del continente la amplitud del ciclo de precipitación anual puede estar aumentando (IPCC 2007). Esto puede causar un incremento de la estacionalidad de la fenología (ver arriba). En tercer lugar, las tendencias al calentamiento afectarán al aumento de los perfiles de humedad relativa, cambiando la localización de los bancos de nubes orográficas que suministran importantes cantidades de agua a los bosques de montaña neotropicales (Pounds *et al*. 2005; Ruiz *et al*., Capítulo 12). En algunas áreas estos cambios pueden incrementar el número de días secos al año, alargando la estación seca o interrumpiendo la estación húmeda (Pounds *et al.* 2005). Esto probablemente crearía ambientes estacionalmente estresantes y una fenología más estacional (Ruiz *et al*., Capítulo 12).

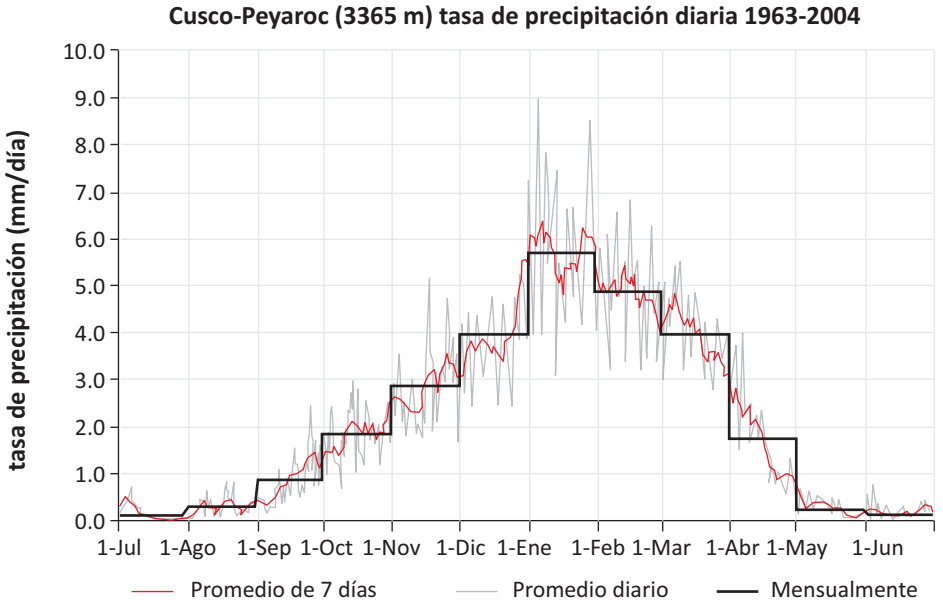


Figura 4.2. Tasa de precipitación media diaria a lo largo del año hidrológico de julio-junio en Cusco durante el período de 42 años 1963-2004 mostrada como valores diarios, promedios móviles de 7 días y medias mensuales. La abrupta intensificación de la precipitación en la estación húmeda es una característica común en muchos lugares de los Andes centrales que aún no está reconocida en la literatura científica, en la que para describir la precipitación se presentan principalmente estadísticas mensuales, en lugar de la resolución diaria que se requiere para captar dicha conducta de alta frecuencia. El significado ecológico de dicha conducta es desconocido, aunque puede actuar desencadenando respuestas fenológicas en y entre especies (Análisis de los datos de A. Seimon).

Más allá de los tres cambios destacados anteriormente, otros futuros cambios climáticos (Anderson *et al*., Capítulo 1 y Marengo *et al.,* Capítulo 7) probablemente estén asociados sobre todo con el comportamiento de la Alta del Pacífico, el Alta de Bolivia y la Zona de Convergencia Intertropical (véase Martínez *et al*., Capítulo 7). Aunque se pueden sugerir algunas tendencias en base a la extrapolación de los cambios ya observados en la temperatura y precipitación, esto sería útil para desarrollar estudios específicos sobre las variables que probablemente afectan a la fenología de los organismos de los Andes tropicales, incluyendo descriptores de la estacionalidad y la variación interanual de la precipitación.

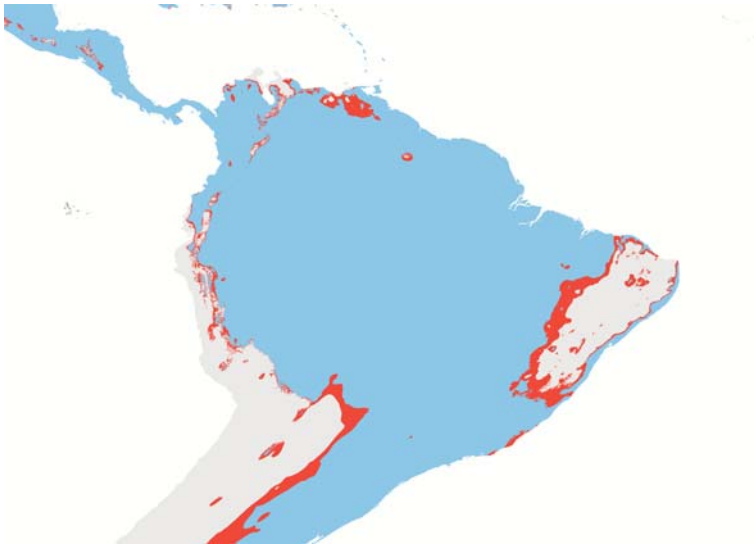


Figura 4.3. Distribución geográfica de las áreas con precipitación anual < 900 mm (gris), 900 mm-1000 mm (rojo) y > 1000 mm (azul). De Worldclim (http://worldclim.org/methods.htm).

Figura 4.4. Distribución geográfica de las áreas con precipitación del mes más seco < 90 mm (gris), 90 mm-100 mm (rojo) y > 100 mm (azul). De Worldclim (http://worldclim.org/methods.htm).

Impactos Potenciales del Cambio Climático en la Fenología de los Organismos Andinos

Desconocemos si existen estudios sobre los efectos del cambio climático en la fenología de los organismos andinos tropicales, así que utilizamos ejemplos de otros lugares para estudiar posibles escenarios. Las respuestas al cambio climático dependen de cómo el clima se relaciona con las causas inmediatas y últimas de los patrones fenológicos. Cuando el clima está estrechamente relacionado tanto con las causas inmediatas de los patrones climáticos como con las últimas, cabe esperar que el cambio climático tenga efectos inmediatos en la fenología. Posibles ejemplos de dichos casos son los árboles estacionalmente deciduos (Borchert 2004, véase más arriba) o las aves que sincronizan su reproducción utilizando señales climáticas (Hau *et al*. 2004, véase más arriba). En estos casos, la adaptación fenológica puede mejorar los impactos negativos del cambio climático en la adecuación biológica (Parmesan 2006).

Cuando el clima está estrechamente relacionado con las causas últimas de los patrones fenológicos pero no con las próximas, el cambio climático puede disminuir la adecuación biológica debido a un desajuste entre las señales que desencadenan los eventos fenológicos y los factores que determinan la supervivencia y la reproducción. Por ejemplo, las plantas que pierden sus hojas anticipándose al estrés hídrico característico de la estación seca, pueden estar utilizando señales no climáticas (van Schaik *et al*. 1993, véase más arriba). De la misma forma, los hormigueros moteados utilizan los cambios en el fotoperiodo para aumentar gradualmente el tamaño de sus gónadas, preparándose para reproducirse durante la estación lluviosa (Hau *et al.* 2000, véase más arriba), cuando la alta disponibilidad de presas invertebradas permite una reproducción exitosa (Wikelski *et al*. 2000). Si el cambio climático altera la correlación entre señales como el fotoperiodo y los factores que determinan la adecuación biológica como la disponibilidad de agua o presas, puede darse una disminución de la adecuación. Las plantas y aves de climas templados son ejemplos de esto. Al este de América del Norte, la capacidad de las plantas para cambiar su época de floración con el clima afecta a la abundancia, con especies que no han cambiado su fenología disminuyendo en abundancia (Willis *et al*. 2008). Las especies de aves migratorias que no han modificado su época de llegada a las tierras de reproducción en respuesta al cambio climático, también parecen estar disminuyendo su abundancia (Both *et al*. 2006; Miller-Rushing *et al*. 2008; Møller *et al*. 2008). La disminución de la adecuación biológica, sin embargo, crea presiones selectivas que pueden conducir al desarrollo de respuestas a las señales ambientales, como se ha documentado en organismos tan diversos como insectos, aves y mamíferos (Bradshaw y Holzapfel 2006). Tales respuestas evolutivas pueden ser o no suficientes para detener el descenso de población.

Cuando el clima está estrechamente relacionado con las causas inmediatas de los patrones fenológicos pero no con las últimas, el cambio climático seguramente conducirá a un cambio fenológico, pero el impacto en la adecuación biológica puede ser particularmente difícil de pronosticar. Por ejemplo, las señales climáticas pueden sincronizar la floración o fructificación en una o varias especies. Dicha sincronía puede aumentar la adecuación biológica incrementando la atracción del polinizador o la saciedad del predador (van Schaik *et al.* 1993, véase más arriba).

Siempre y cuando la señal climática persista, los organismos aún pueden ser capaces de sincronizar su fenología y el cambio climático puede tener poco impacto en su adecuación biológica. Por otra parte, si diferentes señales climáticas son utilizadas por diferentes especies para escalonar sus fenologías y evitar la competencia interespecífica por polinizadores y dispersores de semillas (véase más arriba), el cambio climático puede dar lugar a una mayor superposición de las fenologías y a una disminución de la adecuación biológica. Las especies pueden entonces desarrollar respuestas a los cambios en las señales y ajustar así sus ciclos de vida de acuerdo a las consecuencias sobre la adecuación biológica. Recalcamos que esta sección es sólo una exploración de posibles escenarios, y que pronosticar las consecuencias del cambio climático en la fenología y la adecuación biológica es muy difícil debido a la complejidad de las relaciones entre el clima, los patrones fenológicos y las interacciones ecológicas (Figura 4.1).

Efectos Potenciales del Cambio Climático en las Interacciones Interespecíficas de los Organismos Andinos

Las respuestas al cambio climático son específicas de las especies porque estas difieren en sus tolerancias ecológicas, estrategias de vida y en sus capacidades de dispersión y evolución (Parmesan 2006). Si las especies difieren en sus respuestas a los cambios del clima, las interacciones ecológicas pueden verse afectadas de varias maneras. Discutimos aquí tres potenciales desenlaces: alteración del ritmo de la interacción (desajuste temporal), desplazamientos de las distribuciones geográficas (desajuste espacial) y cambios en los fenotipos o en la abundancia de las especies que interactúan.

En primer lugar, las especies que interactúan pueden diferir en sus respuestas fenológicas a las nuevas condiciones ambientales, alterando el ritmo de las interacciones. No conocemos ejemplos en los Andes tropicales, pero existen muchos en otros lugares. Los efectos del clima en la fenología de las plantas (Cleland *et al.* 2007) pueden desacoplar temporalmente las interacciones mutualistas con los animales polinizadores (Memmott *et al*. 2007), como se mencionó anteriormente en el caso de las higueras y las avispas (Harrison 2000). Los cambios en la fenología pueden también alterar la relación mutualista entre las plantas y los dispersores de semillas (Jordano 2000; Ness y Bresmer 2005), y las interacciones antagónicas entre las plantas y los insectos herbívoros (Visser y Holleman 2001; Visser y Both 2005; Musolin 2007; van Asch y Visser 2007). Esto último se puede seguir propagando por los niveles tróficos provocando que la reproducción de las aves ya no se sincronice con la abundancia de sus insectos herbívoros presa (Visser *et al*. 2005), y que la reproducción de los depredadores cumbre no coincida con la abundancia de sus aves presa (Both *et al*. 2009). Los efectos del clima en la fenología pueden alterar el ritmo de las interacciones interespecíficas por medio de los llamados “efectos prioritarios” en los que el orden de llegada de las especies a una comunidad local inhibe o facilita la llegada de otras especies (Morin 1999). Por ejemplo, el calentamiento invernal en Gran Bretaña condujo a una reproducción más temprana de los tritones (*Triturus* spp.) pero no hubo una respuesta similar en las ranas (Rana temporaria), de manera que los primeros estados de desarrollo de esta última especie están expuestos a una mayor presión de predación que los de los tritones (Beebee 1995). El clima puede desempeñar algún papel en los efectos prioritarios que parecen comunes en la infección de las raíces de los

árboles por hongos micorrícicos, con consecuencias para el desarrollo de ambos simbiontes (Kennedy *et al.* 2009).

En segundo lugar, las especies pueden responder al cambio climático desplazando sus distribuciones geográficas (Jackson y Overpek 2000; Parmesan 2006; Moritz *et al*. 2008), afectando así a las interacciones. Por ejemplo, el cambio climático seguramente contrae la distribución geográfica del tártago hoja (*Euphorbia esula*), una planta invasiva que actualmente domina los ecosistemas del oeste del río Mississippi, por lo tanto libera potencialmente a muchas especies de una interacción interespecífica negativa y crea oportunidades para la recuperación de los ecosistemas (Bradley *et al*. 2009). Es probable que el cambio climático expanda la distribución de otras especies introducidas provocando los efectos contrarios, como se ilustró en un trabajo experimental con mariquitas nativas (*Eriopis connexa*) y exóticas (*Hippodamia variegate*) en los Andes centrales de Chile (Molina-Montenegro *et al*. 2009). Es probable que el cambio climático conduzca también a un desajuste espacial entre las especies de mariposas monófagas (*Boloria titania*) y la planta que hospeda sus larvas (*Polygonum bistorta*) en algunas regiones europeas (Schweiger *et al*. 2008). Así como los cambios en las distribuciones geográficas pueden interrumpir las interacciones, pueden crear nuevas interacciones entre las especies. La malaria aviar en Hawaii restringe las especies de aves nativas a grandes alturas (van Riper *et al*. 2003) donde la temperatura detiene el correcto desarrollo del patógeno de la malaria dentro del mosquito vector (*Culex quinquesfasciatus*, LaPointe *et al.* 2005). Con todo, la incidencia de la malaria aviar a grandes alturas se ha incrementado durante la pasada década en asociación con el aumento de las temperaturas (Freed *et al*. 2005). La avifauna andina de altura puede estar igualmente en riesgo por la expansión de las distribuciones geográficas de los patógenos debido al cambio climático (LaPointe *et al.* 2005). Los murciélagos vampiros, Desmodus rotundus, son reconocidos reservorios del virus de la rabia, y su distribución está generalmente restringida a las áreas de clima más cálido (McNab 1973; Greenhall *et al*. 1983). Parecen haberse trasladado hacia arriba en Costa Rica durante las últimas décadas (LaVal 2004), extendiendo la distribución altitudinal de su interacción con los huéspedes y el virus de la rabia.

En tercer lugar, las especies pueden permanecer en su lugar y sincronizadas, pero el cambio climático puede alterar el fenotipo (fisiología, comportamiento, y morfología) o la abundancia de las especies que interactúan, modificando así el resultado de la interacción. La temperatura y la humedad afectan a la concentración y la tasa de secreción de néctar, que a su vez afectan a la conducta del polinizador y, potencialmente, al estado físico de la planta y el polinizador (Petanidou 2007). La variación climática puede afectar directamente a la conducta de los predadores cumbre, con repercusiones a lo largo de cascadas tróficas. Los cambios en el clima invernal relacionados con la Oscilación del Atlántico Norte causó que los lobos de Isle Royal (*Canis lupus*) cacen en manadas más grandes, ocasionando una mayor predación de alces (*Alces alces*) y la consecuente disminución de la herbivoría y mayor crecimiento del abeto balsámico (*Abies balsamea*, Post *et al*. 1999). La variación del clima afecta directamente a las dinámicas de población de cada nivel trófico en Isle Royal (lobos, alces y abetos), de manera más fuerte a los niveles tróficos de la cima y la base, y podría amenazar la supervivencia de la comunidad ecológica (Post

y Forchhammer 2001). El impacto negativo de la disminución de la disponibilidad de agua en la abundancia de los parasitoides herbívoros y el consiguiente incremento de las tasas de herbivoría pueden ser algunos de los efectos más graves del futuro cambio climático en los bosques tropicales (Coley 1998). El efecto del clima en la abundancia de las especies puede afectar a interacciones entre especies tan diversas como el mutualismo entre las plantas y sus polinizadores o entre las plantas y las hormigas, así como a las interacciones antagónicas entre los peces y los metazoos parásitos o los mamíferos y las pulgas (Vásquez *et al.* 2007), porque la abundancia determina la frecuencia de los encuentros entre individuos de diferentes especies, que condiciona la fortaleza de las interacciones.

Aunque parece existir poca documentación sobre los impactos del cambio climático en las interacciones ecológicas de los Andes tropicales, hay razones para creer que estos impactos pueden ser al menos tan importantes como en las regiones templadas. En primer lugar, los estudios experimentales de organismos neotropicales muestran la existencia de fuertes efectos de las interacciones bióticas, como el efecto de la herbivoría en la distribución de las especies en los hábitats (Fine *et al.* 2004) y fuertes interacciones tritróficas (Voegue y Marquis 2006). De igual manera, otros estudios de organismos neotropicales demuestran que la disrupción de las interacciones ecológicas interespecíficas conduce a mayores impactos en la abundancia y distribución de los organismos. Estudios de fragmentos de bosque que han sufrido pérdida de predadores de vertebrados, documentan una disminución de la disponibilidad de polinizadores y dispersores de semillas, un aumento de la densidad de predadores de invertebrados, roedores y herbívoros, una mayor mortalidad de árboles jóvenes y un menor reclutamiento de árboles jóvenes (Terborgh *et al.* 2001; Terborgh y Feeley 2008). La extinción de grandes vertebrados a nivel local también afecta a la regeneración de los árboles en otros bosques neotropicales (Dirzo y Miranda 1990; Terborgh *et al*. 2008). Sin duda, las interacciones ecológicas pueden ser particularmente importantes en la estructura y función de los ecosistemas tropicales tanto a escalas de tiempo ecológico como evolutivo (Schemske *et al*. 2009, véase más arriba).

En segundo lugar, la especialización de las interacciones ecológicas puede ser más común en los ecosistemas neotropicales que en los de lugares templados, como lo demuestra el número de especies de plantas hospederas utilizadas por los insectos herbívoros (Dyer *et al*. 2007; pero véase Novotny *et al.* 2006; Ollerton y Cranmer 2002). La especialización, sin embargo, es una grave restricción que dificulta la respuesta a los cambios ambientales temporales y contribuye así al riesgo de extinción (Colles *et al.* 2009). En contraste con las interacciones ecológicas especializadas, las interacciones pueden ocurrir en redes difusas involucrando a muchas especies. Por ejemplo, los frutos de los árboles y arbustos son consumidos por especies de aves muy distintas que dispersan sus semillas, e inversamente, cada especie de ave se alimentará de muchos frutos diferentes (Figura 4.5). Mientras que las especies de aves pueden desempeñar diferentes papeles en la dispersión de semillas a causa de las diferencias tanto en el consumo como en la consiguiente deposición de semillas viables (Schrupp 1993), las múltiples especies que interactúan proporcionan una redundancia de roles ecológicos que hacen al sistema resistente a la extinción de dispersores de semillas específicos (Loiselle y Blake 2002).

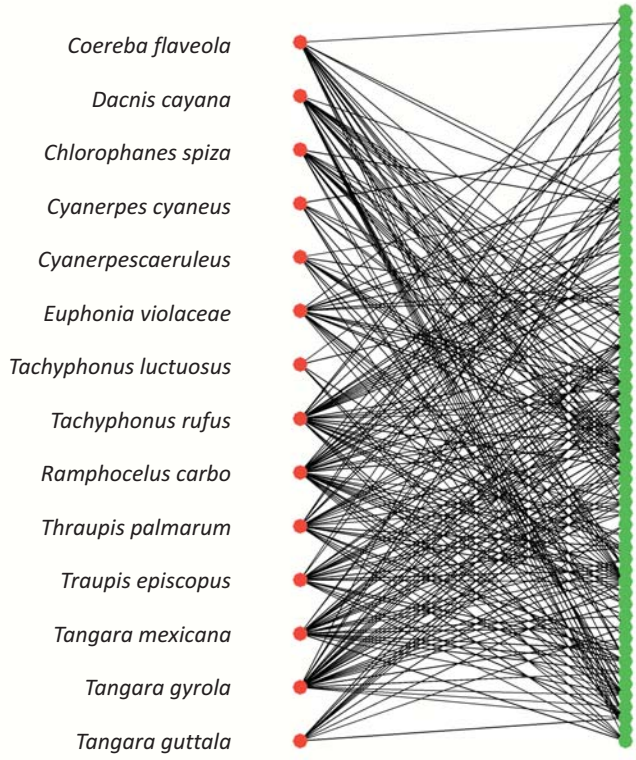


Figura 4.5. Red que describe las interacciones entre 65 especies de plantas (puntos verdes) y 14 especies de aves (puntos rojos) que se alimentan de sus frutos en Trinidad desde agosto de 1960 hasta septiembre de 1961 (Snow y Snow 1971). Datos disponibles en Interaction Web Database (http://www.nceas.ucsb.edu/interactionweb/index.html), presentada por el Centro Nacional para el Análisis y la Síntesis Ecológica.

Conclusiones

La continuación de los trabajos para comprender los impactos del cambio climático en la fenología deberían analizar las hipótesis alternativas sobre cómo los factores bióticos (ej., precipitación e insolación) y las interacciones ecológicas determinan los patrones fenológicos. El análisis de dichas hipótesis para los Andes tropicales puede verse obstaculizado por la escasez de datos fenológicos de la región (Morellato 2003), aunque los datos de cambio climático disponibles para algunas áreas pueden permitir la estimación de parámetros importantes con cierto detalle (Figura 4.2). Los futuros estudios fenológicos pueden trazarse desde un amplio rango de herramientas que desafían los pronósticos de diferentes hipótesis, incluyendo las "redes fenológicas" que buscan recolectar observaciones a largo plazo de las fenofases de las especies salvajes de las regiones (véanse los capítulos de la parte 2 de Schwartz 2003a), teledetección, aerotransporte del polen, experimentos de manipulación, y modelos espaciales para pronosticar la fenología (Cleland *et al.* 2007). Diferenciar entre las causas inmediatas y últimas, como se ha enfatizado en este capítulo, es fundamental para la comprensión de los patrones fenológicos (van Schaik *et al*. 1993) y el

pronóstico de los impactos del cambio climático (Bradshaw y Holzapfel 2006). Los estudios que se refieren no sólo a la relación entre clima fenología y otros posibles factores causales, sino también a la variación temporal y espacial de la adecuación biológica, serán útiles. Donde las causas inmediatas y últimas de la fenología se conozcan razonablemente bien, sería útil examinar las probabilidades de que cambien los parámetros climáticos relacionados con ambos tipos de causas. Se necesitan análisis de las tendencias observadas y futuros escenarios, y modelos que pronostiquen la fenología y la adecuación biológica frente al cambio climático. Finalmente, el estudio de las redes de interacciones ecológicas (Bascompte 2009) parece particularmente útil porque se centra en las propiedades que describen la estructura completa de las redes de las especies que interactúan (ej., Figura 4.5), tales como la distribución del número de interacciones por especie y el grado de anidación de la red (Figura 4.6). Estas características de la estructura completa de las redes pueden usarse para estimar la importancia de las diferentes especies para la supervivencia de las comunidades ecológicas (Allesina y Pascual 2009) y para pronosticar el impacto de los múltiples desencadenantes del cambio global en la biodiversidad (Rezende *et al.* 2007; Tylianakis *et al*. 2008).

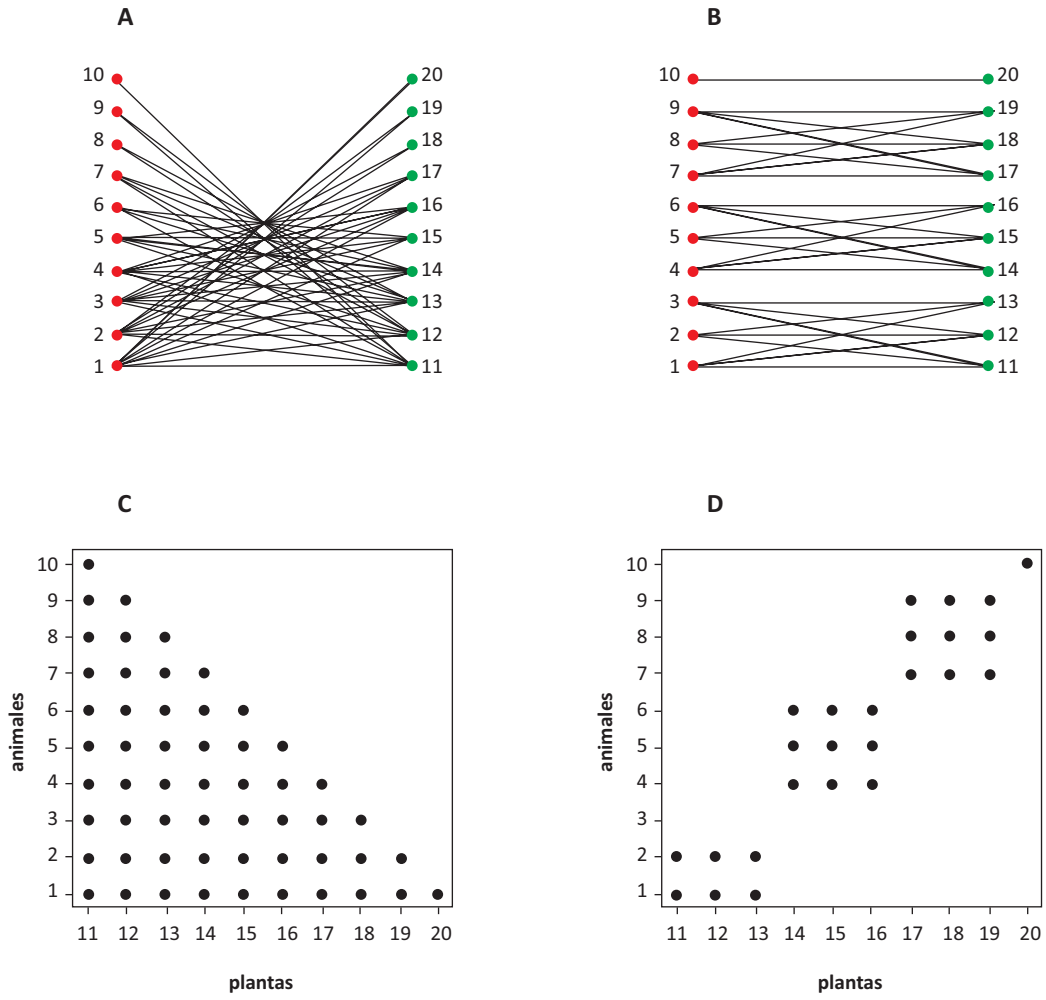


Figura 4.6. Ilustración de las redes de interacción entre las especies vegetales (puntos verdes) y animales (puntos rojos) con estructuras anidadas (A) y compartimentadas (B). Estas redes se muestran en forma de trama en C y D, respectivamente. Esta ilustración no está basada en datos reales. La robustez de las redes de especies que interactúan ante los cambios ambientales temporales puede depender de si son anidadas (Tylianakis *et al*. 2008). En las redes anidadas las especies generalistas interactúan entre ellas y con especies especializadas, mientras las especies especializadas interactúan sobre todo con especies generalistas (A, C). Las redes anidadas son relativamente fuertes ante la perturbación porque dependen de las especies generalistas que pueden limitar los efectos de la pérdida aleatoria de especies. Por el contrario, las redes compartimentadas están compuestas por grupos de especies que interactúan fuertemente entre ellas y solo débilmente con otras (B, D), y son más susceptibles a la extinción aleatoria de especies. Las redes mutualistas que describen las interacciones planta-polinizador o planta-dispersor de semillas pueden generalmente ser anidadas y caracterizarse por vínculos débiles y asimétricos (Jordano *et al*. 2003; Vázquez y Aizen 2004; Bascompte *et al*. 2003, 2006), mientras que las interacciones antagonistas pueden ser más compartimentadas y caracterizadas por vínculos más fuertes (Lewinsohn *et al*. 2006).Con todo, las redes de interacciones más estrechas (ej., simbióticas) como aquellas entre las hormigas y los mirmecófitos pueden estar también altamente compartimentadas (Guimaraes *et al.* 2007) y ser por ello potencialmente más vulnerables.

Literatura Citada

Aide, T. M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336:574-575.

Aide, T. M. y P. Angulo-Sandoval. 1997. The effect of dry season irrigation on leaf phenology and the implications for herbivory in a tropical understory community. *Caribbean Journal of Science* 33:142-149.

Allesina, S. y M. Pascual. 2009. Googling food webs: can an eigenvector measure species' importance for coextinctions? *PLoS Computational Biology* 5:E1000494.

Altshuler, D. L. 2006. Flight performance and competitive displacement of hummingbirds across elevational gradients. *American Naturalist* 167:216-229.

Anderson, R. P., A. T. Peterson y M. Gómez-Laverde. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98:3-16.

Arnold, A. E. 2008. Endophytic fungi: hidden components of tropical community ecology. Pp. 254-272 en *Tropical forest community ecology*, editado por W. P. Carson y S. A. Schnitzer. Oxford: Wiley-Blackwell.

Arnold, A. E. y F. Lutzoni. 2007. Diversity and host range of foliar fungal endophytes: are tropical leaves biodiversity hotspots? *Ecology* 88:541-49.

Asner, G. P., A. R. Townsend y B. H. Braswell. 2000. Satellite observation of El Niño effects on Amazon forest phenology and productivity. *Geophysical Research Letters* 27:981-984.

Bascompte, J. 2009. Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:429-436.

Bascompte, J., P. Jordano y J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431-433.

Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melian y J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:9383-9387.

Beebee, T. J. C. 1995. Amphibian breeding and climate change. *Nature* 374:219-220.

Beltrán, J. W. y G. H. Kattan. 2001. First record of the Slaty-backed Nightingale-Thrush in the Central Andes of Colombia, with notes on its ecology and geographical variation. *Wilson Bulletin* 113:134-139.

Bendix, J., J. Homeier, E. Cueva Ortiz, P. Emck, S.-W. Breckle, M. Richter y E. Beck. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *International Journal of Biometeorology* 50:370-384.

Boege, K. y R. J. Marquis. 2006. Bottom-up and top-down forces mediated by plant ontogeny: consequences for herbivores and plants. *Oikos* 115:559-592.

Borchert, R. 2004. The phenology of tropical trees and its environmental control. Disponible en: http://www.biology.ku.edu/tropical_tree_phenology/.

Borchert, R., S. S. Renner, Z. Calle, D. Navarrete, A. Tye, L. Gautier, R. Spichiger y P. von Hildebrand. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the equator. *Nature* 433:627-629.

Both, C., M. van Asch, R. G. Bijlsma, A. B. van den Burg y M. E. Visser. 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology* 78:73-83.

Both, C., S. Bouwhuis, C. M. Lessells, M. E. Visser. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 44:81-83.

Bradley, B., M. Oppenheimer y D. Wilcove. 2009. Climate change and plant invasions: restoration opportunities ahead? *Global Change Biology* 15:1511-1521.

Bradshaw, W. E. y C. M. Holzapfel. 2006. Evolutionary response to rapid climate change. *Science* 312:1477-1478.

Braga-Neto, R., R. C. C. Luizao, W. E. Magnusson, G. Zuquim y C. V. de Castilho. 2008. Leaf litter fungi in a central Amazonian forest: the influence of rainfall, soil and topography on the distribution of fruiting bodies. *Biodiversity and Conservation* 17:2701-2712.

Brearley, F. Q., J. Proctor, N. L. Suriantata, G. Dalrymple y B. C. Voysey. 2007. Reproductive phenology over a 10-year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. *Journal of Ecology* 95:828-839.

Brown Jr., K. S. 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. Pp. 449-504 en *The conservation of insects and their habitats*, editado por N. M. Collins y J. A. Thomas. London: Academic Press.

Cadena, C. D. y B. A. Loiselle. 2007. Limits to elevational distributions in two species of emberizine finches: disentangling the role of interspecific competition, autoecology, and geographic variation in the environment. *Ecography* 30:491-504.

Chapman, C. A., L. J. Chapman, T. T. Struhsaker, A. E. Zanne, C. J. Clark y J. R. Poulsen. 2005. A long-term evaluation of fruiting phenology: importance of climate change. *Journal of Tropical Ecology* 21:31-45.

Charles-Dominique, P., M. Atramentowicz, M. Charles-Dominique, H. Gerard, C. M. Hladick y M. F. Prevost. 1981. Les mamiferes frugivores arboricoles nocturnes d'une foret Guyanaise: interrelations plantes-animaux. *Revue d'écologie (La terre et la vie)* 35:341-345.

Claus, G. 1926. Die Blütenbewegungen der Gentianaceen. *Flora* 120:198-226.

Cleland, E. E., I. Chuine, A. Menzel, H. A. Mooney y M. D. Schwartz. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution* 22:357-365.

Coley, P. D. 1998. Possible effects of climate change on plant-herbivore interactions in moist tropical forest. *Climate Change* 39:455-472.

Coley, P. D. y T. M. Aide. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broadleaved forests. Pp. 25-49 en *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*, editado por P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson. New York: JohnWiley & Sons.

Colles, A., L. H. Liow y A. Prizing. 2009. Are specialists at risk under environmental change? Neoecological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters* 12:849-863.

Cornejo, F. J., A. Varela y S. J. Wright. 1994. Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. *Oikos* 70:183-190.

Covich, A. P., T. A. Crowl y F. N. Scatena. 2003. Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. *Fresh Water Biology* 48:1199-1206.

da Rocha, H. R., M. L. Goulden, S. D. Miller, M. C. Menton, L. D. V. O. Pinto, H. C. de Freitas y A. M. S. Figueira. 2004. Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest in eastern Amazonia. *Ecological Applications* 14:S22-S32.

Davidson, D. W. y D. McKey. 1993. Ant-plant symbioses: stalking the Chuyachaqui. *Trends in Ecology & Evolution* 8:326-332.

DeVries, P. J., D. Murray y R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 62:343-364.

Dirzo, R. y K. Boege. 2008. Patterns of herbivory and defense in tropical dry and rain forest. Pp. 63-78 en *Tropical forest community ecology*, editado por W. P. Carson and S. A. Schnitzer. Oxford: Wiley-Blackwell.

Dirzo, R. y A. Miranda. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity – a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4:444-447.

Dyer, L. A. y P. D. Coley. 2002. Tritrophic interactions in tropical and temperate communities. Pp. 67-88 en *Multitrophic level interactions*, editado por T. Tscharntke y B. Hawkins. Cambridge: Cambridge University Press.

Dyer, L. A., M. S. Singer, J. T. Lill, J. O. Stireman, G. L. Gentry, R. J. Marquis, R. E. Ricklefs, H. F. Greeney, D. L. Wagner, H. C. Morais, I. R. Diniz, T. A. Kursar y P. D. Coley. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448:696-699.

Fayer, R. J., M. Trout y M. C. Jenkins. 1998. Infectivity of *Cryptosporidium parvum* oocysts stored in water at environmental temperatures. *Journal of Parasitology* 84:1165-1169.

Fine, P. V. A., I. Mesones y P. D. Coley. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305:663-665.

Foster, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall in Barro Colorado Island. Pp. 151-172 en *The ecology of a Neotropcial forest*, editado por E. G. Leigh, A. S. Rand y D. M. Windsor. Washington, DC: Smithsonian Institution.

Frederickson, M. E. 2006. The reproductive phenology of an Amazonian ant species reflects the seasonal availability of its nest sites. *Oecologia* 149:418-427.

Freed, L. A., R. L. Cann, M. L. Goff, W. A. Kuntz y G. R. Bodner. 2005. Increase in avian malaria at upper elevation in Hawaii. *Condor* 107:753-764.

Futuyma, D. J. 1998. *Evolutionary Biology*. Third edition. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.

Gaston, K. J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford: Oxford University Press.

Gottsberger, B. y E. Gruber. 2004. Temporal partitioning of reproductive activity in a Neotropical anuran community. *Journal of Tropical Ecology* 20:271-280.

Grace, J. B. 2006. *Structural equation modeling in natural systems.* Cambridge: Cambridge University Press.

Greenhall, A. M., G. Joermann y U. Schmidt. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species* 202:1-6.

Guadarrama, P. y F. J. Álvarez-Sánchez. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza* 8:267-270.

Guimaraes Jr., P. R., V. Rico-Gray, P. S. Oliveira, T. J. Izzo, S. F. dos Reis y J. N. Thompson. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology* 17:1797-1803.

Günter, S., M. Cabrera, M. L. Díaz, M. Lojan, E. Ordoñez, M. Richter y M. Weber. 2008. Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology* 24:247-258.

Harrison, R. D. 2000. Repercussions of El Niño: drought causes extinction and the breakdown of mutualism in Borneo. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 267:911-915.

Hau, M., M. Wikelski, H. Gwinner y E. Gwinner. 2004. Timing of reproduction in a Darwin's finch: temporal opportunism under spatial constraints. *Oikos* 106:489-500.

Hau, M., M. Wikelski y J. C. Wingfield. 1998. A Neotropical forest bird can measure the light changes in tropical photoperiod. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 265:89-95.

Hau, M., M. Wikelski y J. C. Wingfield. 2000. Visual and nutritional cues stimulate reproduction in a Neotropical bird. *Journal of Experimental Zoology* 286:494-504.

He, Y.-P., Y.-W. Duan, J.-Q. Liu y W. K. Smith. 2006. Floral closure in response to temperature and pollination in *Gentiana straminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant Systematics and Evolution* 256:17-33.

Hedger, J. 1985. Tropical agarics, resource relations and fruiting periodicity. Pp. 41-86 en *Developmental biology of higher plants*, editado por D. Moore, L. A. Casselton, D. A. Wood y J. C. Frankland. Cambridge: Cambridge University Press.

Herre, E. A., K. C. Jander y C. A. Machado. 2008. Evolutionary ecology of figs and their associates: recent progress and outstanding puzzles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 39:439-458.

Herre, E. A., L. C. Mejía, D. A. Kyllo, E. Rojas, Z. Maynard, A. Butler y S. A. Van Bael. 2007. Ecological implications of anti-pathogen effects of tropical fungal endophytes and mycorrhizae. *Ecology* 88:550-558.

Holdridge, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105:367-368.

Huete, A. R., K. Didan, Y. E. Shimabukuro, P. Ratana, S. R. Saleska, L. R. Hutyra, W. Yang, R. R. Nemani y R. Myneni. 2006. Amazon rain forest green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letters* 33:L06405.

Imbrie, J., A. Berger, E. A. Boyle, S. C. Clemens, A. Duffy, W. R. Howard, G. Kukla, J. Kutzbach, D. G. Martinson, A. McIntyre, A. C. Mix, B. Molfino, J. J. Morley, L. C. Peterson, N. G. Pisias, W. L. Prell, M. E. Raymo, N. J. Shackleton y J. R. Toggweiler. 1993. On the structure and origin of major glaciation cycles 2. The 100,000-year cycle. *Paleoceanography* 8:699-735.

IPCC. 2007. Climate change 2007: the physical science basis. Pp. 1-996 en *Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, editado por S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor y H. L. Miller. Cambridge: Cambridge University Press.

Jackson, S. T. y J. T. Overpeck. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26:194-220.

Jaksic, F. M. y M. Lima. 2003. Myths and facts on ratadas: bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology* 28:237-251.

Janos, D. P., C. T. Sahley y L. H. Emmons. 1995. Rodent dispersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. *Ecology* 76:1852-1858.

Janzen, D. H. 1984. Two ways of being a tropical big moth: Santa Rosa saturniids and sphingids. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 1:85-140.

Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. Pp. 125-66 en *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*, editado por M. Fenner. Oxon, UK: CABI Publications.

Jordano, P., J. Bascompte y J. M. Olesen. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters* 6:69-81.

Judziewicz, E. J., L. G. Clark, X. Londoño y M. J. Stern. 1999. *American bamboos*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Kattan, G. H., D. Correa, F. Escobar y C. A. Medina. 2006. Leaf-litter arthropods in restored forests in the Colombian Andes: a comparison between secondary forest and tree plantations. *Restoration Ecology* 14:95-102.

Kelly, D. y V. L. Sork. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:427-447.

Kennedy, P. G., K. G. Peay y T. D. Bruns. 2009. Root tip competition among ectomycorrhizal fungi: are priority effects a rule or an exception? *Ecology* 90:2098-2107.

Lafferty, K. D. 2009. The ecology of climate change and infectious diseases. *Ecology* 90:888-900.

LaPointe, D., T. L. Benning y C. Atkinson. 2005. Case study: avian malaria, climate change, native birds of Hawaii. Pp 317-324 en *Climate change and biodiversity*, editado por T. E. Lovejoy y L. Hannah. New Haven, CT: Yale University Press.

LaVal, R. K. 2004. Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy* 85:237-244.

Levings, S. C. y D. M. Windsor. 1996. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. Pp. 355-388 en *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*, editado por E. G. Leigh, A. S. Rand y D. M. Windsor. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Lewinsohn, T. M., P. I. Prado, P. Jordano, J. Bascompte y J. M. Olesen. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos* 113:174-184.

Lobo, J. A., M. Quesada, K. E. Stoner, E. J. Fuchs, Y. Herrerías-Diego, J. Rojas y G. Saborío. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany* 90:1054-1063.

Lodge, D. J. y S. Cantrell. 1995. Fungal communities in wet tropical forest: variation in time and space. *Canadian Journal of Botany* 73:S1391-S1398.

Lodge, D. J., W. H. McDowell y C. P. McSwiney. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 9:384-387.

Loiselle, B. A. y J. G. Blake. 2002. Potential consequences of extinction of frugivorous birds for shrubs of a tropical wet forest. Pp. 397-405 en *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*, editado por D. J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti. Wallingford, U.K.: CABI Publishing.

McNab, B. K. 1973. Energetics and the distribution of vampires. *Journal of Mammalogy* 54:131-144.

Medeiros, L. G. S., A. G. Bandeira y C. Martius 1999. Termite swarming in the northeastern Atlantic rain forest of Brazil. *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 34:76-87.

Memmott, J., P. G. Craze, N. M. Waser y M. V. Price. 2007. Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology Letters* 10:710-717.

Miller, A. H. 1963. Seasonal activity and ecology of the avifauna of an American equatorial cloud forest. *University of California Publications in Zoology* 66:1-74.

Miller-Rushing, A. J., T. L. Lloyd-Evans, R. B. Primack y P. Satzinger. 2008. Bird migration times, climate change, and changing population sizes. *Global Change Biology* 14:1959-1972.

Moles, A. T., D. D. Ackerly, J. C. Tweddle, J. B. Dickie, R. Smith, M. R. Leishman, M. M. Mayfield, A. Pitman, J. T. Wood y M. Westoby. 2007. Global patterns in seed size. *Global Ecology and Biogeography* 16:109-116.

Molina-Montenegro, M. A., R. Briones y L. A. Cavieres. 2009. Does global warming induce segregation among alien and native beetle species in a mountain-top? *Ecological Research* 24:31-36.

Møller, A. P., D. Rubolini y E. Lehikoinen. 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:16195-16200.

Montaño, F. A. 2007. Fenología reproductiva de murciélagos tropicales enBolivia. Pp. 23-27 en *Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia*, editado por L. F. Aguirre. Santa Cruz de la Sierra: Editorial Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño.

Morellato, L. P. 2003. South America. Pp. 75-92 en *Phenology: an integrative environmental science*, editado por M. D. Schwartz. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Morin, P. J. 1999. *Community ecology*. Malden, MA: Blackwell Science, Inc. Moritz, C., J. L. Patton, C. J. Conroy, J. L. Parra, G. C. White y S. R. Beissinger. 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322:261-264.

Munro, A. D., A. P. Scott y T. J. Lam. 1990. *Reproductive seasonality in teleosts: environmental influences*. Boca Raton, FL: CRC Press, Inc.

Musolin, D. L. 2007. Insects in a warmer world: ecological, physiological and lifehistory responses of true bugs (Heteroptera) to climate change. *Global Change Biology* 13:1565-1585.

Ness, J. H. y K. Bressmer. 2005. Abiotic influences on the behaviour of rodents, ants, and plants affect an ant-seed mutualism. *Ecoscience* 12:76-81.

Norden, N., J. Chave, P. Belbenoit, A. Caubère, P. Châtelet, P.-M. Forget y C. Thébaud. 2007. Mast fruiting is a frequent strategy in woody species of eastern South America. *PLoS ONE* 2:e1079.

Novotny, V., P. Drozd, S. E. Miller, M. Kulfan, M. Janda, Y. Basset y G. D. Weiblen. 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* 313:1115-1118.

Ollerton, J. y L. Cranmer. 2002. Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialised? *Oikos* 98:340-350.

Paaijmans, K. P., A. F. Read y M. B. Thomas. 2009. Understanding the link between malaria risk and climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:13844-13849.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37:637-669.

Pendall, E., S. Bridgham, P. J. Hanson, B. Hungate, D. W. Kicklighter, D. W. Johnson, B. E. Law, Y. Luo, J. P. Megonigal, M. Olsrud, M. G. Ryan y S. Wan. 2004. Belowground process responses to elevated CO2 and temperature: a discussion of observations, measurement methods, and models. *New Phytologist* 162:311-322.

Petanidou, T. 2007. Ecological and evolutionary aspects of floral nectars in Mediterranean habitats. Pp. 343-376 en *Nectaries and nectar*, editado por S. W. Nicolson, M. Nepi y E. Pacini. Dordrecht: Springer Verlag.

Post, E. y M. C. Forchhammer. 2001. Pervasive influence of large-scale climate in the dynamics of a terrestrial vertebrate community. *BMC Ecology* 1:5.

Post, E., R. O. Peterson, N. C. Stenseth y B. E. McLaren. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioral response to climate. *Nature* 401:905-907.

Poulin, R. 2006. Global warming and temperature-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites. *Parasitology* 132:143-51.

Pounds, J. A., M. P. L. Fogden y K. L. Masters. 2005. Responses of natural communities to climate change in a highland tropical forest. Pp. 70-74 en *Climate change and biodiversity*, editado por T. E. Lovejoy y L. Hannah. New Haven, CT: Yale University Press.

Rathcke, B. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.

Regal, P. J. 1982. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:497-524.

Reich, P. B. 1995. Phenology of tropical forests – patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73:164-174.

Reich, P. y R. Borchert. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63:294-299.

Remsen Jr., J. V. y S. W. Cardiff. 1990. Patterns of elevational and latitudinal distribution, including a "niche switch" in some guans (Cracidae) of the Andes. *Condor* 92:970-81.

Remsen Jr., J. V. y W. S. Graves. 1995. Distribution patterns of *Buarremon* brush-finches (Emberizinae) and interspecific competition in Andean birds. *Auk* 112:225-36.

Renner, S. S. 2007. Synchronous flowering linked to changes in solar radiation intensity. *New Phytologist* 175:195-97.

Rezende, E. L., J. E. Lavabre, P. R. Guimaraes Jr., P. Jordano y J. Bascompte. 2007. Nonrandom coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature* 448:925-28.

Ricklefs, R. E. y G. L. Miller. 2000. *Ecology*. Fourth edition. New York: W. H. Freeman and Company.

Rivera, J. y J. Cozza. 2008. Reduced photoperiod induces partially synchronous flowering time in an understory forest herb, *Begonia urophylla*, in Costa Rica. *Biotropica* 40:363-65.

Rivera, G., S. Elliot, L. S. Caldas, G. Nicolossi, V. T. R. Coradín y R. Borchert. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees – Structure and Function* 16:445-456.

Sakai, S., R. D. Harrison, K. Momose, K. Kuraji, H. Nagamasu, T. Yasunari, L. Chong y T. Nakashizuka. 2006. Irregular droughts trigger mass flowering in aseasonal tropical forests in Asia. *American Journal of Botany* 93:1134-1139.

Sánchez-Azofeifa, A., E. Kalacska, M. Quesada, K. E. Stoner, J. A. Lobo y P. Arroyo-Mora. 2003. Tropical dry climates. Pp. 121-138 en *Phenology: an integrative environmental science*, editado por M. D. Schwartz. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. Schemske, D. W., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, J. M. Sobel y K. Roy. 2009. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology and Systematics* 40:245-269.

Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15-29.

Schwartz, M. D. (ed.). 2003a. *Phenology: an integrative environmental science*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Schwartz, M. D. 2003b. Phenoclimatic measures. Pp. 331-345 en *Phenology: an integrative environmental science*, editado por M. D. Schwartz. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Schweiger, O., J. Settele, O. Kudrna, S. Klotz y I. Kühn. 2008. Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species. *Ecology* 89:3472-3479.

Sexton, J. P., P. J. McIntyre, A. L. Angert y K. J. Rice. 2009. Evolution and ecology of species limits. *Annual Review of Ecology and Systematics* 40:415-436.

Sibaoka, T. 1991. Rapid plant movements triggered by action potentials. *Journal of Plant Research* 104:73-95.

Smythe, N. 1982. The seasonal abundance of night-flying insects in a Neotropical forest. Pp. 309-318 en *The ecology of a tropical forest*, editado por E. G. Leigh Jr., A. S. Rand y D. M. Windsor. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Snow, B. K. y D. W. Snow. 1971. The feeding ecology of tanagers and honeycreeperes in Trinidad. *Auk* 88:291-322.

Stevenson, P. 2004. Phenological patterns of woody vegetation at Tinigua National Park, Colombia: methodological comparisons with emphasis on fruit production. *Caldasia* 26:125-150.

Stireman III, J. O., L. A. Dyer, D. H. Janzen, M. S. Singer, J. T. Lill, R. J. Marquis, R. E. Ricklefs, G. L. Gentry, W. Hallwachs, P. D. Coley, J. A. Barone, H. F. Greeney, H. Connahs, P. Barbosa, H. C. Morais y I. R. Diniz. 2005. Climatic unpredictability and caterpillar parasitism:

implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:17384-17387.

Stuart, S. N., M. Hoffmann, J. S. Chanson, N. A. Cox, R. Berridge, P. Ramani y B. E. Young. 2008. *Threatened amphibians of the world*. Barcelona: Lynx Ediciones.

Stutchbury, B. J. M. y E. S. Morton. 2001. *Behavioral ecology of tropical songbirds*. London: Academic Press.

Terborgh, J. y K. Feeley. 2008. Ecosystem decay in closed forest fragments. Pp. 308-321 en *Tropical forest community ecology*, editado por W. P. Carson y S. A. Schnitzer. Oxford: Wiley-Blackwell.

Terborgh, J., L. López, P. Núñez, M. Rao, G. Shahabuddin, G. Orihuela, M. Riveros, R. Ascanio, G. H. Adler, T. D. Lambert y L. Balbas. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923-1926.

Terborgh, J., G. Núñez-Iturri, N. C. A. Pitman, F. H. C. Valverde, P. Álvarez, V. Swamy, E. G. Pringle y C. E. T. Paine. 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89:1757-1768.

Terborgh, J., y J. S. Weske. 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56:562-576.

Thies, W. y E. K. V. Kalko. 2004. Phenology of Neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104:362-376.

Thompson, J. N. 2009. The coevolving web of life. *American Naturalist* 173:125-140.

Torres-Mejía, M. y M. P. Ramírez-Pinilla. 2008. Dry-season breeding of a characin in a Neotropical mountain river. *Copeia* 2008:99-104.

Tylianakis, J. M., R. K. Didham, J. Bascompte y D. A. Wardle. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363.

Vamosi, J. C., T. M. Knight, J. A. Steets, S. J. Mazer, M. Burd y T. Ashman. 2006. Pollination decays in biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:956-961.

van Asch, M. y M. E. Visser. 2007. Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* 52:37-55.

van Riper, C., S. G. van Riper, M. L. Goff y M. Laird. 2003. The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds. *Ecological Monographs* 56:327-344.

van Schaik, C. P., J. W. Terborgh y S. J. Wright 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.

Vázquez, D. P. y M. A. Aizen. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85:1251-1257.

Vázquez, D. P., C. J. Melián, N. M. Williams, N. Bluthgen, B. R. Krasnov y R. Poulin. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116:1120-1127.

Vázquez, D. P. y R. D. Stevens. 2004. The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence. *American Naturalist* 164:E1–E19.

Visser, M. E. y C. Both. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for yardstick. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 272:2561-2560.

Visser M. E., C. Both y M. M. Lambrechts. 2004. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in Ecological Research* 35:89-110.

Visser, M. E. y L. J. M. Holleman. 2001. Warmer spring disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 268:289-294.

Weaver, A. J., M. Eby, A. F. Fanning y E. C. Wiebe. 1998. Simulated influence of carbon dioxide, orbital forcing and ice sheets on the climate of the last glacial maximum. *Nature* 394:847-853.

Wikelski, M., M. Hau y J. C. Wingfield. 2000. Seasonality of reproduction in a Neotropical rain forest bird. *Ecology* 81:2458-2472.

Willis, C. G., B. Ruhfel, R. B. Primack, A. J. Miller-Rushing y C. C. Davies. 2008. Phylogenetic patterns of species loss in Thoreau's woods are driven by climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:17029-17033.

Wolda, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist* 112:1017-1045.

Wolda H. 1983. Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals. Pp. 93-105 en *Tropical rain forest: ecology and management*, editado por S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwick. Oxford: Blackwell.

Wolda, H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia* 89:47-52.

Wolda, H. y M. Wong. 1988. Tropical insect diversity and seasonality. Sweep samples versus lighttraps. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, series C* 91:203-216.

Wright, S. J. y C. P. van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* 143:192-199.

Wright, S. J., C. Carrasco, O. Calderón y S. Paton. 1999. The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80:1632-1647.

Yavitt, J. B., S. J. Wright y R. K. Wieder. 2004. Seasonal drought and dry- season irrigation influence leaf-litter nutrients and soil enzymes in a moist, lowland forest in Panama. *Austral Ecology* 29:177-188.

Yeang, H.-Y. 2007. Synchronous flowering of the rubber tree (*Hevea brasiliensis*) induced by solar radiation intensity. *New Phytologist* 175:283-289.

Notas sobre el Paleoclima

Estas notas fueron elaboradas por Holm Tiessen con el propósito de ofrecer una breve visión general. Están basadas en contribuciones de Jaime Argollo y Edson Ramírez con la ayuda de Rodney Martínez y la inclusión de bibliografía reciente.

Las oscilaciones climáticas del pasado pueden proporcionar valiosa información para entender el cambio climático y sus potenciales impactos en los paisajes y ecosistemas. En los Andes tropicales, el conocimiento de los climas existentes hace varios miles de años ha derivado fundamentalmente de unos pocos estudios sobre los núcleos de hielo de los glaciares andinos y los núcleos de sedimentos de las zonas lacustres. Se dispone de alguna referencia adicional de los últimos 700 años por medio de dendrocronologías que utilizan principalmente árboles de *Polylepis,* cuyos anillos anuales reflejan los patrones de humedad estacional. En resumen, la información sobre el clima pasado de los Andes tropicales es relativamente escasa. Lo que se sabe puede resumirse en el contexto de los principales componentes climáticos.

Los datos sobre el paleoclima provienen de la morfología y sedimentología combinadas con la datación por carbono y de análisis isotópicos detallados de los núcleos de hielo. La geomorfología de los valles glaciales y las posiciones de las morrenas demuestran que durante los últimos 2.5 millones de años la extensión de los glaciares de los Andes ha cambiado con frecuencia, probablemente como resultado de cambios en la precipitación, más que en la temperatura. La sedimentología ha establecido cronologías de las extensiones de los lagos y se ha demostrado que éstas varían de forma simultánea a la extensión glaciar. Por ejemplo, hace unos 18 000 años tanto las extensiones de los glaciares como las de los lagos eran pequeñas, mientras que los avances glaciares coincidieron con una mayor extensión del lago Titicaca hace unos 15 400 años, y hace unos 11 000 en el caso de la cuenca Uyuni-Coipasa. Por tanto, es probable que las extensiones de los glaciares y lagos estén controladas por una causa común, los períodos húmedos y secos, y que los glaciares regulen la disponibilidad de agua durante los períodos más húmedos y más secos solo por tiempos relativamente cortos. Estas conclusiones son tentativas porque los registros y la datación por isótopos del anterior período glacial están aún plagados de incertidumbres, haciendo difícil demostrar las sincronías entre el hielo, los sedimentos y los registros geomorfológicos. Las dataciones por radiocarbono de las turbas cercanas a las morrenas terminales establecen edades que varían enormemente de un valle a otro. Es probable que el futuro cambio climático también muestre grandes diferencias zonales y que las medidas de adaptación tengan que ajustarse a las necesidades locales.

La mayoría de las morrenas del último período glacial han sido datadas en unos 33-43 000 años (Schubert y Clapperton 1990) pero algunas tienen tan solo unos 15 000 años. Las líneas de hielo durante los períodos glaciales descendieron a menos de 4000 m en varias regiones y a menos de 3000 m en algunos lugares. Una hipótesis común es que durante gran parte del último período glacial predominaron las condiciones húmedas y frías en los Andes tropicales.

Van der Hammen (1992) desarrolló una síntesis del paleoclima del área norte de los Andes tropicales: durante el pasado período interglacial (hace unos 130 000-80 000 años), los niveles y extensiones de los lagos se redujeron, pero la precipitación aún era suficiente para formar grandes pantanos y depósitos de turba de altura. Durante la transición al siguiente período glacial, los bosques retrocedieron y los Andes quedaron cubiertos por sabanas y páramo. Durante el apogeo del período glacial se alcanzó la máxima extensión glaciar, hace unos 45-25 000 años, momento en el que los glaciares pueden haberse extendido lo suficientemente hacia abajo para contactar con los bosques remanentes. El período glacial tardío hace unos 25-13 000 años fue frío y seco, con un gradiente térmico más pronunciado (posiblemente de 0.8 °C por cada 100 m de altura) que los actuales 0.6 °C. Las capas de polvo de los núcleos de hielo respaldan las hipótesis de un período más seco, como la hipótesis de Clapperton (1993) de sabanización de parte de la cuenca del Amazonas en ese momento. Durante este período frío y seco, los páramos de la Cordillera Oriental de Colombia se expandieron, permitiendo la fusión de los parches de páramo. En el contexto de la biodiversidad, dichas conectividades pueden haber influenciado el intercambio de especies y el endemismo.

Las firmas isotópicas del oxígeno en diferentes núcleos de hielo de la región son similares, lo que indica que el agua tenía un origen común. Esto es válido incluso cuando se comparan las regiones húmedas ecuatoriales (9°S) con las subtropicales más secas (20°S) (Hoffman *et al*. 2003). El origen de la lluvia o la nieve en los Andes tropicales es la cuenca amazónica, y por tanto en última instancia, el Atlántico. Algunos registros climáticos de los núcleos de hielo son coherentes con los eventos europeos (atlánticos), mientras que otros parecen estar más influenciados por condiciones locales como la formación de grandes lagos durante los períodos húmedos (Thompson *et al.* 2000). La interpretación detallada de los registros de isótopos se ve obstaculizada por las incertidumbres sobre los efectos relativos de la cantidad de precipitación y las temperaturas en las firmas isotópicas (Ramírez *et al*. 2003), y ambas pueden estar conectadas a través del reciclaje de agua por evapotranspiración.

Actualmente, la precipitación en los Andes chilenos es suministrada por el océano Pacífico, que no es una fuente importante de humedad para el Altiplano y los Andes tropicales. Existe la posibilidad de que, en el hemisferio sur, un desplazamiento hacia el norte de los vientos del oeste durante los períodos más fríos del último máximo glaciar pueda haber llevado la humedad del Pacífico a las vertientes occidentales de los Andes tropicales en el pasado (Heusser 1989), complicando posiblemente los registros isotópicos.

La dificultad que supone conciliar los diferentes datos indirectos de la región con las fuentes y agentes desencadenantes de la precipitación ha sido resumida por Vimeux *et al.* (2009): "Puede parecer contradictorio que el fuerte control regional interanual de los valores isotópicos en los Andes tropicales y subtropicales esté impulsado por las temperaturas superficiales del Pacífico tropical, ya que la fuente de humedad de estos núcleos de hielo se encuentra...en última instancia, (en) la porción tropical del Atlántico. Sin embargo, esto es coherente con la influencia dominante del área tropical del Pacífico sobre la variabilidad interanual del clima en esta parte del mundo". Concluyen que "es importante incorporar todos estos parámetros dentro de una serie de datos indirectos para poner de manifiesto el valor paleoclimático de los núcleos de hielo andinos". Esto será necesario no solo para establecer un registro climático más confiable, sino también para conectar ese registro con la historia de los ecosistemas andinos.

Por tanto, es importante para la comprensión del clima andino y sus posibles cambios futuros tener en cuenta tanto el papel del océano Atlántico como fuente de precipitación como el del Pacífico como controlador de la precipitación en los Andes tropicales. La mayoría de los sistemas que contribuyen a las influencias del Pacífico sobre el clima andino fueron resumidos por Villalba *et al.* (2011) como parte de un análisis del clima en toda la Cordillera americana financiado por el IAI[1]: "Las oscilaciones climáticas interanuales en los trópicos y subtrópicos del occidente de las Américas están reguladas en gran parte por El Niño- Oscilación del Sur (ENOS), mientras que las variaciones a escala decenal son generadas por formas de variabilidad climática a largo plazo del Pacífico como la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP). En latitudes más altas, las variaciones climáticas están dominadas por las oscilaciones de los Modos Anulares (las Oscilaciones Ártica y Antártica) que muestran tanto oscilaciones temporales a escala interanual como a mayor escala temporal". Esta complejidad requerirá una cuidadosa combinación de observaciones climáticas y meteorológicas a nivel regional, conocimiento de las teleconexiones con sistemas oceánicos distantes y el uso de modelos globales de circulación para estructurar dicho conocimiento. En lo referente a biodiversidad y adaptación, será particularmente importante comprender las tendencias locales y regionales en base a una red mejorada de estaciones de observación meteorológica, porque los factores que son fundamentales para la función de los ecosistemas, como la altura a la que se forman las nubes, no se deducen fácilmente a partir de los modelos globales. Los paleoestudios están demostrando que las tendencias climáticas actuales en los Andes tropicales están fuera del rango de los patrones del pasado. Esto significa que para planificar medidas de adaptación y conservación son necesarias extrapolaciones bien documentadas de los patrones observados y un conocimiento en profundidad.

[1] Inter-American Institute for Global Change Research

Literatura Citada

Clapertton, C. M. 1993. *The Quaternary geology and geomorphology of South America*. Amsterdam: Elsevier.

Heusser, C. J. 1989. Southern westerlies during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Research* 31:423-425.

Hoffmann, G., E. Ramírez, J. D. Taupin, B. Francou, P. Ribstein, R. Delmas, H. Dürr, R. Gallaire, J. Simões, U. Schotterer, M. Stievenard y M. Werner. 2003. Coherent isotope history of Andean ice cores over the last century. *Geophysical Research Letters* 30:1179-1182.

Ramírez, E., G. Hoffman, J. D. Taupin, B. Francou, P. Ribstein, N. Caillon, F. A. Ferron, A. Landais, J. R. Petit, B. Pouyaud, U. Schotterer, J. Simoes y M. Stievenard. 2003. A new Andean deep ice core from Nevado Illimani (6350 m), Bolivia. *Earth and Planetary Science Letters* 212:337-350.

Schubert, C. y C. M. Clapertton. 1990. Quaternary glaciations on the northern Andes (Venezuela, Colombia and Ecuador). *Quaternary Science Reviews* 9:123-135.

Thompson, G. L., E. Mosley-Thompson y K. A. Henderson. 2000. Ice-core paleoclimate records in tropical South America since the Last Glacial Maximum. *Journal of Quaternary Science* 15: 377-394.

Van der Hammen, T. 1992. *Historia ecológica y vegetación.* Bogotá: FEN, Corporación colombiana para la Amazonía. 411 pp.

Villalba, R., B. H. Luckman, J. Boninsegna, R. D. D'Arrigo, A. Lara, J. Villanueva-Díaz, M. Masiokas, J. Argollo, C. Soliz, C. LeQuesne, D. W. Stahle, F. Roig, J.-C. Aravena, M. K. Hughes, G. Wiles, G. Jacoby, P. Hartsough, R. J. S. Wilson, E. Watson, E. R. Cook, J. Cerano-Paredes, M. Therrell, M. Cleaveland, M. S. Morales, N. E. Graham, J. Moya, J. Pacajes, G. Massacchesi, F. Biondi, R. Urrutia y G. Martínez Pastur. 2011. Dendroclimatology from regional to continental scales: understanding regional processes to reconstruct large-scale climatic variations across the western Americas. Pp. 175-227 en *Dendroclimatology: progress and prospects*, editado por M. K. Hughes, T. W. Swetnam y H. F. Díaz. Dordrecht: Springer.

Vimeux, F., P. Ginot, M. Schwikowski, M. Vuille, G. Hoffmann, L. G. Thompson y U. Schotterer. 2009. Climate variability during the last 1000 years inferred from Andean ice cores: a review of methodology and recent results. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281:229-241.

Síntesis del Clima de los Andes Tropicales

Rodney Martínez, Daniel Ruiz Carrascal, Marcos Andrade, Luis Blacutt, Daniel Pabón, Ena Jaimes, Gloria León, Marcos Villacís, Juan Quintana, Edgard Montealegre y Christian Euscátegui

Los sistemas atmosféricos de los Andes tropicales (entre 25°S y 10°N) se ven afectados por la orografía (véase Josse *et al*., Capítulo 10), por los principales sistemas de circulación regionales y por las corrientes oceánicas. Los principales factores que influencian el clima andino son la presencia del bosque amazónico al este, el desplazamiento de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), y la presencia de los vientos alisios al norte. A grandes alturas, la corriente en chorro y el sistema permanente de alta presión del Pacífico Sur y el Atlántico Sur son importantes. La misma topografía de la Cordillera Andina tropical con sus dos ramas principales, la Cordillera Oriental y la Cordillera Occidental, también modula la formación de los sistemas de precipitación y las variaciones de temperatura.

Este capítulo proporciona una visión general sobre nuestro conocimiento actual de la climatología de los Andes tropicales, evitando detalles complejos acerca de los mecanismos físicos que hay detrás de los procesos climáticos. A efectos de este capítulo, los Andes tropicales se han separado en dos regiones: la septentrional (Colombia y Ecuador) y la austral (Perú y Bolivia). En ambos casos describiremos la variabilidad decadal, interanual, estacional y diaria. El objetivo es proporcionar una síntesis completa y comprensible de los principales factores que influyen sobre la variabilidad y el cambio climático y también presentar las tendencias climáticas observadas en la región. Esperamos que esta síntesis constituya un contexto informativo del papel presente y futuro del cambio climático en las complejas dinámicas de distribución de la biodiversidad, gradientes altitudinales, desplazamientos y otros procesos ecológicos analizados en distintos capítulos de este libro.

Variabilidad Climática de los Andes Tropicales Septentrionales (Colombia- Ecuador)

Los Andes septentrionales se caracterizan por un clima muy húmedo, baja estacionalidad térmica y marcadas variaciones diurnas de temperatura. La variabilidad de la temperatura es generada por los gradientes altitudinales y la humedad del aire, ambos determinados por las condiciones locales (Buytaert *et al*. 2006). Los gradientes ambientales cercanos a la superficie (como el

descenso de la temperatura del aire con la altura) producen una fuerte zonificación ecológica altitudinal. Estos gradientes muestran diferencias significativas entre las vertientes occidental y oriental de los Andes y entre las diferentes laderas de los valles interandinos (Chaves y Jaramillo 1998; Ruiz *et al.* 2009). Regularmente se producen heladas y nevadas a alturas superiores a los 4000 m. Los patrones de precipitación están influenciados por la porción tropical del océano Atlántico, el océano Pacífico y la cuenca del Amazonas. Aunque la precipitación es altamente variable, los mayores óptimos pluviométricos se han observado a altitudes entre 1800- 2400 m (Oster 1979; Vélez *et al.* 2000), franja altitudinal que alberga densos bosques nublados.

Variabilidad Decadal

La variabilidad climática a escalas temporales decadales o interdecadales está fundamentalmente representada por la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP). La ODP es un patrón exhibido por las aguas superficiales del Pacífico norte a 20°N. La ODP pasa de las fases cálidas a las frías a escalas de tiempo interdacadales (Mantua *et al*. 1997). Durante la fase cálida (o positiva), el Pacífico occidental se enfría y parte del Pacífico oriental se calienta; durante la fase negativa, se produce el patrón contrario. Aunque esta señal es más evidente en el Pacífico norte, existen cada vez más pruebas de su influencia sobre América del Sur (Mantua y Hare 2002).

En particular, el cambio climático observado en el Pacífico en 1976-77 (cambio de fase en la ODP, de negativo a positivo) estuvo asociado a cambios significativos en El Niño-Oscilación del Sur (ENOS, discutido más adelante) (Trenberth y Stepaniak 2001) y a los cambios en las teleconexiones de ENOS, y vinculado a la precipitación y temperaturas superficiales de América del Sur (Trenberth 1991; Trenberth y Hurrell 1994; Mantua y Hare 2002; Minobe y Nakanowatari 2002; Marengo 2004). Las causas de la ODP y del vínculo de sus dinámicas con ENOS siguen estando poco claras (Newman *et al*. 2003; Schneider y Cornuelle 2005). Según Garreaud *et al*. (2008), las anomalías en la precipitación y temperatura relacionadas con la ODP en América del Sur son espacialmente similares a ENOS, pero su amplitud es aproximadamente la mitad que sus equivalentes en ENOS. La superposición de las diferentes fases de ENOS y ODP podría en parte explicar los recientes cambios en los efectos temporales y espaciales de ENOS sobre los Andes.

La ODP ha estado aparentemente en su fase fría desde el último episodio fuerte de El Niño en 1997-98. Desde 1999, concretamente, se ha incrementado la frecuencia de aparición de episodios de La Niña en la cuenca pacífica, acompañados por unos pocos eventos de El Niño de débiles a moderados. Los típicos patrones temporales y espaciales de desarrollo de los episodios de El Niño/La Niña han sido diferentes a los anteriores impactos de ENOS experimentados en la década de 1990 en la región andina. Esto sugiere ligeros cambios en las fases de inicio y declive (Garreaud *et al.* 2008).

Variabilidad Interanual

La principal forma de variabilidad interanual en los Andes septentrionales es el ENOS. El Pacífico ecuatorial presenta una región de aguas relativamente frías al este llamada "lengua fría" y una extensa zona al oeste con temperaturas superficiales del mar (TSM) muy cálidas denominada "piscina cálida" (Rasmusson y Carpentier 1982; Philander 1990; Larkin y Harrison 2001). En términos generales, los episodios de El Niño se caracterizan por un calentamiento de la lengua fría, un desplazamiento hacia el este de la piscina cálida, un debilitamiento de los vientos del este y un achatamiento de la pendiente de la termoclina zonal (una pronunciada variación vertical de las temperaturas marinas) (Rasmusson y Carpentier 1982; Neelin *et al.* 1998). La Niña es lo contrario a El Niño y está asociada con mayores diferencias zonales de la TSM, vientos del este más fuertes y una termoclina más pronunciada (Larkin y Harrison 2001; Philander 1990).

Los episodios de El Niño y La Niña son la mayor fuente de variabilidad interanual en gran parte de la región tropical de América del Sur (Ropelewsky y Halpert 1987; Aceituno 1988; Kiladis y Díaz 1989; Marengo 1992; Dettinger y Díaz 2000). Debido a su importancia regional, ENOS ha sido ampliamente analizado. Los efectos hidroclimáticos de ENOS sobre la región han sido investigados por Hastenrarh (1976, 1990), Waylen y Caviedes (1986), Hastenrath *et al*. (1987), Ropelewski y Halpert (1987), Aceituno (1988, 1989) y Kiladis y Díaz (1989), entre otros. Los efectos de ENOS sobre Colombia han sido discutidos por Poveda (2002), Poveda (2004) y Tootle *et al.* (2008). Los efectos de ENOS sobre Ecuador han sido descritos por Vuille (2000) y Villacís *et al*. (2003). Los mecanismos físicos de las anomalías hidroclimáticas relacionadas con ENOS en la región se evalúan en Vuille *et al.* (2000a), Garreaud *et al*. (2003) y Poveda *et al.* (2006).

Las dos fases de ENOS, El Niño y La Niña, afectan las distribuciones temporales y espaciales de la precipitación en gran parte de América del Sur. En los Andes tropicales septentrionales, los episodios de El Niño están asociados con una precipitación por debajo de lo normal, mientras que ocurre lo contrario con los eventos de La Niña en los Andes colombianos (Poveda *et al*. 2001). Un poco más al sur, la relación entre la precipitación y el fenómeno ENOS en los Andes ecuatorianos no es uniforme. Sin embargo, parece que se produce una mayor variabilidad durante el período lluvioso de octubre-mayo en comparación con el período seco de junio-agosto (Villacís *et al*. 2003).

Variabilidad Estacional

Uno de los principales factores generadores de variabilidad estacional en los Andes tropicales septentrionales es la ZCIT. Esta banda de baja presión que rodea la Tierra cerca del ecuador es la zona donde convergen los vientos alisios provenientes de ambos hemisferios. Su actividad genera perturbaciones tropicales, nubosidad densa y precipitación de intensidad variable. La ZCIT no es estacionaria y migra latitudinalmente durante el año (Mitchell y Wallace 1992). La inclinación del eje terrestre determina el nivel de radiación solar que alcanza las diferentes latitudes y es la

principal responsable del desplazamiento de la ZCIT de sur a norte en la primera mitad del año y en dirección contraria en la segunda mitad. En la región tropical de América del Sur el ancho promedio de la ZCIT fluctúa entre 300 y 500 km. Si bien la posición media de la ZCIT es 5°N aproximadamente, el rango anual de desplazamiento va desde 6°S hasta 12°N (Mitchell y Wallace 1992).

La ZCIT pasa por los Andes centrales y septentrionales dos veces al año, determinando un ciclo anual bimodal de precipitación. Los Andes colombianos experimentan marcadas estaciones lluviosas (abril-mayo y septiembre-noviembre) y relativamente secas (diciembre-febrero y junio-agosto) (Eslava 1993; Mejía *et al*. 1999; León *et al*. 2000; Poveda *et al.* 2007). Los trimestres marzo-mayo y septiembre-noviembre se caracterizan así por una considerable cobertura de nubes (alrededor del 80-85% durante estos períodos), mientras que los períodos de diciembre-febrero y junio-agosto tienden a presentar una menor cobertura de nubes, con valores tan bajos como 75% en el mes de enero (Ruiz *et al*. 2009). Entre diciembre y marzo, la ZCIT migra hacia el sur ocasionando precipitaciones sobre Ecuador y alcanzando la costa norte de Perú. Durante los episodios intensos de ENOS, la ZCIT puede extenderse anormalmente hasta los 10°S, llevando fuertes lluvias al desierto costero del norte de Perú (Horel y Cornejo-Garrido 1986; Goldberg *et al*. 1988).

Ciclo Diurno

En los Andes tropicales septentrionales la conducta diurna de los sistemas de precipitación puede clasificarse dentro de dos regímenes diferentes: aquellos sistemas que se encuentran en las regiones del oeste y noreste y aquellos que se encuentran en la región sureste. El ciclo diario del primer grupo muestra un solo pico de precipitación alrededor del mediodía. Por el contrario, el ciclo diario de los sistemas formados en la región sureste tiene normalmente dos máximos de actividad convectiva, uno a media noche y otro alrededor de las nueve de la mañana (Poveda *et al.* 2005).

Estos máximos de precipitación son generados por inestabilidades atmosféricas locales, que a su vez se ven afectadas por los patrones de circulación locales. A una escala de tiempo diurna, las condiciones de estabilidad atmosférica en los ambientes de altura de la región andina tienden a verse afectadas por los siguientes factores: (a) formación de nubes y niebla en los bosques nublados ladera abajo; (b) advección de la humedad producida durante procesos termodinámicos constructivos diurnos; y (c) procesos de enfriamiento y sequía ocasionados por las dinámicas nocturnas (Vernekar *et al*. 2003; Ruiz *et al.* 2009). Las diferencias locales de temperatura y humedad entre los niveles superiores e inferiores controlan las dinámicas diurnas y seguramente continuarán generando las condiciones climáticas futuras en los ambientes andinos.

Variabilidad Climática en los Andes Tropicales Australes (Perú-Bolivia)

Se puede encontrar una revisión completa de la climatología de los Andes tropicales australes en Garreaud *et al*. (2003). En términos generales, el clima en los Andes tropicales australes es más seco que el observado en Colombia y Ecuador. Los sistemas de precipitación en la región están principalmente controlados por la disponibilidad y transporte de vapor de agua desde la cuenca amazónica, el comportamiento del océano Pacífico, y la presencia del lago Titicaca (Garreaud 2000a; Falvey y Garreaud 2005).

Variabilidad Decadal

La principal influencia sobre la variabilidad decadal se encuentra en la modulación de ENOS sobre el Altiplano occidental y está probablemente relacionada con la ODP (Vuille y Bradley 2003). Se necesita investigar más a esta escala temporal en otras zonas de los Andes australes.

Variabilidad Interanual

La variabilidad de ENOS en el Altiplano de Bolivia-Perú se resume en Garreaud *et al.* (2003). La relación entre ENOS y la variabilidad interanual de la precipitación es inconsistente en el Altiplano, ya que los episodios de El Niño frecuentemente (aunque no siempre) están asociados con sequías y los de La Niña con una precipitaciones superiores a lo normal. Sin embargo, esta relación no siempre es evidente, pues si la fase de máximo desarrollo de ENOS ocurre de forma temprana (o tardía) respecto a la estación seca del verano austral en el Altiplano, su influencia será limitada (Vuille *et al.* 2000b). Deben llevarse a cabo más investigaciones para mejorar nuestra limitada comprensión de la variabilidad climática decadal e interanual en los Andes tropicales australes. La gran importancia de los episodios de ENOS parece estar relacionada con su influencia sobre el volumen de hielo de los glaciares andinos. El Niño de 1997-1998 fue un ejemplo que produjo una gran reducción en el volumen de hielo del glaciar de Chacaltaya, cerca de la ciudad de La Paz, Bolivia (Francou *et al*. 2003). El ritmo de ENOS parece ser fundamental para los posibles efectos sobre los glaciares andinos.

Variabilidad Estacional

Las características climáticas dominantes en los Andes tropicales australes a una escala temporal intraanual son los prolongados períodos húmedos y secos del ciclo anual. Estos se ven afectados por las fluctuaciones de dos importantes sistemas de circulación: el Anticiclón del Pacífico Sur (ACPS) y el Alta de Bolivia (AB). El ACPS es un sistema de circulación global con influencia dominante sobre el clima del oeste de América del Sur, principalmente de mayo a octubre sobre las costas de Ecuador, Perú y las porciones subtropicales de Chile. Produce condiciones muy estables en la parte baja de la tropósfera (subsidencia e inversión térmica), divergencia superficial asociada con una TSM relativamente baja, vientos predominantes de dirección sur y una amplia cobertura de

estratos. La fuerte estabilidad estática del ACPS atrapa la humedad en una capa relativamente estrecha cercana a la superficie, previniendo la convección e inhibiendo el transporte de humedad desde el oeste hacia el interior de los Andes. El centro del ACPS está localizado aproximadamente a 32°S-88°E en enero y 24°S-90°E en julio: se traslada ligeramente hacia los polos durante el verano austral y hacia el ecuador durante el invierno (Garreaud y Aceituno 2007). La incidencia de las fases de El Niño y La Niña se ha vinculado con la intensidad y posición del ACPS (Aceituno 1988).

Por el contrario, el AB es el mecanismo que más afecta a la estacionalidad aportando humedad que finalmente genera precipitaciones en el interior de los Andes, siendo así de primordial importancia para la ecología de la región. El AB es un sistema de circulación de la parte alta de la tropósfera que da lugar a estacionalidad sobre el Altiplano boliviano. Se genera a través de la combinación de calor sensible procedente de la cordillera de los Andes en Bolivia y el calor latente liberado por convección intensa sobre el este de la cuenca amazónica (Lenters y Cook 1997; Vuille 1999). Aparece en diciembre y sigue siendo importante hasta marzo. Normalmente se debilita a principios de abril a medida que la ZCIT se desplaza hacia el norte. En su pico anual de desarrollo alrededor de enero, el centro del AB está localizado sobre la Amazonía boliviana (Lenters y Cook 1997). La combinación del AB con la corriente en chorro subtropical favorece la aparición de tormentas eléctricas sobre el Altiplano.

La precipitación en los Andes tropicales australes se produce casi exclusivamente entre octubre y abril, con un cincuenta por ciento o más de la precipitación anual en solo tres de esos meses (Mota 2003). El vapor de agua disponible en la selva tropical amazónica se traslada frecuentemente hacia los Andes tropicales australes durante el verano austral (diciembre-febrero), siendo la fuente más importante de vapor de agua para el Altiplano (Garreaud y Aceituno 2001). La liberación de calor latente en la parte norte de la Amazonía cambia la posición del AB (Lenters y Cook 1997; Lenters y Cook 1999), causando advección de humedad sobre los Andes, que, debido a la orografía, contribuye a la formación de nubes y precipitación (Vuille 1999; Vuille y Keiming 2004). El lago Titicaca genera suficiente humedad por evaporación para producir sistemas de precipitación en su entorno durante todo el año. Sin embargo, la actividad máxima en esta zona ocurre también durante el verano austral debido al transporte de humedad desde el Amazonas (Falvey y Garreaud 2005). La precipitación en el Altiplano es altamente episódica en lugar de continua. Durante varios días se alternan los períodos secos y lluviosos dependiendo de la cantidad de vapor de agua disponible, los vientos del este y la posición del AB (Garreaud y Aceituno 2001).

Ciclo Diurno

El ciclo diurno es muy complejo y no pueden hacerse generalizaciones para los Andes tropicales australes. Su comprensión requiere una discusión sobre los complejos procesos físicos que varían espacialmente dentro de la región, lo cual excede el alcance de este capítulo.

Frentes Fríos e Influencia Polar

Durante la estación más fría (invierno austral) en el hemisferio sur surge un aire frío polar originado en altas latitudes sobre el Pacífico Sur austral tendiendo a canalizarse hacia el norte hasta el lado oriental de los Andes (llamados *surazos* en Bolivia y *friajes* en Perú). Estos mueven masas frías de aire polar hacia latitudes subtropicales y a veces llegan hasta regiones cercanas al ecuador (5°S). Por el contrario, los frentes fríos activos raramente alcanzan las latitudes subtropicales (norte de 30°S) al oeste de los Andes (Garreaud 1999, 2000b). Varias veces cada invierno, las perturbaciones de las corrientes en chorro migratorias asociadas con los frentes fríos al este de los Andes también ocasionan condiciones anormalmente frías y humedad no estacional en la región del Altiplano, ocasionando nevadas de montaña y temperaturas muy bajas durante el día.

Tendencias Climáticas en los Andes Tropicales

Precipitación y temperatura

Las tendencias históricas de precipitación y temperatura han sido estudiadas, entre otros, por Vuille *et al*. (2000b), Vuille *et al.* (2003), Pabón (2003, 2004), y Ruiz *et al.* (2009). Basándose en los datos diarios de precipitación y temperatura de 24 estaciones meteorológicas gestionadas por los servicios meteorológicos regionales (IDEAM[1]-Colombia, INAHMI[2], SENAMHI[3]-Perú y SENAMHI-Bolivia) durante el período 1964-2008, se realizó una estimación de índices usando la metodología RClimdex (Wang *et al*. 2007; Wang 2008). En todos los datos se comprobaron previamente los errores y cuando fue necesario, fueron homogeneizados. La significancia estadística de las tendencias calculadas estuvo por encima del 80%, pero no todas alcanzaron el 95%. La tendencia de la precipitación anual durante el período de observación se muestra en la figura 6.1a. En general, la precipitación anual muestra una tendencia decreciente a excepción de las estaciones en la Cordillera Occidental de los Andes colombianos, en los Andes australes de Ecuador, y unas pocas estaciones en las tierras altas del sur de Perú. Las tendencias estimadas de las temperaturas máximas y mínimas anuales se muestran en las Figuras 6.1b y 6.1c, respectivamente. De las 24 estaciones, solo tres indicaron una tendencia decreciente de la temperatura máxima anual. En el caso de la temperatura mínima anual, las tendencias son también positivas a excepción de dos estaciones. Estas tendencias son acordes con estimaciones anteriores reportadas en Vuille *et al.* (2000b, 2003). En esta limitada serie de datos, la precipitación anual disminuye y las temperaturas máximas y mínimas anuales aumentan en toda la región. Esto será importante al tomar en cuenta la variación de estas variables durante los últimos 45 años para encontrar correlaciones con los parámetros biológicos y otros parámetros ecológicos.

[1] Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales
[2] Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología de Ecuador
[3] Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología

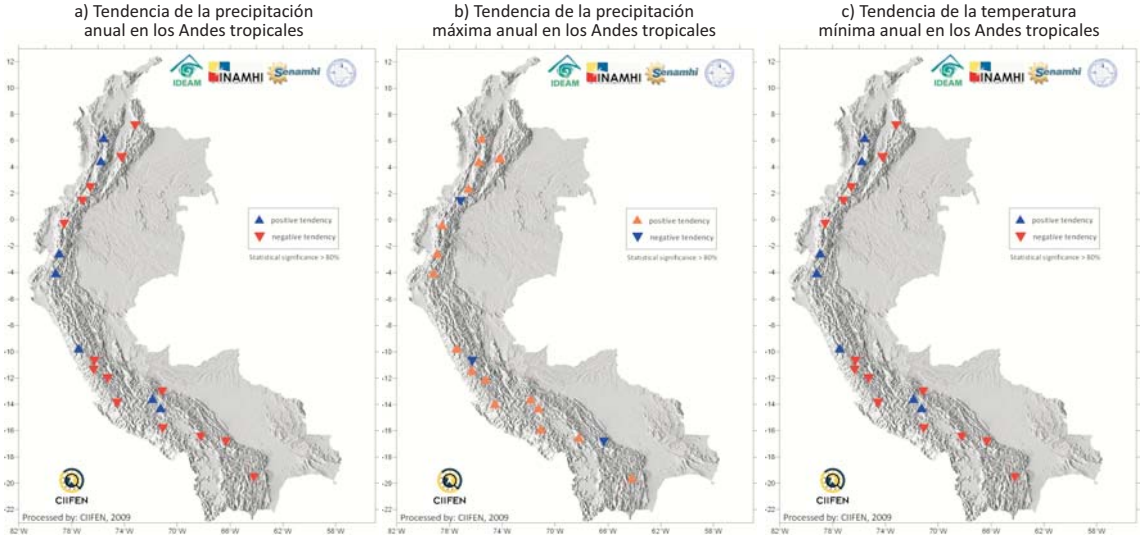


Figura 6.1. Tendencias históricas en la precipitación anual (a), temperaturas máximas anuales (b) y temperaturas mínimas anuales (c). Estaciones con significancia estadística >80%. Datos de los Servicios Meteorológicos Nacionales de Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú, procesados por CIIFEN.

Cobertura de Nubes y Humedad

Los análisis de la radiación de onda larga saliente para determinar la cobertura de nubes y estimar las tendencias históricas de cobertura de nubes han sido llevados a cabo por Cu *et al.* (1994), Chen y Dudia (2001), Chen *et al*. (2002), Wielicki *et al*. (2002) y Vuille *et al.* (2003). Sus resultados sugieren que existe una tendencia positiva en la cobertura de nubes en los Andes tropicales septentrionales, especialmente durante el período de diciembre-febrero. Por el contrario, en los Andes tropicales australes la tendencia ha sido negativa.

Gultzer (1992) y Curtis y Hastenrarh (1999a, b) han realizado un detallado análisis de la humedad cerca de la superficie y en la troposfera, mientras Vuille y Keiming (2004) examinaron la variabilidad interanual de la nubosidad en los Andes tropicales australes y el Altiplano. Vuille *et al*. (2003) realizaron un análisis específico de las tendencias basándose en series de datos CRU05 (New *et al.* 2000). Sus resultados sugieren una tendencia positiva en la humedad relativa al norte de Ecuador y sur de Colombia, mientras en el sur de Perú y el oeste de Bolivia el incremento es más moderado.

Comentarios Finales y Futuras Líneas de Investigación

Gran parte de la investigación publicada anteriormente describe la complejidad del clima andino. Sin embargo, recientemente se han hecho destacables progresos en la comprensión de los

principales mecanismos físicos que interactúan en los Andes tropicales. Actualmente, se ha mejorado la comprensión del papel que desempeñan el ENOS y la ODP en los Andes tropicales septentrionales, pero se necesitan más esfuerzos para mejorar la comprensión de la variabilidad decadal e interanual en los Andes australes. A pesar de las dificultades para acceder a datos de alta calidad y a la escasez o ausencia de estaciones climáticas, especialmente en las regiones de los altos Andes, en este momento se dispone de valiosas tendencias climáticas obtenidas de diferentes formas y con diferentes series de datos y metodologías. La mayoría coinciden en la existencia de una rápida y sostenida tendencia al incremento de la temperatura (mínima y máxima) en los Andes, con un ritmo más acelerado en las dos últimas décadas. Por el contrario, las tendencias de precipitación no son conclusivas y exhiben diferencias entre los Andes tropicales septentrionales y australes. Sin embargo, en el caso del sur de Perú y oeste de Bolivia parece haber una tendencia constante hacia unas condiciones ligeramente más secas (Vuille *et al.* 2003).

Existen cada vez más evidencias de los cambios en los regímenes hidrológicos de los Andes tropicales y de un aparente ascenso de la banda de nubes orográficas (Barry y Seimon 2000). Sin embargo, se necesitan considerables esfuerzos para estudiar los procesos verticales en las laderas de los Andes y analizar los importantes datos de las estaciones de las tierras altas. Estos desplazamientos verticales de las nubes son importantes para los bosques nublados y los consecuentes impactos en el ecosistema de páramo y sus servicios ambientales asociados (véase Ruiz *et al.*, Capítulo 12).

Aunque existen vacíos significativos en la comprensión del clima andino, deben establecerse algunas prioridades a fin de mejorar nuestro conocimiento de los ecosistemas andinos bajo el cambio climático. Los procesos físicos involucrados en las interacciones océano-atmósfera-tierra, que ocurren a escala regional, subregional y mesoescala, deberían comprenderse mejor. Además, nuestro conocimiento sobre las conexiones entre cuencas y su rol en el clima regional deberían mejorarse. La comprensión de la interacción de la variabilidad decadal e interanual en el contexto de un calentamiento climático global debe mejorarse con un enfoque regional centrado en los Andes. A otras escalas temporales, deben hacerse más esfuerzos para mejorar la comprensión de los procesos de convección profunda en la región andina a fin de mejorar nuestras capacidades para modelar y pronosticar el clima futuro con mayor resolución.

A pesar de la escasa red hidrometeorológica de la región andina, es importante considerar las significativas cantidades de datos recolectados, que aún no están disponibles para su análisis porque siguen en formato analógico y/o no se les ha aplicado un control de calidad. Estos datos, junto con otras fuentes de información como la teledetección remota o los registros paleoclimáticos, podrían ayudar a reconstruir los climas andinos pasados y a comprender mejor la compleja variabilidad climática de la región.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento a Anton Seimon por su valiosa orientación y sus muchas sugerencias para perfeccionar este capítulo, a Affonso Mascarenhas y a un evaluador anónimo por su revisión y sugerencias. Estamos agradecidos con IDEAM, INAMHI, SENAMHI-Perú y SENAMHI-Bolivia por proporcionar los índices de cambio climático de cada país.

Literatura Citada

Aceituno, P. 1988. On the functioning of the Southern Oscillation in the South American sector. Part I: surface climate. *Monthly Weather Review* 116:505-524.

Aceituno, P. 1989. On the functioning of the Southern Oscillation in the South American sector. Part II: upper-air circulation. *Journal of Climate* 2:341-355.

Barry, R. y A. Seimon. 2000. Research for mountain area development: climatic fluctuations in the mountains of the Americas and their significance. *Ambio* 29:364-370.

Buytaert, W., R. Celleri, B. De Bievre, F. Cisneros, G. Wyseure, J. Deckers y R. Hofstede. 2006. Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews* 79:53-72.

Chaves C., B. y A. Jaramillo R. 1998. Regionalización de la temperatura del aire en Colombia. *CENICAFE* 49:224-230.

Chen, F. y J. Dudhia. 2001. Coupling an advanced land surface-hydrology model with the Penn State-NCAR MM5 modeling system. Part I: model implementation and sensitivity. *Monthly Weather Review* 129:569-585.

Chen, J., B. E. Carlson y A. D. Del Genio. 2002. Evidence for strengthening of the tropical general circulation in the 1990s. *Science* 295:838-841.

Chu, P. S., Z. P. Yu y S. Hastenrath. 1994. Detecting climate change concurrent with deforestation in the Amazon basin: which way has it gone? *Bulletin of the American Meteorological Society* 75:579-583.

Curtis, S. y S. Hastenrath. 1999a. Trends of upper-air circulation and water vapour over equatorial South America and adjacent oceans. *International Journal of Climatology* 19:863-876.

Curtis, S. y S. Hastenrath. 1999b. Long-term trends and forcing mechanisms of circulation and climate in the Equatorial Pacific. *Journal of Climate* 12:1134-1144.

Dettinger, M. D. y H. F. Díaz. 2000. Global characteristics of stream flow seasonality and variability. *Journal of Hydrometeorology* 1:289-310.

Eslava, J. 1993. Algunas particularidades de la región del Pacífico colombiano. *Atmósfera* 17:45-63.

Falvey, M. y R. D. Garreaud 2005. Moisture variability over the South American Altiplano during the South American Low Level Jet Experiment (SALLJEX) observing season. *Journal of Geophysical Research* 110(D2):2105.

Francou, B., M. Vuille, P. Wagnon, J. Mendoza y J.E. Sicart. 2003. Tropical climate change recorded by a glacier in the central Andes during the last decades of the twentieth century: Chacaltaya, Bolivia, 16°S. *Journal of Geophysical Research* 108(D5):4154.

Garreaud, R. D. 1999. Cold air incursions over subtropical and tropical South America: a numerical case study. *Monthly Weather Review* 127:2823-2853.

Garreaud, R. D. 2000a. Intraseasonal variability of moisture and rainfall over the South American Altiplano. *Monthly Weather Review* 128:3337-3346.

Garreaud, R. D. 2000b. Cold air incursions over subtropical South America: mean structure and dynamics. *Monthly Weather Review* 128:2544-2559

Garreaud, R. D. y P. Aceituno. 2001. Interannual rainfall variability over the South American Altiplano. *Journal of Climate* 14:2779-2789.

Garreaud, R. D. y P. Aceituno. 2007. Atmospheric circulation over South America: mean features and variability. Pp. 45-59 en *The physical geography of South America*, editado por T. T. Veblen, K. R. Young y A. R. Orme. Oxford: Oxford University Press.

Garreaud, R. D., M. Vuille y A. C. Clement. 2003. The climate of the Altiplano: observed current conditions and mechanisms of past changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194:5-22.

Garreaud, R., M. Vuille, R. Compagnucci y J. Marengo. 2008. Present-day South American climate. *PALAEO3 Special Issue (LOTRED South America)* 281:180-195.

Goldberg, R., F. Tisnado y R. Scofield. 1988. Characteristics of extreme rainfall events in northwestern Peru during the 1982-1983 El Niño period. *Journal of Geophysical Research* 92:14225-14241.

Gutiérrez, F. y J. A. Dracup. 2001. An analysis of the feasibility of long-range streamflow forecasting for Colombia using El Niño-Southern Oscillation indicators. *Journal of Hydrology* 246:181-196.

Gutzler, D. S. 1992. Climatic variability of temperature and humidity over the tropical western Pacific. *Geophysical Research Letters* 19:1595-1598.

Hare, S. R., N. J. Mantua y R. C. Francis. 1999. Inverse production regimes:Alaskan and west coast salmon. *Fisheries* 24:6-14.

Hastenrath, S. 1976. Variations in low-latitude circulations and extreme climatic events in the tropical Americas. *Journal of Atmospheric Science* 33:202-215.

Hastenrath, S. 1990. Diagnostic and prediction of anomalous river discharges in northern South America. *Journal of Climate* 3:1080-1096.

Hastenrath, S., L. C. de Castro y P. Aceituno. 1987. The Southern Oscillation in the tropical Atlantic sector. *Contributions to Atmospheric Physics* 60:447-464.

Horel, J. D. y A. Cornejo-Garrido. 1986. Convection along the coast of northern Peru 1983: spatial and temporal variations of clouds and rainfall. *Monthly Weather Review* 114:2091-2105.

Kiladis, G. y H. F. Díaz. 1989. Global climatic anomalies associated with extremes in the Southern Oscillation. *Journal of Climate* 2:1069-1090.

Larkin, N. K. y D. E. Harrison. 2001. ENSO warm (El Niño) and cold (La Niña) event life cycles: ocean surface anomaly patterns, their symmetries, asymmetries, and implications. *Journal of Climate* 15:1118-1140.

Lenters, J. D. y K. H. Cook. 1997. On the origin of the Bolivian High and related circulation features of the South American climate. *Journal of Atmospheric Science* 54:656-678.

Lenters, J. D. y K. H. Cook. 1999. Summertime precipitation variability over South America: role of the large-scale circulation. *Monthly Weather Review* 127:409-431.

León, G. E., J. A. Zea y J. A. Eslava. 2000. Circulación general del trópico y la Zona de Confluencia Intertropical en Colombia. *Meteorología Colombiana* 1:31-38.

Mantua, N. J. y S. J. Hare. 2002. The Pacific Decadal Oscillation. *Journal of Oceanography* 58:35-44.

Mantua, N. J., S. R. Hare, Y. Zhang, J. M. Wallace y R. C. Francis. 1997. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bulletin of the American Meteorological Society* 78:1069-1079.

Marengo, J. 1992. Interannual variability of surface climate in the Amazon basin. *International Journal of Climatology* 12:853-863.

Marengo, J. 2004. Interdecadal variability and trends of rainfall across the Amazon basin. *Theoretical and Applied Climatology* 78:79-96.

Mejía, F., O. Mesa, G. Poveda, J. Vélez, C. Hoyos, R. Mantilla, J. Barco, A.Cuartas, M. Montoya y B. Botero. 1999. Distribución espacial y ciclos anual y semianual de la precipitación en Colombia. *DYNA* 127:7-26

Minobe, S. y T. Nakanowatari. 2002. Global structure of bidecadal precipitation variability in boreal winter. *Geophysical Research Letters* 29:1396-1399.

Mitchell, T. P. y J. M. Wallace. 1992. The annual cycle in the equatorial convection and sea surface temperature. *Journal of Climate* 5:1140-1156

Mota, G. 2003. *Characteristics of rainfall and precipitation features defined by the Tropical Rainfall Measuring Mission*. PhD thesis. University of Utah.

Neelin, J. D., D. S. Battisti, A. C. Hirst, F.-F. Jin, Y. Wakata, T. Yamagata y S. E. Zebiak. 1998. ENSO theory. *Journal of Geophysical Research* 103:14261-14290.

New, M., M. Hulme y P. D. Jones. 2000. Representing twentieth century space-time climate variability. Part 2: development of 1901-96 monthly grids of terrestrial surface climate. *Journal of Climate* 13:2217-2238.

Newman, M., G. P. Compo y M. A. Alexander. 2003. ENSO-forced variability of the Pacific Decadal Oscillation. *Journal of Climate* 16:3853-3857.

Oster, R. 1979. Las precipitaciones en Colombia. *Revista Colombia Geográfica*, Vol. VI(2).

Pabón, J. D. 2003. El cambio climático global y su manifestación en Colombia. *Cuadernos de Geografía* 12(1-2): 111-119.

Pabón, J. D. 2004. El cambio climático y sus manifestaciones en Colombia. *Innovación y Ciencia* 11(3-4):68-73.

Philander, S. G. H. 1990. *El Niño, La Niña and the Southern Oscillation*. San Diego: Academic Press.

Poveda, G. 2004. La hidroclimatología de Colombia: una síntesis desde la escala inter-decadal hasta la escala diurna. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 28(107):201-222.

Poveda, G., A. Jaramillo, M. M. Gil, N. Quiceno y R. Mantilla. 2001. Seasonality in ENSO related precipitation, river discharges, soil moisture, and vegetation index (NDVI) in Colombia. *Water Resources Research* 37:2169-2178.

Poveda, G. y O. J. Mesa. 1997. Feedbacks between hydrological processes in tropical South America and large-scale oceanic and atmospheric phenomena. *Journal of Climate* 10:2690-2702.

Poveda G., O. J. Mesa, L. F. Salazar, P. A. Arias, H. A. Moreno, S. C. Vieira, P. A. Agudelo, V. G. Toro y J. F. Álvarez. 2005. The diurnal cycle of precipitation in the tropical Andes of Colombia. *Monthly Weather Review* 133:228-240.

Poveda, G., O. J. Mesa y P. R. Waylen. 2003. Non-linear forecasting of river flows in Colombia based upon ENSO and its associated economic value for hydropower generation. Pp. 351-371 en *Climate and water: transboundary challenges in the Americas*, editado por H. Díaz y B. Morehouse. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Poveda, G., J. Vélez, O. Mesa, A. Cuartas, J. Barco, R. Mantilla, J. Mejía, C. Hoyos, J. Ramírez, L. Ceballos, M. Zuluaga, P. Arias, B. Botero, M. Montoya, J. Giraldo y D. Quevedo. 2007. Linking long-term water balances and statistical scaling to estimate river flows along the drainage network of Colombia. *Journal of Hydrologic Engeneering* 12:4-13.

Poveda, G., P. R. Waylen y R. Pulwarty. 2006. Annual and inter-annual variability of the present climate in northern South America and southern Mesoamerica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 234:3-27.

Rassmuson, E. M. y T. C. Carpentier. 1982. Variations in tropical sea surface temperature and surface wind fields associated with the Southern Oscillation/El Niño. *Monthly Weather Review* 110:354-384.

Ropelewski, C. y M. Halpert. 1987. Global and regional scale precipitation patterns associated with the Southern Oscillation. *International Journal of Climatology* 11:63-76.

Ruiz, D., M. P. Arroyave, A. M. Molina, J. F. Barros, M. E. Gutiérrez y P. A. Zapata. 2009. *Signals of climate variability/change in surface water supply of high-mountain watersheds - case study: Claro River high mountain basin, Los Nevados Natural Park, Andean Central Mountain Range, Colombia*. World Bank Group. 207 pp. Schneider, N. y B. D. Cornuelle. 2005. The forcing of the Pacific Decadal Oscillation. *Journal of Climate* 18:4355-4373.

Tootle, G. A., T. C. Piechota y F. Gutiérrez. 2008. The relationships betweenPacific and Atlantic Ocean sea surface temperatures and Colombian streamflow variability. *Journal of Hydrology* 349:268-276.

Trenberth, K. E. 1991. General characteristics of El Niño-Southern Oscillation. Pp. 13-42 en *Teleconnections linking worldwide climate anomalies*, editado por R. M. Glantz, R. Katz y N. Nicholls. Cambridge: Cambridge University Press.

Trenberth, K. E. y J. W. Hurrell. 1994. Decadal atmosphere–ocean variations in the Pacific. *Climate Dynamics* 9:303-319.

Trenberth, K. E. y D. P. Stepaniak. 2001. Indices of El Niño evolution. *Journal of Climate* 14:1697-1701.

Vélez, J. I., G. Poveda y O. J. Mesa. 2000. Balances hidrológicos de Colombia. *Serie del Posgrado en Recursos Hidráulicos* No. 16.

Vernekar, A. D., B. P. Kirtman y M. J. Fennessy. 2003. Low-level jets and their effects on the South American summer climate as simulated by the NCEP Eta model. *Journal of Climate* 16:297-311.

Villacís, M., J. Taupin, E. Heredia, E. Palacios y J. Palacios. 2003. Viariabilité climatique dans la sierra équatorienne en relation avec le phénoméne ENSO. Pp. 202-208 en *Hydrology of the Mediterranean and semi-arid regions*. *IAHS Publication 278*, editado por E. Servat, W. Najem, C. Leduc y A. Shakeel. Wallingford, Oxfordshire: IAHS Press. 498 pp.

Vuille, M. 2000. Atmospheric circulation over the Bolivian Altiplano during dry and wet periods and extreme phases of the Southern Oscillation. *International Journal of Climatology* 19:1579-1600.

Vuille, M., R. S. Bradley y F. Keimig. 2000a. Climate variability in the Andes of Ecuador and its relation to tropical Pacific and Atlantic sea surface temperature anomalies. *Journal of Climate* 13:2520-2535.

Vuille, M., R. S. Bradley y F. Keimig. 2000b. Interannual climate variability in the central Andes and its relation to tropical Pacific and Atlantic forcing. *Journal of Geophysical Research* 105:12447-12460.

Vuille, M., R. Bradley, M. Werner, F. Keimig. 2003. 20th century climate change in the tropical Andes: observations and model results. *Climatic Change* 59:75-99.

Vuille, M. y F. Keimig. 2004. Interannual variability of summertime convective cloudiness and precipitation in the central Andes derived from ISCCP-B3 data. *Journal of Climate* 17:3334-3348.

Waylen, P. R. y C. Caviedes. 1986. El Niño and annual floods on the north Peruvian littoral. *Journal of Hydrology* 89:141-156.

Waylen, P. R. y G. Poveda. 2002. El Niño-Southern Oscillation and aspects of western South America hydro-climatology. *Hydrological Processes* 16:1247-1260.

Webster, P. J. 1995. The annual cycle and the predictability of the tropical coupled oceanatmosphere system. *Meteorology and Atmospheric Physics* 56:33-55.

Wang, W., X. Chen, P. Shi, P. H. A. J. M. van Gelder y G. Corzo. 2007. Extreme precipitation and extreme streamflow in the Dongjiang River Basin in southern China. *Hydrology and Earth Systems Sciences Discussions* 4:2323-2360.

Wang, W., X. Chen, P. Shi y P. H. A. J. M. van Gelder. 2008. Detecting changes in extreme precipitation and extreme streamflow in the Dongjiang River Basin in southern China. *Hydrology and Earth Systems Sciences* 12:207-221.

Wielicki, B., T. Wong, R. Allan, A. Slingo, J. Kiehl, B. Soden, C. Gordon, J.Miller, S. Yang, D. Randall, F. Robertson, J. Susskind y H. Jacobowitz. 2002. Evidence for large decadal variability in the tropical mean radiative energy budget. *Science* 295:841-844.

Cambio Climático: Evidencias y Futuros Escenarios en la Región Andina

José A. Marengo, José Daniel Pabón, Amelia Díaz, Gabriela Rosas, Grinia Ávalos, Edgard Montealegre, Marcos Villacís, Silvina Solman y Maisa Rojas

El cambio climático es uno de los temas más importantes en la actual agenda ambiental internacional. Trasciende las economías, el comercio y las decisiones políticas de nuestro mundo globalizado. En América del Sur, los países de la región andina estarán entre los más afectados por las consecuencias del cambio climático. Este capítulo trata de ofrecer un resumen integrado del cambio climático en la región andina en base a estudios observacionales y proyecciones climáticas que se están discutiendo actualmente en la literatura nacional e internacional sobre los países de los Andes tropicales.aciones con los parámetros biológicos y otros parámetros ecológicos.

Evidencias Observacionales de la Variabilidad Climática a Largo Plazo y el Cambio Climático en los Andes

La temperatura media anual en los países de los Andes septentrionales (Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú) aumentó alrededor de +0.8 °C durante el siglo XX. Vuille y Bradley (2000) documentaron las tendencias en las anomalías de la temperatura del aire desde 1939 hasta 1998 en los Andes tropicales desde 1°N hasta 23°S en relación a la media de 1961-1990, y descubrieron una tendencia positiva de +0.11 °C por década en ese período. Esta tendencia se triplicó durante los 25 últimos años del siglo XX (+0.34 °C por década), aunque parte de esa variabilidad está asociada a la incidencia de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS). La magnitud de esta tendencia al calentamiento suele ser mayor en las estaciones climáticas de alturas mayores.

El Cuadro 7.1 resume las tendencias climáticas e hidrometeorológicas observadas en los Andes en estudios recientes, indicando períodos de tiempo, variables y magnitud del cambio. El uso de distintos períodos de tiempo y técnicas de análisis por parte de los diferentes estudios dificulta una evaluación integral de los resultados. Sin embargo, dejando a un lado los problemas relacionados con las diferencias en la duración de las series temporales, se puede observar que las temperaturas del aire tienden a aumentar. Respecto a la precipitación, es difícil obtener información que indique

alguna tendencia sistemática, sin embargo, se pueden observar tanto la considerable variabilidad interanual asociada a ENOS como la variabilidad interdecenal. Estas tendencias son coherentes con las detectadas por el Informe del Grupo de Trabajo I AR4 del IPCC (Trenberth *et al.* 2007).

En los Andes peruanos la precipitación total anual y estacional muestran tendencias regionales contrastantes y los factores locales condicionan conductas diferenciales, con o sin dependencia de las variaciones interanuales (SENAMHI 2009a). Así, las tendencias observadas muestran incrementos sistemáticos de la precipitación en el flanco occidental y reducciones en parte de las porciones centro y sur del flanco oriental de los Andes peruanos (SENAMHI 2007a, b; SENAMHI 2009a, c). Las evaluaciones de los extremos de precipitación han establecido que los Andes peruanos centrales son un área cada vez más homogénea con una clara tendencia a la reducción de los eventos extremos de precipitación, mientras que se ha detectado un incremento en el número de días con precipitación extrema en el norte de los Andes peruanos. Se ha observado una reducción del número de días fríos sobre todo en el sur, mientras que el número de días cálidos se ha incrementado en todo el área de los Andes peruanos. En la porción central del flanco occidental de los Andes peruanos (cuenca del río Santa) se ha detectado una tendencia al calentamiento de más de 0.07 °C por año a alturas mayores, que es más pronunciada que a altitudes medias y bajas (SENAMHI 2005b; 2009c).

En el flanco occidental de los Andes subtropicales de Chile y en el flanco opuesto de Argentina, la parte inferior de las altitudes intermedias (2000 m) experimentaron desde 1979 a 2006 una significativa tendencia al calentamiento de 0.28 °C y 0.23 °C, respectivamente. El norte de los Andes patagónicos entre 37°S y 43°S también ha experimentado una significativa tendencia al calentamiento de aproximadamente 0.056 °C por década desde 1912 a 1990 tanto en el flanco occidental como en el oriental. A lo largo de la región andina subtropical de Argentina entre 22°S y 28°S, la temperatura media anual se ha incrementado 0.62 °C durante el siglo XX. En la misma región, en base a análisis de las series de precipitación acumulada anual, se han observado tendencias significativas negativas de -4.7% por década, con la mayor disminución durante el invierno austral (Cuadro 7.1).

La escasez de registros climáticos continuos en extensas áreas de los Andes tropicales impide obtener evidencias concluyentes de las tendencias medias y particularmente de las extremas.

Retroceso de los Glaciares

Estudios recientes han demostrado que la mayoría de los glaciares de Colombia hasta Chile y Argentina (hasta 25°S) han experimentado drásticas reducciones de volumen a un ritmo cada vez mayor desde la década de 1970 (Mark y Seltzer 2003; Leiva 2006; Vuille *et al.* 2008). En los Andes centrales el retroceso de los glaciares es una consecuencia indirecta del incremento de la temperatura. Esto ocasiona un incremento de las precipitaciones líquidas (lluvia) respecto a las sólidas (nieve) sobre la parte baja de los glaciares, exponiendo así el hielo y aumentando la

Cuadro 7.1. Resumen de las tendencias climáticas observadas en la región andina.

Región	Período	Variable	Tendencia	Referencia
Cordillera Oriental-Colombia	1961-1990	Temperatura	+0.1 a +0.2 °C	Pabón (2003)
Cordillera Occidental-Colombia	1961-1990	Precipitación	+4 %/30 años	Pabón (2003)
Valles del Cauca y Magdalena-Colombia	1961-1990	Precipitación	-4%/30 años	Pabón (2003)
Valle interandino-Ecuador	1905-2005	Temperatura	+0.12 °C	Villacís (2008)
Valle interandino-Ecuador	1980-2005	Temperatura	+0.22 °C	Villacís (2008)
Valle interandino-Ecuador	1981-1986	Precipitación	-10 mm/década	Pourrut (1995)
Andes subtropicales occidentales-Chile	1930-2000	Precipitación	-5 a -10% /década	Quintana (2004)
Piedemonte-Chile	1979-2006	Temperatura	+0.28 °C	Falvey y Garreaud (2009)
Andes Orientales-Chile	1979-2006	Temperatura	+0.23 °C	Falvey y Garreaud (2009)
Andes patagónicos-Argentina	1912-1990	Temperatura	+0.056 °C/década	Masiokas *et al*. (2008)
Andes patagónicos-Argentina	1912-1990	Temperatura	+0.62 °C/100 años	Masiokas *et al*. (2008)
Andes patagónicos-Argentina	1960-1990	Temperatura	+0.4 °C/década	Villalba *et al*. (2003)
Andes subtropicales-Argentina	1950-1990	Precipitación	-12%/década	Castañeda y González (2008)
Andes subtropicales-Argentina	1912-1990	Precipitación	-4.67%/década	Masiokas *et al*. (2008)
Cuenca del Piura-Andes noroccidentales-Perú	1963-2003	Temperatura mínima	+0.2 a +0.3 °C/década	SENAMHI (2005 a)
Cuenca del Piura-Andes noroccidentales-Perú	1963-2003	Temperatura máxima	+0.3 a +0.45 °C/década	SENAMHI (2005 a)
Cuenca del Piura-Andes noroccidentales-Perú	1963-2003	Precipitación	Verano, otoño: +9 a +14 mm/año Invierno: -0.5 mm/año Primavera: +0.2 a +0.5 mm/año	SENAMHI (2005 a)
Cuenca del Santa-Andes centrales occidentales-Perú	1965-2006	Precipitación	Anual: 20-30% de incremento en los últimos 40 años	SENAMHI (2009 c)
Cuenca del Santa-Andes centrales occidentales-Perú	1965-2006	Temperatura mínima	+0.17 °C/década en la parte alta de la cuenca	SENAMHI (2009 c)
Cuenca del Santa-Andes centrales occidentales-Perú	1965-2006	Temperatura máxima	+0.67 °C/década en la parte alta de la cuenca	SENAMHI (2009 c)
Valle Mantaro-Andes centrales orientales-Perú	1965-2006	Precipitación	Anual:-3 a -28 mm/año Verano: -4.5 a -7 mm/año Invierno: -0.3 a -0.8 mm/año	SENAMHI (2007 a)

Cont. Cuadro 7.1.

Región	Período	Variable	Tendencia	Referencia
Valle Mantaro-Andes centrales orientales-Perú	1965-2006	Temperatura máxima	Anual: +0.03 a +0.07 °C/año Verano: +0.02 a +0.04 °C /año Invierno: +0.01 a +0.04 °C/año	SENAMHI (2007 a)
Valle Mantaro-Andes centrales orientales-Perú	1965-2006	Temperatura mínima	Anual: +0.01 a +0.11 °C/año Verano: +0.02 a +0.01 °C /año Invierno: -0.02 a +0.03 °C/año	SENAMHI (2007 a)
Arequipa-Andes australes-Perú	1964-2006	Temperatura máxima	Anual: +0.06 a +0.42 °C/año Verano: -0.07 a +0.42 °C/año Invierno: +0.02 a +0.44 °C/año	Marengo *et al.* (2009)
Arequipa-Andes australes-Perú	1964-2006	Temperatura mínima	Anual: +0.12 a +0.57 °C/año Verano: -0.07 a +0.56 °C/año Invierno: +0.26 a +0.50 °C/año	Marengo *et al.* (2009)
Arequipa-Andes australes-Perú	1964-2006	Precipitación	-2 a +1.5 mm/década	Marengo *et al.* (2009)
Cuenca del Urubamba-Andes surorientales-Perú	1965-2006	Precipitación	Anual: -0.7 a -8.5 mm/año (parte superior de la cuenca) Anual: -0.2 a -1.1 mm/año (parte baja de la cuenca)	SENAMHI (2007 b)
Cuenca del Urubamba-Andes surorientales-Perú	1965-2006	Temperatura máxima	Anual: +0.01 a +0.04 °C/año	SENAMHI (2007 b)
Cuenca del Urubamba-Andes surorientales-Perú	1965-2006	Temperatura mínima	Anual: +0.02 a +0.05 °C/año	SENAMHI (2007 b)
Cuenca del Mayo-Andes nororientales-Perú	1965-2006	Temperatura máxima	Alto Mayo: -0.25 °C/década	SENAMHI (2009 b)
Cuenca del Mayo-Andes nororientales-Perú	1965-2006	Temperatura mínima	Bajo Mayo: +0.43 °C/década	SENAMHI (2009 b)
Cuenca del Mayo-Andes nororientales-Perú	1965-2006	Precipitación	Alto Mayo: +0.48 °C/década Bajo Mayo: +0.22 °C/década Anual: -20 a +20% respecto al promedio anual Verano: -10 a +40% respecto al promedio trimestral Invierno : -10 a -40% respecto al promedio trimestral	SENAMHI (2009 b)

Cuadro 7.2. Tendencias observadas en el retroceso de los glaciares andinos e impactos detectados. Este cuadro es una versión actualizada del cuadro 13.3 del reporte AR4 GT2 del IPCC (Magrin *et al.* 2007).

Glaciar/Período	Tendencias/Impactos
Perú [a, b] (1965-2002)	Un 22% de reducción del área glacial total; 12% de reducción en el suministro de agua potable para la región costera (donde se encuentra el 60% de la población). La pérdida de agua estimada está alrededor de los 7 mil millones m^3.
Perú [c] (1970-2002)	Hasta un 80% de reducción de la extensión de los glaciares pequeños; pérdidas de 188 millones m^3 de reservas de agua durante los últimos 50 años.
Perú [d] (1998-2004)	En la Cordillera Blanca, el retroceso del glacial Yanamarey fue 23% mayor en 2001-2004 que en 1998-99 y fue responsable de un incremento del 58% en la descarga promedia anual del río Santa.
Perú [d] (1977-2004)	Derretimiento del glaciar Yanamarey, retirándose a una velocidad de 20 m por año (promedio de 1977-2003), cuatro veces más rápido que los 5 m/año observados entre 1948 y 1977.
Perú [e] (1953-1997)	Un 13% de incremento en la descarga de la laguna Yanganuco en la Cordillera Blanca.
Perú [c] (1985-1996)	Durante los últimos 10 años el casquete de hielo del glaciar Pastoruri se redujo casi un 40%.
Perú [f] (1950-2006)	Hasta un 50% de reducción de la extensión del glaciar Coropuna, generando problemas de irrigación en la Pampa de Majes.
Colombia [g] (1990-2000)	Reducción del 82% de la superficie glaciar, un retroceso estimado de 10-15 m al año correspondiente a una reducción de aproximadamente un 70-80% en comparación con 1850.
Ecuador [h] (1956-1998)	Un 30% de pérdida de la superficie glaciar en el volcán Cotopaxi desde 1956. El área glaciar por encima de los 5000 m permaneció estable entre 1956 y 1976. Posteriormente se ha observado un retroceso acelerado, con una pequeña recuperación en 2000, pero sin afectar la tendencia general a la disminución.
Bolivia [i] (1991-2002)	Un 9.4% de pérdida de superficie cubierta de nieve en el glaciar Zongo, causando serios problemas para la agricultura, la sustentabilidad de los ecosistemas, y provocando impactos socioeconómicos en la población rural.
Bolivia [i] (1940-2003)	Un 47.4% de pérdida del área cubierta por la nieve en el glaciar Charquini.
Bolivia [o] (1963-2006)	Un análisis basado en fotogrametría aérea de 21 glaciares de la Cordillera Real muestra que, en promedio, los glaciares han perdido el 43% de su volumen entre 1963 y 2006 (principalmente entre 1975 y 2006). Entre 1975 y 2006 perdieron el 48% de su área superficial. Numerosos estudios en los Andes patagónicos muestran una pérdida marcada de volumen glaciar en la porción sur. Masiokas *et al.* (2008)
Argentina [j,k] (1912-1990)	documentaron un fuerte retroceso en seis glaciares del norte de los Andes patagónicos (entre 39 y 43°S), en base a análisis de fotografías. El incremento concomitante de las temperaturas y la reducción de la precipitación observada durante el siglo XX podría explicar el retroceso glacial.
Chile [l] (1952-2007)	Marcado retroceso de los glaciares patagónicos durante el siglo XX. Se estima que con cada incremento de temperatura de 1 °C, la línea de nieve de los Andes chilenos ascenderá 120 metros altitudinales. Los Andes patagónicos australes han sufrido una marcada pérdida de volumen glacial.
Chile [m] (1950-2007)	Análisis de las tendencias en el volumen de caudal en 13 cuencas andinas de Chile entre 28 y 47°S que están parcialmente alimentadas por glaciares (entre 1-23%) durante el período de 1950 a 2007. Se ha registrado una tendencia al incremento de volumen de caudal al final del verano austral, que los autores atribuyeron al derretimiento de los glaciares, pero esta tendencia no era significativa.
Chile [n] (1970-2002)	Reducciones significativas en la descarga de los ríos Aconcagua y Blanco en los Andes chilenos centrales.

[a] Chuquisengo Vásquez 2004; [b] Mark y Seltzer 2003; [c] CONAM 2001; [d] Mark *et al*. 2005; [e] Pouyaud *et al*. 2005; [f] Silverio 2004; [g] NC-Colombia 2001; [h] Jordan *et al.* 2005; [i] Francou *et al.* 2003; [j] Masiokas *et al*. 2008; [k] Coudrain *et al.* 2005; [l] Fuenzalida *et al.* 2006; m Pellicciotti *et al.* 2007; [n] Casassa *et al.* 2009; [o] Soruco *et al.* 2009.

capacidad de absorción de energía solar, y en consecuencia ocasiona un incremento en el derretimiento del hielo (Favier *et al.* 2004). Entre 35°S y 47°S en Chile, donde una reducción significativa de la precipitación ha venido acompañada por aumentos de temperatura durante los últimos 50 años (Carrasco *et al.* 2008), el incremento de las descargas de los ríos sugiere un aumento en el derretimiento de los glaciares. El Cuadro 7.2 resume los resultados de estudios de tendencias observadas en el retroceso de glaciares y sus impactos detectados hasta la fecha en algunos países andinos.

Métodos de Obtención de Escenarios de Emisiones de Gases de Efecto Invernadero y Proyecciones Climáticas Futuras en la Región Andina

Revisión de los escenarios de emisiones considerados en la elaboración de proyecciones climáticas futuras

Para obtener proyecciones climáticas futuras, los modelos climáticos se ejecutan bajo distintos escenarios de emisión de gases de efecto invernadero y grados de desarrollo social y económico acordes con estas emisiones. Estos escenarios socioeconómicos y ambientales utilizados por el IPCC constituyen un marco para el pensamiento estructurado sobre cómo el futuro se puede revelar. Todas las futuras proyecciones climáticas posibles dependen del rango de expectativas de emisiones. Los escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero provenientes de la actividad humana dependen de diversos factores socioeconómicos como el crecimiento de la población y de la economía, la tecnología, el uso de energía, entre otros (Nakicenovic *et al*. 2000). Para el año 2100 la concentración de dióxido de carbono atmosférico aumentará desde la concentración actual (1999) de 370 partes por millón (ppmv) hasta cerca de 550 ppmv en el escenario B2 (bajas emisiones) y más de 830 ppmv para el escenario A2 (altas emisiones).

Uso de Modelos Globales y Regionales para la Generación de Proyecciones Climáticas Futuras en los Países Andinos

Los modelos climáticos globales son representaciones matemáticas de la naturaleza, sus componentes y sus interacciones, con tal grado de complejidad que solo poderosas "supercomputadoras" son capaces de ejecutar dichos modelos. En esos modelos la superficie terrestre está dividida en cuadrículas de igual tamaño y forma, y la resolución espacial del modelo disminuye al aumentar el tamaño de la cuadrícula y viceversa. Los modelos globales tienen una baja resolución espacial con cuadrículas de entre 300 y 500 km de extensión latitudinal y longitudinal. Esta baja resolución no permite la detección de cambios en ciertas áreas como las costeras y las regiones montañosas topográficamente complejas, tampoco fenómenos a pequeña escala como las precipitaciones intensas. Así, las montañas altas y escarpadas de los Andes no son bien resueltas por los modelos climáticos de baja resolución espacial, por lo que generalmente se utiliza la interpolación lineal para llenar los detalles regionales que faltan. Sin embargo, este procedimiento puede introducir errores e incertidumbres.

Por lo tanto es necesario usar modelos climáticos con mayor resolución espacial (cuadrículas más pequeñas de alrededor de 50 x 50 km) o modelos climáticos regionales. El proceso de generación de proyecciones climáticas usando modelos regionales se denomina regionalización o *downscaling*. En este método, que se aplica frecuentemente en la generación de escenarios climáticos futuros con alta resolución espacial, los modelos climáticos regionales son corridos utilizando las condiciones de frontera de un modelo global. En la región andina, las proyecciones climáticas futuras son generadas con el modelo regional HadRM3P del Centro Hadley para la Predicción e Investigación del Clima de la Oficina Meteorológica del Reino Unido. Este modelo regional tiene una resolución espacial de 50 x 50 km y se corre con los parámetros del modelo global HadAM3P hasta finales del siglo XXI para los escenarios A2 y B2 del IPCC. El modelo HadRM3P constituye un componente del sistema de modelaje climático PRECIS (Provisión de Escenarios de Cambio Climático Regional para Estudios de Impacto).

Escenarios de Cambio Climático: Proyecciones para los Países Andinos

En los últimos años, varios países andinos han desarrollado escenarios de cambio climático para evaluar la vulnerabilidad y los impactos, utilizando también los modelos globales empleados en la preparación de los informes del IPCC, o modelos regionales. En 2007 varios países de América del Sur analizaron las proyecciones climáticas para el período 2080-2099 en relación a 1980-1999 basándose en el modelo atmosférico global japonés de alta resolución (20 x 20 km) JMA-MRI TL959L69 usando la supercomputadora *Earth Simulator* (Vergara *et al*. 2007). El Cuadro 7.3 muestra un resumen de estas experiencias recientes en la región andina con proyecciones de cambio climático hasta la mitad o finales del siglo XXI, que servirán de referencia para las proyecciones de modelos regionales que se presentarán y discutirán posteriormente.

Las proyecciones climáticas futuras para los países andinos se generaron utilizando el único modelo de simulación regional disponible HadRM3P para los períodos 2010-2040, 2041-2070 y 2071-2100 en base a los escenarios de emisiones A2 y B2 (Figuras 7.1, 7.2; Cuadro 7.4). Estas proyecciones son coherentes con las derivadas de los modelos globales y regionales del Cuarto Informe de Evaluación del IPCC (Christensen *et al*. 2007; Meehl *et al*. 2007) para América del Sur, y con las proyecciones derivadas del modelo global de alta resolución japonés MRI-JMA T219L60. La concordancia cualitativa entre esos modelos es considerada un indicador “subjetivo” de la confianza de las proyecciones climáticas descritas en el Cuadro 7.4.

Las proyecciones de precipitación sugieren un aumento del promedio de precipitación en la región de los Andes tropicales (5°N a 20°S) bajo el escenario A2, con incrementos de hasta un 20-25% en los flancos oriental y occidental de los Andes, mientras que los Andes occidentales del norte de Perú pueden experimentar un incremento de hasta un 70%, niveles característicos para los años de El Niño. Las mayores incertidumbres se encuentran en el flanco oriental y los valles interandinos entre 5°S y 15°S. Por otra parte, en el Altiplano y desde los Andes subtropicales hasta la Patagonia existe una tendencia a la disminución de la precipitación de hasta un 10%. El

patrón más pronunciado en las proyecciones de temperatura con alto nivel de confianza es un calentamiento de las temperaturas del aire en superficie en los Andes tropicales y hacia el sur hasta la Patagonia, que es mayor en el Altiplano, en los Andes subtropicales y en el flanco oriental. También se pronostica un futuro calentamiento en los valles interandinos, pero debido a la escarpada topografía de estas regiones, las proyecciones HadRM3P difieren en magnitud de las del modelo japonés y las del Cuarto Informe de Evaluación del IPCC.

Los estudios de vulnerabilidad llevados a cabo en la región sugieren que debido al retroceso glacial ocasionado por el incremento de las temperaturas, pueden darse en Colombia cuellos de botella en la disponibilidad de agua para 2015-2025, afectando a la disponibilidad de agua en los páramos (IDEAM 2000). En Perú el 60% de la población se verá afectada por la menor disponibilidad de agua (Chuquisengo Vásquez 2004), y ocurrirá lo mismo con la generación de energía hidroeléctrica. Entre los ríos afectados estará el río Mantaro, que actualmente genera el 40% de la electricidad de Perú y provee el 70% del suministro de energía a la industria de Lima (Montoro Asencios 2004). Respecto a la Cordillera Blanca, Pouyad *et al*. (2005) sugirieron que en base a un estimado conservador de calentamiento en 1 °C, los volúmenes de los caudales fluviales aumentarán debido al derretimiento de los glaciares, con un pico de descarga de agua del deshielo entre 2025 y 2050, seguido de una disminución progresiva hasta su desaparición entre 2175 y 2250. Fenómenos similares se observarían en Ecuador (Villacís 2008). En Ecuador, siete de las 11 cuencas principales del país podrían verse afectadas por una reducción de la descarga fluvial para el 2010 bajo un escenario de calentamiento de 2 °C y un 15% de reducción de la precipitación (Cáceres *in litt*.). Estudios más recientes, sin embargo, demuestran que podría observarse un ligero aumento de la descarga fluvial hasta el 2030 como resultado de un incremento de la precipitación de un 20% aproximadamente según el promedio de los 21 modelos climáticos del IPCC (Buytaert *et al*. 2009).

Ecosistemas andinos como los páramos de los Andes tropicales septentrionales podrían verse severamente afectados por las consecuencias del retroceso de los glaciares. Estos ecosistemas albergan una flora endémica única y brindan recursos y servicios ecosistémicos a las poblaciones cercanas (Buytaert *et al*. 2006). Aunque nuestra comprensión de los procesos implicados en el retroceso de los glaciares ha mejorado enormemente en los últimos años, las consecuencias para los ecosistemas andinos naturales son todavía poco conocidas. En Ecuador, la menor contribución del agua del deshielo a la descarga de los ríos no solo afectará a las cuencas con extensiones glaciales reducidas (15%) y a la capacidad de regulación de los ríos especialmente durante la estación seca (Villacís 2008), sino que también alterará la capacidad de los páramos y los acuíferos existentes para producir agua, dado que son en parte alimentados por el agua del deshielo glaciar (Favier *et al*. 2008; Villacís *et al*. 2009).

Fuentes de Incertidumbre y su Cuantificación

Estamos más seguros sobre algunos aspectos del cambio climático que sobre otros. Por ejemplo, tenemos mayor certeza de los incrementos de la temperatura del aire en superficie que de una mayor frecuencia de extremos climáticos. El comportamiento de los eventos de El Niño no está

bien representado en los modelos climáticos y por tanto, es difícil pronosticar de qué manera se verán afectados estos eventos por el calentamiento global. Estas incertidumbres en las proyecciones climáticas se presentan por dos factores. En primer lugar, las futuras emisiones de gases de efecto invernadero son desconocidas, de modo que los escenarios de calentamiento global tienen que proyectar los futuros cambios en las emisiones en base al incremento de las emisiones observado durante los últimos 50 años, asumiendo ciertos comportamientos de la sociedad. En segundo lugar, la representación de algunos procesos físicos e interacciones entre los componentes del sistema climático en los modelos climáticos puede ser limitada. Este es el caso, por ejemplo, de las interacciones entre la humedad del suelo y el clima cerca de la superficie. Existen también otras fuentes de incertidumbre, como las que proviene de la regionalización, concretamente el tipo de modelo regional usado y también el acoplamiento entre el modelo regional y el global.

Al comparar las simulaciones del modelo regional HadRM3P con las de los modelos usados por el Cuarto Informe de Evaluación del IPCC y las del modelo de alta resolución japonés, se puede observar que estos modelos pronostican condiciones futuras más secas en los Andes australes, especialmente durante el verano austral. Sin embargo, este consenso cualitativo podría estar relacionado con errores sistemáticos en los patrones de circulación general establecidos en la climatología actual, y tales errores deben corregirse antes de desarrollar la climatología del futuro. Debido a las grandes incertidumbres de las proyecciones climáticas, es importante reconocer la necesidad de un mayor número de simulaciones regionales para reducir la incertidumbre propia asociada a la formulación de los modelos.

A pesar de la escasez de estudios de variabilidad y cambio climático en los Andes, existen evidencias indiscutibles de los severos impactos de los extremos climáticos que están ocurriendo o que podrían ocurrir en la región. Por tanto, la inversión en investigación climatológica es de vital importancia para evaluar con mayor certeza los impactos del cambio climático en los ecosistemas, la biodiversidad, la agricultura, la infraestructura socioeconómica, la generación de energía hidroeléctrica, el turismo y otros sectores en los Andes y en la Amazonía. Los estudios y proyecciones climáticas presentados en este capítulo responden a la necesidad de proporcionar información científica sobre el cambio climático y el retroceso de los glaciares en la región andina, así como sus efectos sobre las dinámicas de los ecosistemas de montaña. Esta información puede ayudar en la identificación de medidas de adaptación necesarias para hacer frente al cambio climático y proteger los ecosistemas andinos.

Cuadro 7.3. Resumen de las experiencias y proyecciones de cambio climático en la región andina usando modelos climáticos globales o regionales. Las proyecciones son hasta 2100 en relación al período 1961 a 1990 a menos que se indique lo contrario.

Región/Período/Referencia	Cambios proyectados	Modelos utilizados	Impactos esperados
Andes septentrionales-Colombia Hasta 2100 (Pabón 2006, 2007, 2008)	**Temperatura:** +2.0 a +4.0 °C **Precipitación:** -30 a +30% de las cantidades anuales	**Global:** ECHAM4 y CCM3 con 2xCO_2 **Regional:** HadRM3P	Se espera una reducción de la precipitación anual, en algunas regiones de más del 30%; en las laderas orientales de la Cordillera Oriental y en la región del Pacífico se darían incrementos bajo un escenario A2.
Andes colombianos Período 2080-89 (Vergara *et al*. 2007)	**Temperatura:** +2.0 a +3.0 °C **Precipitación:** +2.5 a +3 mm/día	**Global:** JMA-MRI TL959L60	Futuro incremento de temperatura en los Andes, mayor que la temperatura media proyectada para todo el país. Aumento de la precipitación en los flancos orientales y occidentales de los Andes.
Andes ecuatorianos Período 2071-2100 (Centella y Bezanilla *in litt*.)	**Temperatura:** + 1.8 a +4.0 °C **Precipitación:** -20% a +20%	**Global:** HadCM3 y ECHAM4 **Regional:** HadRM3P	Se espera que Ecuador experimente un considerable incremento de temperatura que podría alcanzar magnitudes de entre 2.7 °C y 4.3 °C, acompañado por un incremento promedio de precipitación entre 18.5% y 63%, según escenarios A2 y B2. Los aumentos de temperatura serán más severos en la región amazónica, mientras que el occidente de los Andes experimentará los menores incrementos. Entre los futuros cambios en la precipitación, destaca la alta variabilidad interanual, con máximos elevados que parecen estar asociados con la aparición de mayores eventos de precipitación con efectos similares a los episodios de El Niño.
Andes ecuatorianos Período 2080-89 (Centella y Benzanilla 2008)	Temperatura: + 1.8 a +4.0 °C Precipitación: -20% a +20%	Global: JMA-MRI TL959L60	Bajo el escenario intermedio A1B los incrementos de temperatura pronosticados oscilan desde 1.8 °C hasta 4.0 °C, mientras los cambios en la precipitación varían entre -20% y +20%. Se espera que las temperaturas mínimas aumenten entre 2 °C y 4 °C, con incrementos más severos en la Amazonía.
Noroeste de los Andes-Perú Hasta 2030 (SENAMHI 2005a)	Temperatura: +0.2 a +2.0 °C Precipitación: +5% a +10%	Global: NCAR-CSM Regional: RAMS	Se espera que la cuenca superior del río Piura experimente una tendencia positiva de precipitación aproximadamente 5% superior a la media en todos los trimestres excepto en primavera, para la cual no se pronostican mayores cambios. Se pronostica un incremento en la frecuencia de días y noches más cálidos en verano y otoño. Las temperaturas más altas podrían darse en primavera.
Noreste de los Andes-Perú Hasta 2030 (SENAMHI 2009b)	Temperatura: +0.7 a +1.2 °C Precipitación: -3% a -7 %	Global: NCAR–CSM Regional: RAMS	Se espera que la cuenca del Mayo experimente los mayores incrementos de temperatura en primavera, con una tendencia cada vez mayor hacia los días y noches más cálidos. Se espera que la precipitación promedio disminuya ligeramente un 3% anual y un 7% en verano, y los eventos extremos de precipitación se darían lugar cada vez con menos frecuencia.
Andes centrales occidentales-Perú Hasta 2030 (SENAMHI 2009c)	Temperatura: +0.2 a + 0.9 °C Precipitación: -3% a 5% (en las partes más altas) -10% a -3% (en las partes más bajas)	Global: NCAR–CSM Regional: RAMS	Se espera que la cuenca del Santa experimente ligeros incrementos en la precipitación a alturas mayores y ligeras disminuciones a alturas inferiores, lo cual se encuentra dentro de la variabilidad natural de la zona. Las temperaturas extremas se volverían más frecuentes sobre todo en invierno y primavera.

Cont. Cuadro 7.3.

Región/Período/Referencia	Cambios proyectados	Modelos utilizados	Impactos esperados
Centro y sur de los Andes orientales-Perú Hasta 2100 (SENAMHI 2007a,b)	Temperatura: Por encima de +2.0 °C Precipitación: -5 a -35% (Mantaro) +10 a +24% (Urubamba)	Global: MCGA TL959L60 MRI/JMA	Se espera que las cuencas del Mantaro y el Urubamba experimenten un incremento en la frecuencia de temperaturas extremas, que sería más severo a alturas por encima de los 3500 m. La precipitación disminuiría hasta niveles insuficientes en una gran parte de la cuenca del Mantaro, mientras que se mantendría dentro de su variabilidad natural en la cuenca del Urubamba, pero con un leve incremento.
Sur de los Andes tropicales occidentales Hasta 2100 (Marengo *et al.* 2009)	Temperatura: +2.0 a +5.0 °C Precipitación: -2 a -3 mm/día	Global: IPCC AR4 Regional: HadRM3P	En Arequipa, se espera que los incrementos de temperatura más severos tengan lugar a alturas superiores a los 3000-4000 m. Por debajo de los 4000 m las proyecciones climáticas pronostican un incremento en la frecuencia de noches cálidas, posiblemente olas de calor, y una reducción de la frecuencia de noches y días fríos. Por encima de los 4000 m hay también una tendencia al incremento de días y noches cálidos, con más olas de calor y una reducción en la frecuencia de días y noches fríos, particularmente de los días con temperaturas bajo cero. Los escenarios de precipitación indican reducciones a alturas superiores a los 4000 m (2-3 mm/día menos que en la actualidad) e incrementos a alturas inferiores (1-2 mm/día más que en la actualidad). En alturas inferiores a 4000 m se pronostican períodos secos más largos, combinados con un incremento en la frecuencia de eventos extremos de precipitación.
Noroeste de Argentina y Altiplano boliviano Hasta 2100 (Solman *et al.* 2007; Núñez *et al.* 2008)	Temperatura: +2.5 a +3.5 °C Precipitación: -40%	Regional: MM5	Se pronostican incrementos de temperatura de 3.5 °C y 2.5 °C durante los meses de verano bajo escenarios A2 y B2, respectivamente. Se espera que los incrementos de temperatura sean mayores en los meses de invierno (4.5 °C para el escenario A2 y 3.5 °C para el escenario B2). La región se caracteriza por sus veranos húmedos e inviernos secos. Para finales del siglo XXI está proyectada una reducción de la precipitación de un 40% en los meses de verano, que conduciría a un incremento de la aridez en la región.
Andes subtropicales (28°S a 35°S), flanco oriental-Argentina 2081-2090 (Solman *et al.* 2007; Núñez *et al.* 2008)	Temperatura: +2.5 a +4.0 °C Precipitación: -25% a +30%	Regional: MM5	Se espera que los cambios de temperatura proyectados para los meses de verano alcancen los 4 °C bajo el escenario A2, siendo ligeramente menos pronunciados durante los meses de invierno. Para el escenario más optimista (B2), se pronostican incrementos menos severos de 2.5-3.0 °C durante el verano y de 2.0-2.5 °C durante el invierno. El régimen de precipitación de la región se caracteriza por máximos durante el invierno. Bajo el escenario A2 se pronostica una disminución de la precipitación de un 25% en los meses de invierno, en gran parte debido a la reducción del número de días lluviosos, mientras que se pronostica un 30% de incremento en los meses de verano.

Cont. Cuadro 7.3.

Región/Período/Referencia	Cambios proyectados	Modelos utilizados	Impactos esperados
Andes patagónicos 2081-2090 (Solman *et al*. 2007; Núñez *et al*. 2008)	Temperatura: +1.5 a+2.5 °C Precipitación: -50% a +10%	Regional: MM5	El calentamiento proyectado para la región es mayor en latitudes medias y disminuye hacia las latitudes altas. Los mayores incrementos se esperan en los meses de verano (3 °C para el escenario A2, 1.5-2.0 °C para el escenario B2). Durante el invierno se espera que los incrementos de temperatura sean del orden de 2.5 °C para el escenario A2 y de 1.5 °C para el escenario B2. La región se caracteriza por un régimen de precipitación invernal. Para finales del siglo XXI las proyecciones para el escenario A2 indican una reducción de la precipitación invernal del orden del 50% para el norte de los Andes patagónicos y un incremento del 10% en la porción sur (al sur de 40°S), mientras se espera que la precipitación estival aumente un 30% en el norte y disminuya un 40% en el sur. Bajo un escenario B2, se espera un incremento de la precipitación de aproximadamente un 30% tanto en verano como en invierno al norte de los Andes patagónicos, mientras se esperan reducciones de alrededor del 15% y 10% en la porción sur en verano e invierno, respectivamente.
Andes subtropicales-Chile Hasta 2100 (Fuenzalida *et al*. 2006)	Temperatura: +2.5 a +4.5 °C Precipitación: Reducción	Regional: HadRM3P	Se pronostica un calentamiento de los Andes chilenos centrales y del Altiplano en invierno. Se esperan cambios importantes en el ciclo anual de descarga fluvial en el centro de Chile: son probables los incrementos en el volumen de caudal y el riesgo de inundación durante el invierno así como una disminución del volumen de caudal en primavera y verano (debido a la disminución de la descarga de agua procedente del deshielo).

Cuadro 7.4. Resumen de los cambios climáticos esperados para finales del siglo XXI bajo el escenario extremo A2. Los indicadores cualitativos de confiabilidad se definen en base a las consistencias en la dirección de las tendencias (positivas o negativas) pronosticadas por el modelo HadRM3P, el promedio de los modelos AR4 del IPCC y el modelo japonés. Alta = Los tres modelos presentan la misma dirección en las tendencias. Media = Dos modelos muestran la misma tendencia, pero el tercer modelo no muestra tendencia o muestra la contraria. Baja = Dos modelos muestran direcciones opuestas en las tendencias y el tercer modelo no muestra tendencia, o sólo uno de los tres modelos pronostica una tendencia.

Región	Cambios proyectados Temperatura (°C)	Confianza	Cambios proyectados Precipitación (%)	Confianza
10°N-5°S Flanco occidental	+2.0 a +3.0	Alta	+15 a +20	Alta
10°N-5°S Flanco oriental	+2.5 a +4.0	Alta	+7 a +10	Media
10°N-5°S Región interandina	+2.0 a +4.0	Alta	-4 a -15	Media
5°S-10°S Flanco occidental	+3.0 a +4.0	Alta	+60 a +70	Alta
5°S-10°S Flanco oriental	+4.0 a +5.0	Media	+16 a +25	Baja
5°S-10°S Región interandina	+3.0 a +4.0	Media	+10 a +16	Baja
10°S-15°S Región interandina-Flanco occidental	+3.0 a +4.0	Alta	+6 a +11	Baja
10°S-15°S Flanco oriental	+4.0 a +5.0	Alta	+16 a +22	Baja
15°S-20°S Región interandina	+3.0 a +5.0	Alta	+10 a + 25	Media
15°S-20°S Altiplano	+4.0 a+5.0	Alta	+4 a +10	Baja
20°S-35°S Andes subtropicales	+3.0 a +5.0	Alta	-6 a -10	Media
Sur de 35°S Patagonia	+3.0 a +4.0	Alta	-4 a -5	Media

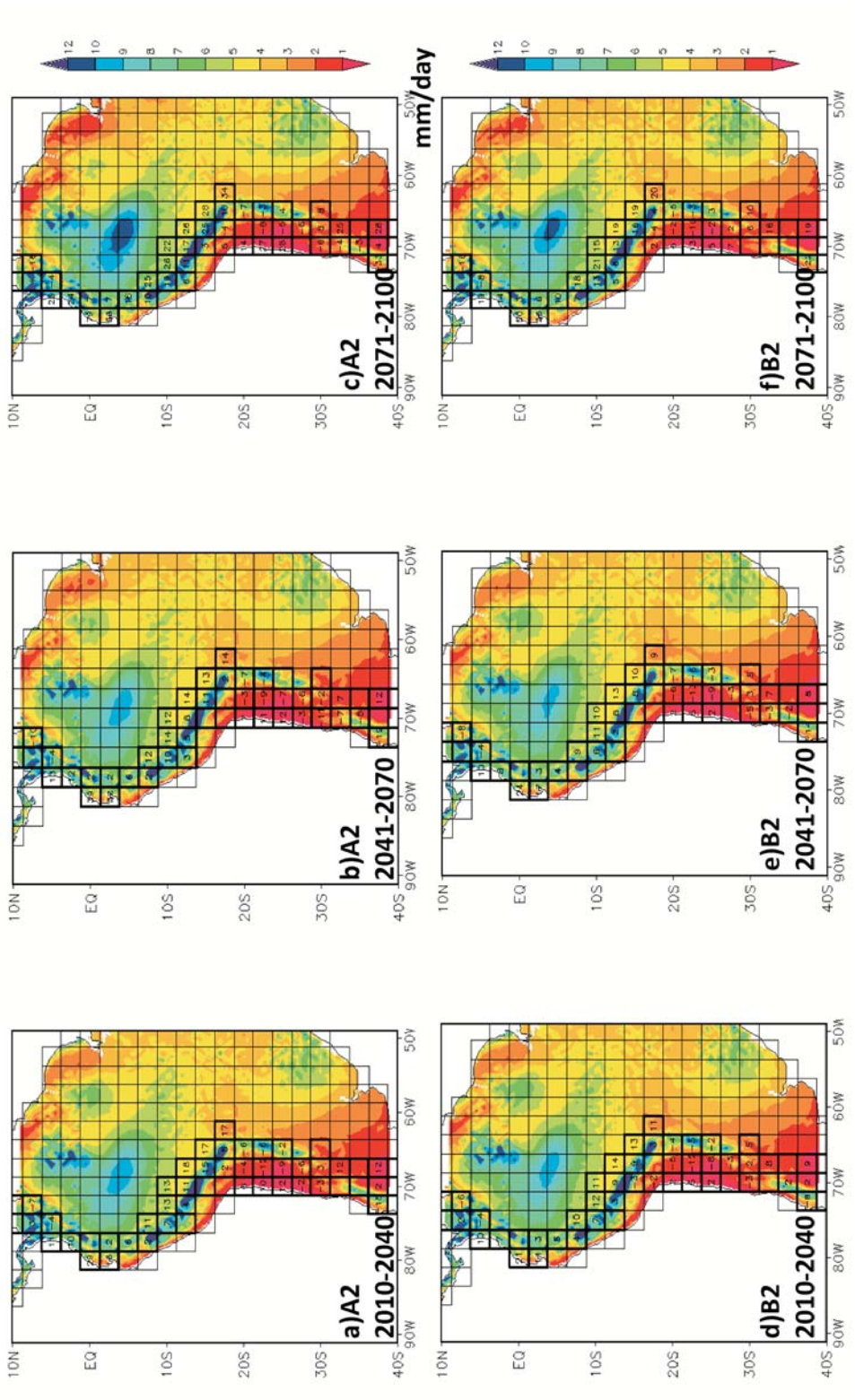


Figura 7.1. Futura precipitación media anual en mm por día (colores del mapa) y cambios relativos en la precipitación (números en las celdas; en relación al período 1961-1990) bajo los escenarios de emisiones A2 (emisión alta, fila superior) y B2 (emisión baja, fila inferior) para los períodos 2010-2040, 2041-2070 y 2071-2100 como fueron proyectados por el modelo HadRM3P. Los números en las celdas se asignan sólo a aquellas celdas donde la diferencia proyectada es estadísticamente significativa en relación a la variabilidad natural durante 30 años (1961-1990).

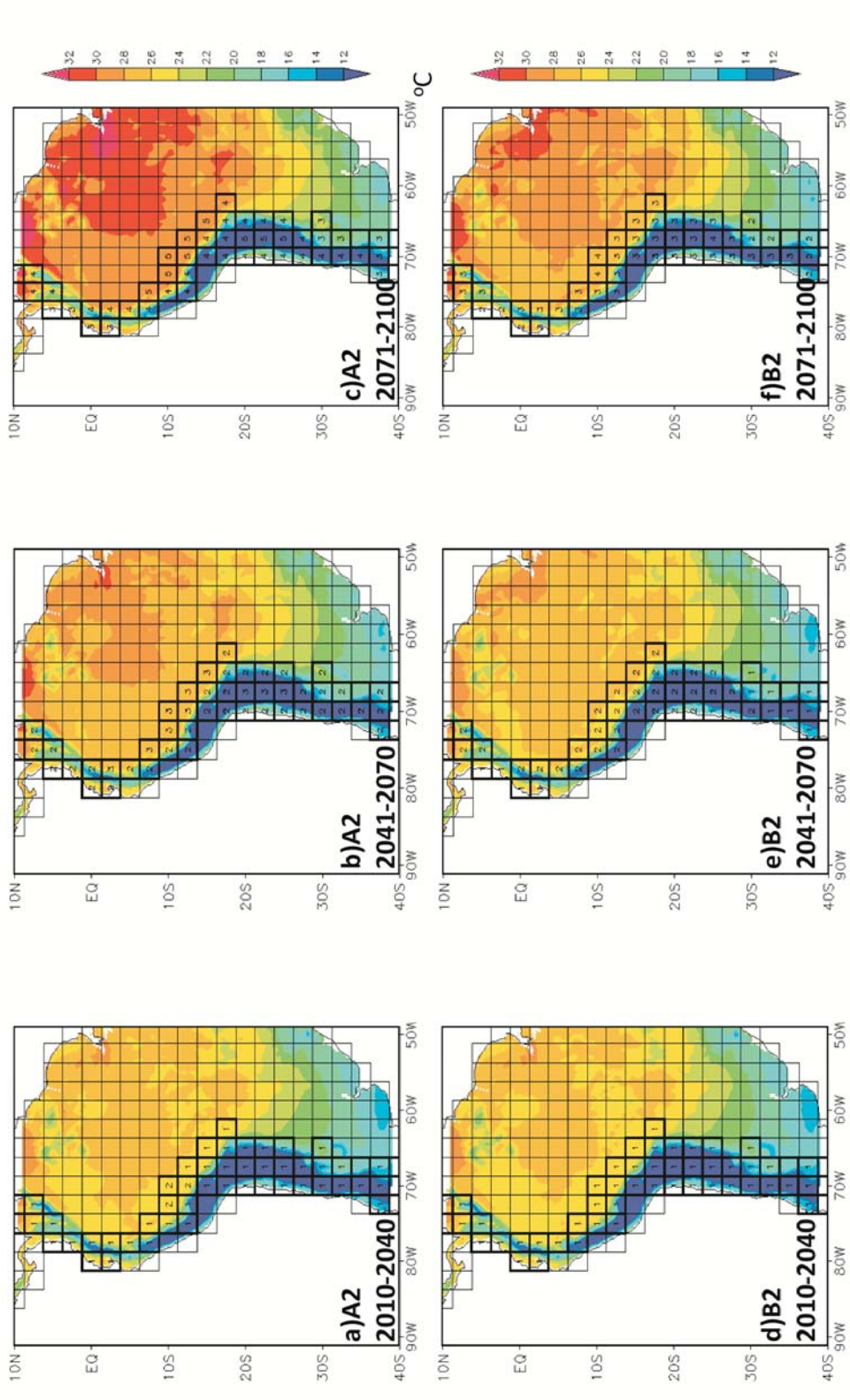


Figura 7.2. Futura temperatura media anual en °C (colores del mapa) y cambios en la temperatura en °C (números en las celdas; en relación al período 1961-1990) bajo los escenarios de emisiones A2 (emisión alta, fila superior) y B2 (emisión baja, fila inferior) para los períodos 2010-2040, 2041-2070 y 2071-2100 como fueron proyectados por el modelo HadRM3P. Los números en las celdas se asignan sólo a aquellas celdas donde la diferencia proyectada es estadísticamente significativa en relación a la variabilidad natural durante 30 años (1961-1990).

Literatura Citada

Buytaert, W., R. Célleri, B. De Bièvre, R. Hofstede, F. Cisneros, G. Wyseure y J. Deckers. 2006. Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth Science Reviews* 79:53-72.

Buytaert, W., C. Rolando y L. Timbe. 2009. Predicting climate impacts on water resources in the tropical Andes: effects of GCM uncertainty. *Geophysical Research Letters* 36:L07406.

Carrasco, J., R. Osorio y G. Cassasa. 2008. Secular trend of the equilibrium-line altitude on the western side of the southern Andes, derived from radiosonde and surface observations. *Journal of Glaciology* 54:538-550.

Casassa, G., P. López, B. Pouyaud y F. Escobar. 2009. Detection of changes in glacial run-off in alpine basins: examples from North America, the Alps, central Asia and the Andes. *Hydrological Processes* 23:31-41.

Castañeda, M. E. y M. González. 2008. Statistical analysis of the precipitation trends in the Patagonian region in southern South America. *Atmósfera* 21:303-318.

Christensen, J. H., B. Hewitson, A. Busuioc, A. Chen, X. Gao, I. Held, R. Jones, R. K. Kolli, W. T. Kwon, R. Laprise, V. Magaña Rueda, L. Mearns, C. G. Menéndez, J. Räisänen, A. Rinke, A. Sarr y P. Whetton. 2007. Regional Climate Projections. Pp. 847-940 en *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, editado por S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor y H.L. Miller. Cambridge: Cambridge University Press.

Chuquisengo Vásquez, O. (ed.). 2004. *El fenómeno El Niño en Perú y Bolivia: experiencias en participación local*. Lima: Intermediate Technology Development Group. 209 pp. Disponible en: http://www.crid.or.cr/digitalizacion/pdf/spa/doc16231/doc16231.htm. CONAM. 2001. *Primera comunicación nacional del Perú a la convención de Naciones Unidas sobre cambio climático*. Lima: Consejo Nacional del Ambiente. 155 pp.

Coudrain, A., B. Francou y Z. W. Kundzewicz. 2005. Glacier shrinkage in the Andes and consequences for water resources. *Hydrological Sciences Journal* 50:925-932.

Falvey, M. y R. D. Garreaud. 2009. Regional cooling in a warming world: recent temperature trends in the southeast Pacific and along the west coast of subtropical South America (1979–2006). *Journal of Geophysical Research* 114:D04102.

Favier, V., A. Coudrain, E. Cadier, B. Francou, E. Ayabaca, L. Maisincho, E. Pradeiro, M. Villacís y P. Wagnon. 2008. Evidence of groundwater flow on Antizana ice-covered volcano, Ecuador. *Hydrological Sciences Journal* 53:278-291.

Favier, V., P. Wagnon y P. Ribstein. 2004. Glaciers of the inner and outer tropics: a different behavior but a common response to climatic forcing. *Geophysical Research Letters* 31:L16403.

Francou, B., M. Vuille, P. Wagnon, J. Mendoza y J.E. Sicart. 2003. Tropical climate change recorded by a glacier in the central Andes during the last decades of the twentieth century: Chacaltaya, Bolivia, 16°S. *Journal of Geophysical Research* 108(D5):4154.

Fuenzalida, H., M. Falvey, M. Rojas, P. Aceituno y R. Garreaud. 2006. *Estudio de la variabilidad climática en Chile para el siglo XXI*. Artículo no publicado. Comisión Nacional del Medio Ambiente. Disponible en: ttp://www.dgf.uchile.cl/PRECIS/articles-39442_pdf_Estudio_texto.pdf.

IDEAM. 2000. *Los glaciares colombianos, expresión del cambio climático global*. Bogotá: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 19 pp. Jordán, E., L. Ungerechts, B. Cáceres, A. Peñafiel y B. Francou. 2005. Estimation by photogrammetry of the glacier recession on the Cotopaxi Volcano (Ecuador) between 1956 and 1997. *Hydrological Sciences Journal* 50:949-961.

Leiva, J. C. 2006. Assessment of climate change impacts on the water resources at the northern oases of Mendoza province, Argentina. Pp. 81-83 en *Global change in mountain regions*, editado por M. F. Price. Kirkmahoe, Dumfriesshire: Sapiens Publishing.

Magrin, G., C. Gay García, D. Cruz Choque, J. C. Giménez, A. R. Moreno, G. J. Nagy, C. Nobre y A. Villamizar. 2007. Latin America. Pp. 581-615 en *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, editado por M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden y C. E. Hanson. Cambridge: Cambridge University Press.

Marengo, J. A., R. Jones, L. M. Alves y M. C. Valverde. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology* 29:2241-2255.

Mark, B. G., J. M. McKenzie y J. Gómez. 2005. Hydrochemical evaluation of changing glacier meltwater contribution to stream discharge: Callejón de Huaylas, Peru. *Hydrological Sciences Journal* 50:975-987.

Mark, B. G. y G. O. Seltzer. 2003. Tropical glacier meltwater contribution to stream discharge: a case study in the Cordillera Blanca, Perú. *Journal of Glaciology* 49:271-281.

Masiokas, M. H., R. Villalba, B. H. Luckman, M. E. Lascano, S. Delgado y P. Stepanek. 2008. 20th-century glacier recession and regional hydroclimatic changes in northwestern Patagonia. *Global and Planetary Change* 60:85-100.

Meehl, G., C. Covey, T. Delworth, M. Latif, B. McAvaney, J. F. B. Mitchell, R. J. Stouffer y K. E. Taylor. 2007. The WCRP CMIP3 multimodel data set: a new era in climate change research. *Bulletin of the American Meteorological Society* 88:1383-1394.

Montoro Asencios, J. 2004. Calor intenso y largas sequías. En *Informes Especiales*. Lima: Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Disponible en: http://www.unmsm.edu.pe/Destacados/contenido.php?mver=11.

Nakicenovic, N., J. Alcamo, G. Davis, B. De Vries, J. Fenhann, S. Gaffin, K. Gregory, A. Grubler, T. Y. Jung, T. Kram, E. L. La Rovere, L. Michaelis, S. Mori, T. Morita, W. Pepper, H. Pitcher, L. Price, K. Riahi, A. Roehrl, H. Rogner, A. Sankovski, M. Schlesinger, P. Shukla, S. Smith, R. Swart, S. Van Rooijen, N. Victor y Z. Dadi. 2000. *Special report on emissions scenarios*. Cambridge: Cambridge University Press. 599 pp.

NC-Colombia. 2001. *1st national communication to the UNFCCC*. 267 pp. Disponible en: http://www.climate.org/CI/latam.shtml.

Núñez, M., S. Solman y S. Cabré. 2008. Regional climate change experiments over southern South America. II: climate change scenarios in the late twenty first century. *Climate Dynamics* 32:1081-1095.

Pabón, J. D. 2003. El cambio climático global y su manifestación en Colombia. *Cuadernos de Geografía* 12(1-2):111-119.

Pabón, J. D. 2006. Escenarios de cambio climático para Colombia. En *Memorias del IV Encuentro de la Red de Universidades del Pacífico Sur*, 8-10 de noviembre de 2006. Disponible en: http://www.cisdaiv.unal.edu.co/ponencias/E2_Cambio_clima/E2_daniel_pabon.pdf

Pabón, J. D. 2007. El cambio climático en Colombia: tendencias actuales y proyecciones para el siglo XXI. Pp. 31-48 en *Memorias de la Primera Conferencia Internacional de Cambio Climático: impacto en los sistemas de alta montaña*. Bogotá: IDEAM and University of Zurich.

Pabón, J. D. 2008. Informe de evaluación del cambio climático en Colombia. Bogotá: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Integrated National Adaptation Pilot Program y Departament of Geography, Universidad Nacional de Colombia.

Pellicciotti, F., P. Burlando y K. Van Vliet. 2007. Recent trends in precipitation and streamflow in the Aconcagua River basin, central Chile. Pp. 17-38 en *Glacier mass balance changes and meltwater discharge*, editado por P. Ginot y J. Sicart. Wallingford: IAHS Publication 318.

Pouyaud, B., M. Zapata, J. Yerren, J. Gómez, G. Rosas, W. Suárez y P. Ribstein. 2005. Avenir des ressources en eau glaciaire de la Cordillère Blanche. *Hydrological Sciences Journal* 50:999-1022.

Pourrut, P. 1995. *El agua en el Ecuador. Clima, precipitaciones, escorrentía*. Quito: ORSTOM, Colégio de Ingenieros Geógrafos del Ecuador y Corporación Editora Andina. 118 pp.

Quintana, J. 2004. *Estudio de los factores que explican la variabilidad de la precipitacion en Chile en las escalas de tiempo interdecadal*. Magister thesis. Santiago de Chile: Universidad de Chile. 93 pp.

Ramírez, E., B. Francou, P. Ribstein, M. Descloitres, R. Guérin, J. Mendoza, R. Gallaire, B. Pouyaud y E. Jordan. 2001. Small glaciers disappearing in the tropical Andes: a case study in Bolivia: the Chacaltaya glacier, 16°S. *Journal of Glaciology* 47:187-194.

SENAMHI. 2005a. *Escenarios del cambio climático en el Perú al 2050 – cuenca del río Piura*. Lima: Programa de Cambio Climático y Calidad de Aire, Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología. 197 pp.

SENAMHI. 2005b. *Escenarios climáticos en la cuenca del río Santa para el año 2030*. Lima: Servicio Nacional de Meteorologia e Hidrologia, Ministerio de Ambiente. 139 pp.

SENAMHI. 2007a. *Escenarios de cambio climático en la cuenca del río Mantaro para el año 2100*. Lima: Servicio Nacional de Meteorologia e Hidrologia, Ministerio de Ambiente. 124 pp.

SENAMHI. 2007b. *Escenarios de cambio climático en la cuenca del río Urubamba para el año 2100*. Lima: Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología, Ministerio de Ambiente. 120 pp.

SENAMHI. 2009a. *Escenarios climáticos en el Perú para el año 2030. Segunda Comunicación Nacional de Cambio Climático*. Lima: Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología, Ministerio del Ambiente. 136 pp.

SENAMHI. 2009b. *Escenarios climáticos en la cuenca del rio Mayo para el año 2030*. *Segunda Comunicación Nacional de Cambio Climático*. Lima: Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología, Ministerio del Ambiente. 133 pp.

SENAMHI. 2009c. *Escenarios climáticos en la cuenca del rio Santa para el año 2030*. *Segunda Comunicación Nacional de Cambio Climático*. Lima: Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología, Ministerio del Ambiente. 139 pp.

Silverio, W. 2004. *Estudio de la evolucion de la cobertura glaciar del Nevado Coropuna entre 1955 y 2003*. Informe no publicado. Geneva: Earth Sciences Section, University of Geneva. 289 pp.

Solman, S., M. Núñez y M. F. Cabré. 2007. Regional climate change experiments over southern South America. I: present climate. *Climate Dynamics* 30:533-552.

Soruco, A., C. Vincent y B. Francou. 2009. Glacier decline between 1963 and 2006 in the Cordillera Real, Bolivia. *Geophysical Research Letters* 36:L03502.

Trenberth, K. E., P. D. Jones, P. Ambenje, R. Bojariu, D. Easterling, A. Klein Tank, D. Parker, F. Rahimzadeh, J. A. Renwick, M. Rusticucci, B. Soden y P. Zhai. 2007. Observations: surface and atmosphere climatic change. En *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, editado por S. Soloman, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor y H. L. Miller. Cambridge: Cambridge University Press.

Vergara, W., E. Pérez, J. Méndez, V. Magaña, M. Martínez, F. Ruíz, G. Avalos y E. Palacios. 2007. *Visualizing future climate in Latin America: results from the application of the Earth Simulator*. *Latin America and Caribbean Region Sustainable Development Working Paper 30*. Washington, DC: The World Bank. 90 pp.

Villacís, M. 2008. *Ressources en eau glaciaire dans les Andes d'Equateur en relation avec les variations du climat: le cas du volcan Antisana*. PhD thesis. Montpellier: Université Montpellier.

Villalba, R., A. Lara, J. A. Boninsegna, M. Masiokas, S. Delgado, J. Aravena, F. A. Roig, A. Schmelter, A. Wolodarsky y A. Ripalta. 2003. Large-scale temperature changes across the southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Climatic Change* 59:177-232.

Vuille, M. y R. Bradley. 2000. Mean annual temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters* 27:3885-3888.

Vuille, M., B. Francou, P. Wagnon, I. Juen, G. Kaser, B. G. Mark y R. S. Bradley. 2008. Climate change and tropical Andean glaciers – past, present, future. *Earth Science Reviews* 89:79-96.

Introducción a la Geografía Andina

Kenneth R. Young

La cordillera de los Andes tropicales es un símbolo de cambio y biodiversidad. Alcanza altitudes superiores a los 6000 m y contiene muchas de las zonas de vida de la Tierra. Su topografía incluye estructuras geológicas tan enormes que pueden influir en la circulación del aire y en los regímenes hidrológicos de América del Sur (Veblen *et al*. 2007). Su diversidad de condiciones ecológicas, debida a las diferencias entre los microclimas y suelos de los distintos valles y montañas, crea heterogeneidad espacial en las limitaciones biofísicas, y puede producir barreras biogeográficas, que a su vez actúan controlando las distribuciones de las especies y ecosistemas (ej., Rosenzweig 1995). La biota que se encuentra en las cordilleras es diversa y con frecuencia endémica, restringida a distribuciones relativamente pequeñas o estrechas (ej., Myers *et al*. 2000; Weigend *et al*. 2005; Young 2007). Esto influye en las metas de conservación de las especies vegetales (Young *et al.* 2002) y animales (Young *et al.* 2009).

Debido a la variabilidad natural de la temperatura, la precipitación y los vientos, los Andes han creado con el tiempo un mosaico ecológico cambiante, con modificaciones en las distribuciones de las especies y en los controles ambientales. Es importante tener en cuenta las diversas formas en que la biodiversidad andina se verá afectada por el cambio futuro en función del dinamismo innato de sus ambientes naturales, las características de las especies nativas, los legados de cambios anteriores y la huella del uso humano del suelo en los paisajes andinos.

Simplificar esta complejidad puede llevar a generalizaciones prematuras y a estrategias inadecuadas de conservación de la biodiversidad. Con el cambio como constante, la pregunta más importante es si los futuros cambios biofísicos están dentro de las capacidades adaptativas de los sistemas de organismos, ecológicos y humanos de los Andes. Los datos que se requieren para empezar a responder esta pregunta incluyen reconstrucciones paleoclimáticas, además de un conocimiento en profundidad de los ciclos del agua y los nutrientes, y de las respuestas de la población y otros procesos ecológicos que derivan de las perturbaciones naturales o los cambios en el uso del suelo. Además, es frecuente que los países andinos tengan medios, metas y perspectivas dispares en lo concerniente a la conservación de la biodiversidad (Sierra 2006; Young y Rodríguez 2006). Será necesario adaptar e implementar las respuestas a nivel local, nacional, regional y global.

Los avances en la comprensión de los impactos humanos sobre las especies y ecosistemas provienen de la constatación de que esas influencias dan lugar a una retroalimentación (Lui *et al*. 2007), lo que significa que los resultados pueden controlarse, amplificarse o retornar a sus estados originales, dependiendo de la naturaleza de la retroalimentación. Por ejemplo, el pastoreo de ganado y la quema de pastizales alteran la dominancia de las especies vegetales (Gordon y Prints 2009). Sin embargo, si el cambio climático está alterando la dominancia de las especies al mismo tiempo, la vegetación resultante es producto de la herbivoría, de los diferentes regímenes de temperatura y humedad y de un grado desconocido de interacción entre estos factores (Asner *et al.* 2004). Además de constituir aspectos adicionales a tener en cuenta, la relación del uso del suelo y otros factores socioeconómicos con las coberturas vegetales resultantes, también permiten potencialmente determinar los controles inmediatos y últimos en juego.

En este capítulo, los Andes tropicales se abordan en cuanto a las áreas a más de 500 m de altura en Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. Se han identificado múltiples fuentes de heterogeneidad espacial, con la intención de facilitar futuras evaluaciones de las consecuencias del cambio global en las plantas, animales y ecosistemas.

Sistemas de Superficie Terrestre en los Andes

El lecho de rocas de los Andes se formó durante muchos millones de años por deposición, compresión y varios procesos ígneos (Meade y Conrad 2008). El levantamiento debido a los movimientos de la placa Pacífica ocasionaron orogenia y la subducción de la misma causó vulcanismo en la placa Sudamericana, con una complejidad adicional en los Andes septentrionales debida a los movimientos de la Placa del Caribe (Taboada *et al*. 2000; Orme 2007). Las cordilleras andinas se formaron en diferentes momentos, siendo los levantamientos más recientes el del lecho de rocas de las laderas del Pacífico, subyacentes al Altiplano de Perú y Bolivia, y el de las montañas que se encuentran frente al Caribe (Taylor 1991; Gregory-Wodzicki 2000).

El reciente levantamiento de las cumbres más elevadas durante el Plioceno y el Pleistoceno (Garzione *et al*. 2008) ha provocado que varios grupos altoandinos ostenten algunas de las tasas de especiación más rápidas que se conocen (Hughes y Eastwood 2006). La topografía accidentada y las condiciones de humedad montanas se combinan para albergar numerosas especies, haciendo a los Andes biodiversos a nivel regional y global (Myers *et al.* 2000; Rahbek y Graves 2001). Las explicaciones tanto ecológicas como históricas de la especiación y perpetuación de estas especies son importantes (Ricklefs 2004). Por ejemplo, las distribuciones y diversidad de algunos linajes evolutivos se entienden mejor como reliquias de distribuciones que fueron mucho más amplias en un pasado lejano, o como si hubieran sido afectadas por antiguas barreras biogeográficas, corredores y vicarianzas (Pennington *et al.* 2000, 2004; Aleixo y Rossetti 2007; Antonelli *et al*. 2009).

Las diferencias geológicas y topográficas entre los países de los Andes tropicales influencian las ecorregiones y paisajes. Colombia, con sus tres enormes sistemas de cordillera, presenta con

frecuencia especies únicas de los mismos linajes evolutivos en cada cordillera (Luteyn 2002). Ecuador tiene volcanes activos e importantes valles intermontanos que han sido muy alterados por el uso del suelo, con mucha biodiversidad concentrada en los bosques de los flancos externos húmedos de ambas vertientes de los Andes (Jørgensen y León-Yánez 1999). A su vez, Perú tiene condiciones áridas y semiáridas constantes en su vertiente pacífica, lo que hace más importantes las tierras secas y matorrales en las tierras altas; además presenta los ambientes más húmedos en las vertientes boscosas orientadas a la Amazonía (Young y León 2001). Las porciones tropical y subtropical de Bolivia se caracterizan por una planicie elevada, el Altiplano, a unos 4000 m de altura, con una topografía escarpada hacia el este hasta las tierras bajas de la Amazonía y valles intermontanos que se extienden hacia el sur hasta los bosques del Chaco (Navarro y Maldonado 2002).

La circulación del aire en los Andes tropicales está influenciada por la interacción de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) con los controles locales del clima debidos al enfriamiento adiabático de bolsas de aire ascendentes y a la inversión de los vientos causados por los cambios diurnos de temperatura (Hastenrath 1982; Barry y Seimon 2000; Garreaud y Aceituno 2007). Los vientos alisios (vientos tropicales del este) tienden a llevar masas de aire húmedo al piedemonte de los Andes orientales durante gran parte del año. Los valles profundos pueden presentar todas las variantes del clima debido a las diferencias altitudinales y a los efectos de la sombra de lluvia (Kessler *et al*. 2001; Killeen *et al*. 2007). Los ritmos de precipitación ligeramente estacionales del ecuador se vuelven cada vez más estacionales a latitudes mayores en el sur (Espinoza *et al*. 2009), con una fuerte estación seca al sur de Perú y Bolivia amplificada, formando un sistema de circulación monzónico (Gan *et al*. 2004).

Una característica de los Andes tropicales es la variabilidad espacial y temporal de la precipitación. En los Andes occidentales de Colombia y el norte de Ecuador se encuentra el Chocó, región conocida por sus más de diez metros de precipitación anual y especialmente por su elevada biodiversidad (Gentry 1995). El sur de Ecuador y el norte de Perú, a su vez, son las áreas andinas con los mayores cambios subdecenales en la precipitación provocados por El Niño-Oscilación de Sur (ENOS) (véase Martínez *et al*., Capítulo 6). La oscilación de la presión atmosférica y las lluvias intensas en los años de El Niño son características de la fase cálida de ENOS, provocadas por los incrementos de la temperatura superficial del mar en la porción tropical del océano Pacífico, que a su vez están teleconectados con la circulación del aire alterada a nivel mundial (Caviedes 2001). Estos años esporádicos con temperaturas oceánicas relativamente cálidas ocasionan lluvias en el noroeste de América del Sur, cuyo ambiente de otra manera sería seco, aproximadamente cada tres a siete años. Las poblaciones y distribuciones de las especies fluctúan en respuesta a ello (Caviedes 2007), al igual que el balance de masa glacial (Vuille *et al*. 2008). En los Andes existe una variabilidad climática adicional a escalas de tiempo decenales, centenarias y milenarias (Ekdahl *et al.* 2008).

Los Andes tropicales abarcan las cabeceras de algunos de los principales sistemas fluviales del mundo, así como importantes ambientes lénticos. Las fuertes lluvias en el Chocó causan escorrentías

fluviales que fluyen hacia la porción tropical del Pacífico o hacia el Caribe, mientras que los Andes orientales drenan hacia los ríos Amazonas y Orinoco (Dunne y Merters 2007). Gran parte de la estacionalidad, la química y los flujos ecosistémicos de los afluentes del Amazonas son generados en última instancia por la precipitación y la erosión de los Andes (McClain y Naiman 2008): por tanto, la biodiversidad amazónica es en parte el resultado de los procesos del sistema terrestre andino. El Altiplano del sur de Perú y oeste de Bolivia presenta el mayor lago de altura del mundo, el Titicaca, célebre por su biodiversidad de agua dulce única, aislada y amenazada (Villwock 1986; Rodríguez 2001). Desde las altitudes intermedias hasta las grandes alturas de los Andes tropicales existen lagos dispersos, muchos de ellos formados por depresiones creadas por glaciares de montaña y rellenadas por escorrentías y aguas subterráneas.

Por encima de los 5300 m existe con frecuencia hielo permanente en forma de glaciares de montaña y capas de hielo, aunque las grandes masas de hielo envían sus lóbulos inferiores al menos hasta los 4600 m y las zonas altoandinas del sur de Perú y Bolivia pueden ser demasiado secas para que los glaciares perduren (Clapperton 1993; Smith *et al.* 2005). Durante el Cuaternario, los ciclos globales de Milankovitch de la radiación solar causaron varios ciclos glaciales-interglaciales repetitivos de unos 100 000 años de duración (Alverson *et al.* 2003) y los glaciares se han extendido aún más hacia abajo en algunos momentos del pasado (Smith *et al*. 2008). El Holoceno marca el principio de la actual era interglacial, desarrollándose muchos sustratos de altura desde ese momento. Existe evidencia de que la mitad del Holoceno fue por lo general cálida y seca (Abott *et al.* 1997) y de una atípica tendencia reciente al calentamiento (Thomson *et al*. 2006), generada por un aumento de los gases de efecto invernadero causado por el ser humano (Houghton *et al.* 2001).

Muchos paisajes andinos por encima de los 3000 m se han visto afectados de forma directa por los glaciares en algún momento del Cuaternario, o si no, por la fusión de los glaciares o por procesos geomórficos periglaciares de forma indirecta (Young 1989; Clapperton 1993). Como resultado, los paisajes andinos son complejos, con relieves derivados de regímenes geomórficos operativos bajo condiciones climáticas anteriores. Los glaciares del Pleistoceno cavaron valles en forma de U en los altos Andes. En ambientes menos elevados y más secos, los valles tienen con frecuencia forma de V, con laderas escarpadas mantenidas por los movimientos de masas y las dinámicas fluviales (Thrauth *et al.* 2000; Wicke *et al.* 2003).

Las rocas erosionadas forman la porción mineral de los suelos andinos. Sus características edáficas son en última instancia moldeadas por aportes orgánicos y traslocación de minerales debidas a los desplazamientos del suelo y el agua, con una importante serie de controles asociados a los respectivos regímenes de temperatura y humedad (Birkeland 1999; Buol 2007). Los mapas geológicos de rocas madre aportan algunos indicios de la probable heterogeneidad espacial de los suelos en determinadas zonas de los Andes. Existen catenas de suelos, cambios en los tipos de suelo desde los suelos más profundos y frecuentemente más orgánicos del fondo de los valles hasta los suelos superficiales y más gruesos de las pendientes pronunciadas (ej., Miller y Birkeland 1992). Algunos suelos derivados de cenizas volcánicas son relativamente fértiles, como los que

tienen mucho loess glacial o piedra caliza. En general, las plantas se ven limitadas por los suelos en los que crecen, lo que da lugar a diferentes tipos de vegetación, junto con los cambios impuestos por la altura, orientación y ángulo de la pendiente. Parte de la diversidad vegetal de los Andes proviene sin duda de la diversidad edáfica y microclimática. En Colombia, los botánicos han diferenciado varias docenas de tipos de vegetación basándose en los nombres de las especies vegetales dominantes a nivel local (Rangel *et al*. 1997) y existen estudios que han empezado a clasificar esta gran diversidad de vegetación en otros países andinos (Luteyn y Churchill 2000; Kappelle y Brown 2001; Navarro y Maldonado 2002).

El cambio climático en los Andes tropicales actúa sobre estos sistemas de la superficie terrestre, alterando las condiciones atmosféricas y cambiando los tipos de retroalimentación entre los procesos edáficos, geomórficos, erosivos y biológicos.

Transiciones ecológicas

El cambio altitudinal está asociado con las diferencias más drásticas en la composición de las especies y la estructura de los ecosistemas de los Andes tropicales. Sin embargo, los gradientes altitudinales son complejos porque existen muchos potenciales factores de control que varían y covarían con la altitud. La temperatura promedio disminuye con la altitud, pero el rango diario relativo puede aumentar. Otros factores varían de forma no lineal y con umbrales, por ejemplo las heladas, que se convierten en una limitación importante solo por encima de las alturas intermedias y grandes alturas. Sin embargo, otros factores pueden cambiar de forma lineal con la altura, pero verse drásticamente afectados por las particularidades locales. Un ejemplo es la orientación de la ladera, que controla el número de horas de exposición a la radiación solar (ej., Kessler *et al.* 2007); el ángulo de la ladera afecta no sólo a la radiación solar, sino también a la estabilidad y profundidad del suelo. Entender la relación entre la biodiversidad y la altura requiere: 1) un muestreo que estratifique la variación topográfica y edáfica, y 2) reconocer que la altura opera como un gradiente ambiental complejo.

Los ecotonos son tanto fronteras ecológicas como zonas de transición ecológica (Crawford 2008). Su identificación es útil para mapear unidades de cobertura vegetal y para detectar los cambios temporales en dichas unidades (ej., Kintz *et al.* 2006). También son zonas donde existe una mayor probabilidad de identificar respuestas al cambio climático (véase Hole *et al*., Capítulo 2), por ejemplo la creciente invasión de plantas leñosas dentro de distintos tipos de vegetación herbácea. Existen dos clases de ecotonos forestales-no forestales que son de particular interés en los Andes tropicales: 1) un límite altitudinal superior tanto para cualquier forma de vida arbórea (línea de árboles) como para el propio bosque (límite forestal), y 2) límites altitudinales inferiores de los árboles y bosques a unos 2000 m en las laderas áridas del oeste de Perú, o aquellos observados en muchos valles andinos intermontanos que están cubiertos de matorrales o campos cultivados a menores alturas (Young *et al*. 2007).

La línea de árboles superior delimita la vegetación herbácea del páramo en el norte y de la puna en el sur, aunque existen pequeños bosques de *Buddleia*, *Gynoxys* y *Polylepis* que pueden situarse casi hasta el nivel del hielo permanente (ej., Vélez *et al*. 2008; Kessler *et al.* 2001). Los bosques andinos se encuentran con frecuencia en fuertes pendientes, así que se ven afectados por movimientos de masas y desplazamientos del suelo (Young y León 1990; Stern 1995; Restrepo *et al.* 2009). Los fragmentos de bosques andinos aislados por la topografía, el clima o el uso del suelo pueden ser especialmente importantes para algunos tipos de biodiversidad amenazada; algunos estudios recientes son los de Köster *et al.* (2009) en plantas epífitas, Lloyd y Marsden (2008) y Mordecai *et al.* (2009) en aves, y Muriel y Kattan (2009) en mariposas.

Una importante fuente de futuro dinamismo serían los desplazamientos de esos ecotonos, con la expectativa de que muchos lugares más cálidos o húmedos probablemente pasarían a estar dominados por arbustos o árboles, pero el fuego o el pastoreo de ganado pueden complicar tales procesos de desplazamiento de la vegetación. Los sustratos recientemente expuestos a 5300 m, anteriormente cubiertos por hielo glacial, albergan ahora una sucesión primaria de herbáceas, líquenes, musgos y algas (Schmidt *et al*. 2008; Buffen *et al.* 2009). Ladera abajo, se forman extensos humedades andinos conforme la intensificación de la fusión glaciar produce incrementos temporales de los flujos de agua superficiales y subterráneos (Seimon *et al.* 2007).

Estas transiciones ecológicas, desde los desplazamientos espaciales de los ecotonos hasta los cambios en la sucesión posteriores a la perturbación, están acompañados de alteraciones en las comunidades asociadas de animales, hongos y microbios. La mayor parte de las plantas de los Andes tropicales presentan mutualismos micorrícicos, y la mayoría es polinizada por insectos o aves y sus semillas son dispersadas por aves o murciélagos (Young *et al.* 2002). Como resultado, los cambios en la vegetación debidos a los desplazamientos de las limitaciones biofísicas, probablemente causen alteraciones en otros niveles tróficos (véase también Aguirre *et al*., Capítulo 4). Los acoplamientos vegetación-suelo-animales pueden utilizarse así para caracterizar los ecosistemas dinámicos en que se encuentran. Esto seguirá siendo una necesidad fundamental de la investigación, al igual que los sistemas acoplados equivalentes en los ambientes acuáticos (ej., Buisson *et al*. 2008).

Sistemas Naturales-Humanos Acoplados

Parte del dinamismo de los Andes se debe a la acción ejercida por el ser humano durante milenios (Niemann y Behling 2009). Dependiendo de la ubicación, las personas han estado cultivando o si no alterando los paisajes andinos durante cinco a diez milenios (Denevan, 2001; Dillehay *et al*. 2007; véase también Suárez *et al*., Capítulo 9). Así, los paisajes rurales deshabitados de los Andes albergan con frecuencia la biota nativa más resistente a las actividades de uso del suelo, o la que se ve más beneficiada por los hábitats relativamente abiertos situados entre los campos agrícolas, pastizales y matorrales, que son tipos dominantes de cobertura (Young 1998, 2009). Los futuros cambios en las distribuciones de las especies se verán limitados por los cambios en los patrones de uso del suelo.

Las comunidades bióticas se alterarán conforme las especies se desplacen de forma individual a lo largo de los gradientes ambientales (Davis y Shaw 2001). Los seres humanos seguirán utilizando muchos paisajes andinos para el cultivo, el pastoreo y la recreación, alterando aún más la abundancia y presencia de las especies (ej., Postigo *et al*. 2008) y los regímenes hidrológicos (Buytaert *et al.* 2006). Probablemente aparecerán nuevos tipos de vegetación y algunos ecosistemas que no tienen equivalentes en la actualidad (Williams *et al.* 2007). El cambio será en gran parte gradual y progresivo, pero por momentos rápido e impredecible cuando se traspasen los umbrales (Alley *et al*. 2003).

Estos pronósticos tienen importantes consecuencias en la conservación de la biodiversidad (Bush 2004; Darling y Côte 2008; Fitzpatrick y Hargrove 2009; véase también Hole *et al*., Capítulo 2) y también son importantes para la planificación de un desarrollo económico que incluya metas de sostenibilidad. Muchos residentes rurales andinos dependen del acceso a la tierra, el agua y las especies útiles (ej., Thomas *et al*. 2009). Algunos riesgos naturales se incrementarán, como la pérdida catastrófica de los lagos formados por las morrenas glaciares (Kaser y Osmaston 2002; Carey 2005; Vilimek *et al.* 2005). Todas las ciudades del oeste de América del Sur dependen en mayor o menor medida del agua que se origina en los altos Andes, de la electricidad generada con energía hídrica y de los alimentos producidos por sus compatriotas rurales (Bradley *et al*. 2006). Las respuestas humanas al cambio climático están en última instancia conectadas tanto al cambio físico como a las respuestas socioeconómicas. Pueden verse afectadas por la limitada capacidad actual para pronosticar futuros regímenes de temperatura y precipitación (Urrutia y Vuille 2009) o los impactos en los recursos hídricos de ciertas zonas de los Andes (Buytaert *et al.* 2009).

Repercusiones en la Conservación de la Biodiversidad

Debido a que las metas y el bienestar humanos son los principales impulsores de la transformación de los paisajes andinos, es esencial conectar las ciencias sociales, del comportamiento y económicas con el estudio del dinamismo de los paisajes. Entender que los impactos del cambio climático estarán con frecuencia mediados por sistemas naturales-humanos acoplados constituye un medio para hacer pronósticos más matizados. La geografía de los Andes tropicales debe entenderse en términos de su marco geológico, sus conexiones atmosféricas con los procesos de superficie y sus historias humanas.

Teniendo en cuenta que cada zona de los Andes es diferente en cuanto a topografía, microclima, suelos y biota, ¿se necesitarán planes detallados de conservación para que sean igualmente específicos de cada lugar? ¿Debe estudiarse, protegerse y manejarse cada especie de importancia? Éstas y otras preguntas sentarán las bases para una serie de estudios comparativos en los Andes tropicales (Young y Lipton 2006). Para hacer generalizaciones sólidas también puede ser necesario establecer comparaciones con otros lugares del mundo sometidos a rápidos cambios, por ejemplo en las latitudes altas de América del Norte y Eurasia (Moritz *et al*. 2002; Tape *et al*. 2006) y otras montañas de gran altura (Foster 2001; Colwell *et al*. 2008; Willis *et al*. 2009). Los lugares incluidos

en los sistemas nacionales de áreas protegidas pueden necesitar reevaluaciones a medida que los cambios ambientales se sucedan (Kattan *et al*. 2006; Hole *et al*. 2009).

Las distribuciones de las especies y las abundancias a nivel local cambiarán (ej., Ron *et al*. 2003). En algunos casos, también se incrementarán las plagas y enfermedades (ej., Seimon *et al.* 2007; Sánchez *et al*. 2008). Las grandes fluctuaciones de temperatura y humedad han caracterizado a los Andes durante milenios a lo largo y ancho de las cordilleras, y han dado forma a la biodiversidad nativa. La casi ubicuidad del uso humano del suelo en los Andes tropicales ha actuado como un filtro para algunas de las especies más sensibles y ha modificado los ecosistemas frágiles (Young 2009). El cambio climático que se producirá durante las próximas décadas actuará sobre las especies adaptadas a los Andes, pero se verá limitado por las acciones humanas.

Literatura Citada

Abbott, M., G. O. Seltzer, K. R. Kelts y J. Southton. 1997. Holocene paleohydrology of the tropical Andes from lake records. *Quaternary Research* 47:70-80.

Aleixo, A. y D. de Fátima Rossetti. 2007. Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography. *Journal of Ornithology* 148(Suppl. 2):S443-S453.

Alley, R. B., J. Marotzke, W. D. Nordhaus, J. T. Overpeck, D. M. Peteet, R. A. Pielke Jr., R. T. Pierrehumbert, P. B. Rhines, T. F. Stocker, L. D. Talley y J. M. Wallace. 2003. Abrupt climate change. *Science* 299:2005-2010.

Alverson, K. D., R. S. Bradley y T. F. Pederson. 2003. *Paleoclimate, global change and the future*. Berlin: Springer.

Antonelli, A., J. A. A. Nylander, C. Persson y I. Sanmartín. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 106:9749-9754.

Asner, G. P., A. J. Elmore, L. P. Olander, R. E. Martin y A. T. Harris. 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources* 29:261-299.

Barry, R. G. y A. Seimon. 2000. Research for mountain area development: climatic fluctuations in the mountains of the Americas and their significance. *Ambio* 29:364-370.

Birkeland, P. W. 1999. *Soils and geomorphology*. New York: Oxford University Press.

Bradley, R. S., M. Vuille, H. F. Díaz y W. Vergara. 2006. Climate change: threats to water supplies in the tropical Andes. *Science* 312:1755-1756.

Buffen, A. M., L. G. Thompson, E. Mosley-Thompson y K. I. Huh. 2009. Recently exposed vegetation reveals Holocene changes in the extent of the Quelccaya Ice Cap, Peru. *Quaternary Research* 72:157-163.

Buisson, L., W. Thuiller, S. Lek, P. Lim y G. Grenouillet. 2008. Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology* 14:2232-2248.

Buol, S. W. 2007. Soils. Pp. 101-111 en *The physical geography of South America*, editado por T. T. Veblen, K. R. Young y A. R. Orme. Oxford: Oxford University Press.

Bush, M. B. 2004. Distributional change and conservation on the Andean flank: a paleoecological perspective. *Global Ecology and Biogeography* 11:463-473.

Buytaert, W., R. Célleri, B. De Bièvre, F. Cisneros, G. Wyseure, J. Deckers y R. Hofstede. 2006. Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews* 79:53-72.

Buytaert, W., R. Célleri y L. Timbe. 2009. Predicting climate change impacts on water resources in the tropical Andes: effects of GCM uncertainty. *Geophysical Research Letters* 36:L07406.

Carey, M. 2005. Living and dying with glaciers: people's historical vulnerability to avalanches and outburst floods in Peru. *Global Planetary Change* 47:122-134.

Caviedes, C. N. 2001. *El Niño in history: storming through the ages*. Gainesville: University Press of Florida.

Caviedes, C. N. 2007. Impacts of El Niño-Southern Oscillation on natural and human systems. Pp. 305-321 en *The physical geography of South America*, editado por T. T. Veblen, K. R. Young y A. R. Orme. Oxford: Oxford University Press.

Clapperton, C. 1993. *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Amsterdam: Elsevier – Academic Press.

Colwell, R. K., G. Brehm, C. L. Cardelús, A. C. Gilman y J. T. Longino. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.

Crawford, R. M. M. 2008. *Plants at the margin: ecological limits and climate change*. Cambridge: Cambridge University Press.

Darling, E. S. y I. M. Côte. 2008. Quantifying the evidence for ecological synergies. *Ecology Letters* 11:1278-1286.

Davis, M. B. y R. G. Shaw. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292:673-679

Denevan, W. M. 2001. *Cultivated landscapes of native Amazonia and the Andes*. New York: Oxford University Press.

Dillehay, T. D., J. Rossen, T. C. Andres y D. E. Williams. 2007. Preceramic adoption of peanut, squash, and cotton in northern Peru. *Science* 316:1890-1893.

Dunne, T. y L. A. K. Mertes. 2007. Rivers. Pp. 76-90 en *The physical geography of South America*, editado por T. T. Veblen, K. R. Young y A. R. Orme. Oxford: Oxford University Press.

Ekdahl, E. J., S. C. Fritz, P. A. Baker, C. A. Rigsby y K. Coley. 2008. Holocene multidecadalto millennial-scale hydrologic variability on the South American Altiplano. *The Holocene* 18:867-876.

Espinoza Villar, J. C., J. Ronchail, J. L. Guyot, G. Cochonneau, F. Naziano, W. Lavado, E. De Oliveira, R. Pombosa y P. Vauchel. 2009. Spatio-temporal rainfall variability in the Amazon basin countries (Brazil, Peru, Bolivia, Colombia, and Ecuador). *International Journal of Climatology* 29:1574-1594.

Fitzpatrick, M. C. y W. W. Hargrove. 2009. The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation* 18:2255-2261.

Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Review* 55:73-106.

Gan, M. A., V. E. Kousky y C. F. Ropelewski. 2004. The South American monsoon circulation and its relationship to rainfall over west-central Brazil. *Journal of Climate* 17:47-66.

Garreaud, R. D. y P. Aceituno. 2007. Atmospheric circulation and climatic variability. Pp. 45-59 en *The physical geography of South America*, editado por T. T. Veblen, K. R. Young y A. R. Orme. Oxford: Oxford University Press.

Garzione, C. N., G. D. Hoke, J. C. Libarkin, S. Withers, B. MacFadden, J. Eiler, P. Ghosh y A. Mulch. 2008. Rise of the Andes. *Science* 320:1304-1307.

Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. Pp. 103-126 en *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, editado por S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn. New York: New York Botanical Garden.

Gordon, I. J. y H. H. T. Prins (eds.). 2008. *The ecology of browsing and grazing*. Berlin: Springer.

Gregory-Wodzicki, K. M. 2000. Uplift history of the central and northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin* 112:1091-1105.

Hastenrath, S. 1982. *Climate dynamics of the tropics*. New York: Kluwer.

Hole, D. G., S. G. Willis, D. J. Pain, L. D. Fishpool, S. H. M. Butchart, Y. C. Collingham, C. Rahbek y B. Huntley. 2009. Projected impacts of climate change on a continent-wide protected area network. *Ecology Letters* 12:420-431.

Houghton, T., Y. Ding, D. J. Griggs, M. Noguer, P. J. van der Linden y D. Xiaosu (eds.). 2001. *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge: Cambridge University Press.

Hughes, C. y R. Eastwood. 2006. Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 103:10334-10339.

Jetz, W., D. S. Wilcove y A. P. Dobson. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology* 5:1211-1219.

Jørgensen, P. M. y S. León-Yañez (eds.). 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 75. 1188 pp.

Kappelle, M. y A. D. Brown (eds.). 2001. *Bosques nublados del Neotrópico*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: INBio.

Kaser, G. y H. Osmaston. 2002. *Tropical glaciers*. Cambridge: Cambridge University Press.

Kattan, G. H., P. Franco, C. A. Saavedra-Rodríguez, C. Valderrama, V. Rojas, D. Osorio y J. Martínez. 2006. Spatial components of bird diversity in the Andes of Colombia: Implications for designing a regional reserve system. *Conservation Biology* 20:1203- 1211.

Kessler, M., J. Böhner y J. Kluge. 2007. Modelling tree height to assess climatic conditions at tree lines in the Bolivian Andes. *Ecological Modelling* 207:223-233.

Kessler, M., S. K. Herzog, J. Fjeldså y K. Bach. 2001. Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distribution* 7:61-77.

Killeen, T. J., M. Douglas, T. Consiglio, P. M. Jørgensen y J. Mejía. 2007. Dry spots and wet spots in the Andean hotspot. *Journal of Biogeography* 34:1357-1373.

Kintz, D. B., K. R. Young y K. A. Crews-Meyer. 2006. Implications of land use/land cover change in the buffer zone of a national park in the tropical Andes. *Environmental Management* 38:238-252.

Köster, N., K. Friedrich, J. Nieder y W. Barthlott. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* 23:911-919.

Liu, J., T. Dietz, S. R. Carpenter, M. Alberti, C. Folke, E. Moran, A. N. Pell, P. Deadman, T. Kratz, J. Lubchenco, E. Ostrom, Z. Ouyang, W. Provencher, C. L. Redman, S. H. Schneider y W. W. Taylor. 2007. Complexity of coupled human and natural systems. *Science* 317:1513-1516.

Lloyd, H. y S. J. Marsden. 2008. Bird community variation across *Polylepis* woodland fragments and matrix habitats: implications for biodiversity conservation within a high Andean landscape. *Biodiversity and Conservation* 17:2645-2660.

Luteyn, J. L. 2002. Diversity, adaptation, and endemism in Neotropical Ericaceae: biogeographical patterns in the Vaccinieae. *Botanical Review* 68:55-99.

Luteyn, J. L. y S. P. Churchill. 2000. Vegetation of the tropical Andes: an overview. Pp. 281-310 en *Imperfect balance: landscape transformations in the Precolumbian Americas*, editado por D. L. Lentz. New York: Columbia University Press.

McClain, M. E. y R. J. Naiman. 2008. Andean influences on the biogeochemistry and ecology of the Amazon River. *BioScience* 58:325-338.

Meade, B. J. y C. P. Conrad. 2008. Andean growth and the deceleration of South American subduction: time evolution of a coupled orogen-subduction system. *Earth and Planetary Science Letters* 275:93-101.

Miller, D. C. y P. W. Birkeland. 1992. Soil catena variation along an alpine climatic transect, northern Peruvian Andes. *Geoderma* 55:211-223.

Mordecai, R. S., R. J. Cooper y R. Justicia. 2009. A threshold response to habitat disturbance by forest birds in the Chocó Andean corridor, northwest Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 18:2421-2431.

Moritz, R. E., C. M. Bitz y E. J. Steig. 2002. Dynamics of recent climate change in the Arctic. *Science* 297:1497-1502.

Muriel, S. B. y G. H. Kattan. 2009. Effects of patch size and type of coffee matrix on ithomiine butterfly diversity and dispersal in cloud-forest fragments. *Conservation Biology* 23:948-956.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. da Fonseca, A. B. Gustavo y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.

Navarro, G. y M. Maldonado. 2002. *Geografía ecológica de Bolivia: vegetación y ambientes acuáticos*. Cochabamba: Editorial Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño.

Niemann, H. y H. Behling. 2009. Late Pleistocene and Holocene environmental change inferred from the Cocha Caranga sediment and soil records in the southeastern Ecuadorian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 276:1-14.

Orme, A. R. 2007. The tectonic framework of South America. Pp. 3-22 en *The physical geography of South America*, editado por T. T. Veblen, K. R. Young y A. R. Orme. Oxford: Oxford University Press.

Pennington, T. R., M. Lavin, D. E. Prado, C. A. Pendry, S. K. Pell y C. A. Butterworth. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 359:515-537.

Pennington, T. R., D. E. Prado y C. A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27:261-273.

Postigo, J., K. R. Young y K. A. Crews. 2008. Change and continuity in a pastoralist community in the high Peruvian Andes. *Human Ecology* 36:535-551.

Rahbek, C. y G. R. Graves. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Science of the Umited States of America* 98:4534-4539.

Rangel, J. O., P. D. Lowry y M. Aguilar (eds.). 1997. *Colombia diversidad biótica II: tipos de vegetación en Colombia*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Restrepo, C., L. R. Walker, A. B. Shiels, R. Bussmann, L. Claessens, S. Fisch, P. Lozano, G. Negi, L. Paolini, G. Poveda, C. Ramos-Scharrón, M. Richter y E. Velázquez. 2009. Landsliding and its multiscale influence on mountainscapes. *BioScience* 59:685-698.

Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15.

Rodríguez, J. P. 2001. Exotic species introductions into South America: an underestimated threat? *Biodiversity and Conservation* 10:1983-1996.

Ron, S. R., W. E. Duellman, L. A. Coloma y M. R. Bustamente. 2003. Population decline of the Jambato toad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador. *Journal of Herpetology* 37:116-126.

Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.

Sánchez, D., A. Chacón-Ortiz, F. León, B. A. Han y M. Lampo. 2008. Widespread occurrence of an emerging pathogen in amphibian communities of the Venezuelan Andes. *Biological Conservation* 141:2898-2905.

Schmidt, S. K., S. C. Reed, D. R. Nemergut, A. S. Grandy, C. C. Cleveland, M N. Weintraub, A. W. Hill, E. K. Costello, A. F. Meyer, J. C. Neff y A. M. Martin. 2008. The earliest stages of ecosystem succession in high-elevation (5000 metres above sea level), recently deglaciated soils. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 275:2793-2802.

Seimon, T. A., A. Seimon, P. Daszak, S. R. P. Halloy, L. M. Schloegel, C. A. Aguilar, P. Sowell, A. D. Hyatt, B. Konecky y J. E. Simmons. 2007. Upward range extension of Andean anurans and chytridiomycosis to extreme elevations in response to tropical deglaciation. *Global Change Biology* 13:288-299.

Sierra, R. 2006. A transnational perspective on national protected areas and ecoregions in the tropical Andean countries. Pp. 212-228 en *Globalization and new geographies of conservation*, editado por K. S. Zimmerer. Chicago: University of Chicago Press.

Smith, J. A., B. G. Mark y D. T. Rodbell. 2008. The timing and magnitude of mountain glaciations in the tropical Andes. *Journal of Quaternary Science* 23:609-634.

Smith, J. A., G. O. Seltzer, D. T. Rodbell y A. G. Klein. 2005. Regional synthesis of Last Glacial Maximum snowlines in the tropical Andes, South America. *Quaternary International* 138-139:145-167.

Stern, M. J. 1995. Vegetation recovery on earthquake-triggered landslide sites in the Ecuadorian Andes. Pp. 207-220 en *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, editado por S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn. New York: New York Botanical Garden.

Swinton, S. M. y R. Quiroz. 2003. Is poverty to blame for soil, pasture, and forest degradation in Peru's Altiplano*? World Development* 31:1903-1919.

Taboada, A., L. A. Rivera, A. Fuenzalida, A. Cistenas, H. Philip, H. Bijwaard, J. Olaya y C. Rivera. 2000. Geodynamics of the northern Andes: subductions and intracontinental deformations (Colombia). *Tectonics* 19:787-813.

Tape, K., M. Sturm y C. Racine. 2006. The evidence for shrub expansion in northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology* 12:868-702.

Taylor, D. W. 1991. Paleobiogeographic relationships of Andean angiosperms of Cretaceous to Pliocene age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 88:69-84.

Thomas, E., I. Vandebroek, P. Van Damme, P. Goetghebeur, D. Douterlungne, S. Sanca y S. Arrazola. 2009. The relation between accessibility, diversity and indigenous valuation of vegetation in the Bolivian Andes. *Journal of Arid Environments* 73:854-861.

Thompson, L. G., E. Mosley-Thompson, H. Brecher, M. Davis, B. León, D. Les, P.-N. Lin, T. Mashiotta y K. Mountain. 2006. Abrupt tropical climate change: past and present. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 103:10536-10543.

Trauth, M. H., R. A. Alonso, K. R. Haselton, R. L. Hermanns y M. R. Strecker. 2000. Climate change and mass movements in the NW Argentine Andes. *Earth and Planetary Science Letters* 179:243-256.

Urrutia, R. y M. Vuille. 2009. Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of Geophysical Research* 114:D02108.

Veblen, T. T., K. R. Young y A. R. Orme (eds.). 2007. *The physical geography of South America*. Oxford: Oxford University Press.

Vélez, V., J. Cavelier y B. Devia. 1998. Ecological traits of the tropical treeline species *Polylepis quadrijuga* (Rosaceae) in the Andes of Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 14:771-787.

Vilimek, V., M. L. Zapata, J. Klimeš, Z. Patzelt y N. Santillán. 2005. Influence of glacial retreat on natural hazards of the Palcacocha Lake area, Peru. *Landslides* 2:107-115.

Villwock, W. 1986. Speciation and adaptive radiation in Andean *Orestias* fishes. Pp. 387-403 en *High-altitude tropical biogeography*, editado por F. Vuilleumier y M. Monasterio. New York: Oxford University Press.

Vuille, M., G. Kaser y I. Juen. 2008. Glacier mass balance variability in the Cordillera Blanca, Peru, and its relationship with climate and the large-scale circulation. *Global and Planetary Change* 62:14-28.

Weigend, M., A. Cano y E. F. Rodríguez. 2005. New species and new records of the flora in Amotape-Huancabamba zone: endemics and biogeographic limits. *Revista Peruana de Biología* 12:249-274.

Wilcke, W., H. Valladarez, R. Stoyan, S. Yasin, C. Valarezo y W. Zech. 2003. Soil properties on a chronosequence of landslides in montane rain forest, Ecuador. *Catena* 53:79-95.

Williams, J. W., S. T. Jackson y J. E. Kutzbach. 2007. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 104:5738-5742.

Willis, S. G., D. G. Hole, Y. C. Collingham, G. Hilton, C. Rahbek y B. Huntley. 2009. Assessing the impacts of future climate change on protected area networks: a method to simulate individual species' responses. *Environmental Management* 43:836-845.

Young, B. E. (ed.). 2007. *Distribución de las especies endémicas en la vertiente oriental de los Andes de Perú y Bolivia*. Arlington VA: NatureServe.

Young, B. E., I. Franke, P. A. Hernández, S. K. Herzog, L. Paniagua, C. Tovar y T. Valqui. 2009. Using spatial models to predict areas of endemism and gaps in the protection of Andean slope birds. *Auk* 126:554-565.

Young, K. R. 1989. The tropical Andes as a morphoclimatic zone. *Progress in Physical Geography* 13:13-22.

Young, K. R. 1998. Deforestation in landscapes with humid forests in the central Andes: patterns and processes. Pp. 75-99 en *Nature's geography: new lessons for conservation in developing countries*, editado por K. S. Zimmerer y K. R. Young. Madison: University of Wisconsin Press.

Young, K. R. 2009. Andean land use and biodiversity: humanized landscapes in a time of change. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96:492-507.

Young, K. R. y B. León. 2001. Perú. Pp. 549-580 en *Bosques nublados del Neotrópico*, editado por M. Kappelle y A. D. Brown. Heredia, Costa Rica: INBio.

Young, K. R. y B. León. 1990. Curvature of woody plants on the slopes of a timberline montane forest in Peru. *Physical Geography* 11:66-74.

Young, K. R., B. León, P. M. Jørgensen y C. Ulloa Ulloa. 2007. Tropical and subtropical landscapes of the Andes Mountains. Pp. 200-216 en *The physical geography of South America*, editado por T. T. Veblen, K. R. Young y A. R. Orme. Oxford: Oxford University Press.

Young, K. R. y J. K. Lipton. 2006. Adaptive governance and climate change in the tropical highlands of western South America. *Climatic Change* 78:63-102.

Young, K. R. y L. O. Rodríguez. 2006. Development of Peru's national protected area system: historical continuity in conservation goals. Pp. 229-254 en *Globalization and new geographies of conservation*, editado por K. S. Zimmerer. Chicago: University of Chicago Press.

Young, K. R., C. Ulloa Ulloa, J. L. Luteyn y S. Knapp. 2002. Plant evolution and endemism in Andean South America: An introduction. *Botanical Review* 68:4-21.

Cambios en el Uso del Suelo y sus Sinergias con el Cambio Climático

César Freddy Suárez, Luis Germán Naranjo, Juan Carlos Espinosa y Javier Sabogal

Los Andes tropicales han sido un centro de desarrollo humano durante más de 10000 años y son considerados como uno de los 12 centros de origen de plantas cultivadas para alimento, medicinas e industria más importantes del mundo (Saavedra y Freese 1986). La prolongada presencia de las culturas humanas ha causado impactos variables en los paisajes y la biodiversidad de la región. Por lo tanto, para la comprensión de las actuales respuestas de los ecosistemas andinos al cambio climático se requiere una evaluación de los procesos responsables de estas transformaciones.

A raíz de la transformación y reemplazo de las culturas ancestrales por la civilización occidental, los sistemas tradicionales de uso del suelo también han cambiado, modificando los suelos, ocasionando pérdida de especies animales y vegetales y eliminando gran parte de la cobertura vegetal original (Young 2008). A pesar de la prolongada ocupación humana en los Andes tropicales, la mayoría de las alteraciones importantes de los hábitats naturales de los Andes septentrionales se han producido desde principios del siglo XX (Corrales 2001). La intensificación del uso del suelo y de los recursos naturales continúa en la actualidad, conduciendo a una mayor pérdida, fragmentación y degradación del hábitat (Palminteri y Powell 2001).

En este capítulo presentamos un resumen de las transformaciones de los ecosistemas andinos a lo largo de la historia y examinamos la importancia relativa de los diferentes procesos de cambio en el uso del suelo en la transformación actual de los ecosistemas, la biodiversidad y las posibles interacciones entre estos procesos y el cambio climático regional.

Cambios Históricos del Uso del Suelo en los Andes Tropicales

Cuando los europeos llegaron por primera vez a los Andes tropicales encontraron distintas culturas en las montañas. Barié (2003) estima que existían cerca de 243 grupos etnolingüísticos en la región andina, algunos de ellos con influencia sobre grandes regiones. Antes de la llegada de los

españoles, gran parte de los Andes estaba gobernada por dos pueblos dominantes: la cultura Muisca en los Andes septentrionales y el Imperio Inca, que se extendía desde el sur de Colombia hasta el noroeste de Argentina (Lumbreras 1999; Mann 2005). Aunque el impacto de las diferentes culturas sobre sus ambientes variaba a lo largo de la región, a excepción de las cumbres nevadas y las barreras naturales de las zonas montañosas, prácticamente todas las clases de ecosistemas presentaban algún tipo de ocupación en tiempos precolombinos (Fernández-Armesto 2002). Las actividades culturales estaban caracterizadas por la caza, la cerámica, la pesca, la agricultura a pequeña escala (quinua-*Chenopodium quinoa*, cañiwa-*Ch. Pallidicaule*, maíz y papas-*Solanum tuberosum*), y la domesticación de camélidos (llama-*Lama glama* y alpaca-*Lama pacos*) y conejillos de india (*Cavia porcellus*).

Este patrón espacial heterogéneo de uso del suelo fue drásticamente modificado durante el siglo XVI, poco después de la llegada de los europeos. Tras la fuerte reducción de la población indígena durante las primeras décadas de ocupación (Crosby 1986; Denevan 1992), la progresiva concentración de la tenencia de la tierra (Aramayo *et al*. 2004) debido a las nuevas estructuras sociales introducidas por los invasores, facilitaron la expansión del pastoreo de ganado, grandes concentraciones de asentamientos humanos en algunas áreas y la reubicación de grupos étnicos completos, con frecuencia en áreas ocupadas hasta entonces de forma dispersa (Corrales 2001). Estos procesos continuaron durante el período colonial y las primeras etapas republicanas de los países andinos, y se intensificaron a medida que las nuevas naciones comenzaron a integrarse en los mercados internacionales con la exportación de recursos naturales y la intensificación de la producción agrícola para satisfacer las necesidades de una población en crecimiento. La producción intensiva de caña de azúcar, cacao, tabaco y café y la ganadería extensiva se encontraban entre los primeros factores modificadores a gran escala de los paisajes originales de los valles interandinos y las vertientes circundantes, con gran relevancia en Colombia y Ecuador (Corrales 2001). En Bolivia, la intensificación de la minería, la introducción de ganado (bovino, equino, ovino y caprino) y nuevos cultivos, junto con las nuevas prácticas de pastoreo, causaron un desequilibrio en la ecología andina (Aramayo *et al*. 2004).

Las perturbaciones antropogénicas y la pérdida de los bosques de *Polylepis*, anteriormente dominantes en gran parte de los altos Andes centrales (>3500 m), han causado el descenso de la población de más de la mitad de las especies vegetales (Kessler 2006) y de cerca del 26% de la avifauna de los hábitats más húmedos (Fjeldså 2002), principalmente debido a los incendios y al sobrepastoreo de los hábitats (Ellenberg 1958; Kessler 2000, 2002).

Durante las primeras décadas del siglo XX, la expansión de la frontera agrícola fue responsable de importantes transformaciones en algunos paisajes andinos. Por ejemplo, la colonización de extensos sectores de los Andes colombianos generada por la expansión de los cultivos de café causaron la deforestación de vastos paisajes entre los 1000 y los 1500 m, y la introducción de pastos exóticos favoreció la expansión de la ganadería en muchas áreas (Rivera *et al*. 2007). Sólo en Colombia, casi 500 000 ha de ecosistemas naturales andinos fueron transformados sólo entre 1910 y 1925 (Corrales 2001).

Transformación del Paisaje en el Siglo XX

Los primeros progresos del comercio generados por los sistemas agrícolas de los Andes tropicales sentaron las bases para la implementación de transformaciones a gran escala de paisajes enteros durante la segunda mitad del siglo XX. La implementación de la Revolución Verde en los Andes tropicales septentrionales trajo importantes inversiones económicas que promovieron la industrialización de los sectores agrícolas. Como los monocultivos y la cría extensiva de ganado que fueron ocupando cada vez más los fértiles valles interandinos, así como los minifundistas dedicados a la agricultura de subsistencia fueron desplazados hacia los paisajes periféricos con el consiguiente reemplazo de los ecosistemas originales de montaña (Rivera *et al.* 2007). El pastoreo en las laderas de los Andes tropicales y la intensificación de los monocultivos de cebada, papa, cebolla y ajo también han afectado considerablemente a los bosques nublados y páramos de los Andes septentrionales (Corrales 2001). En los Andes tropicales australes, por otra parte, las reformas agrícolas de la década de 1980 en Bolivia han modificado la tenencia de la tierra (Morales 1991), expandiendo las tierras de cultivo y los pastizales, y causando mayor degradación (Aramayo *et al.* 2004).

A principios del siglo XX, los Andes colombianos tenían el porcentaje más alto de áreas dedicadas a usos agrícolas entre los países de los Andes tropicales, fundamentalmente cría de ganado, cultivos de papa (especialmente en las zonas de páramo) y café, plátano, caña de azúcar y flores de los valles interandinos. Aunque muchos de estos usos se han mantenido durante años, existen regiones con intensas dinámicas de uso del suelo como el corredor andino-amazónico (más arriba de las cuencas del Putumayo y el Caquetá y Macarena) y el piedemonte del Pacífico sur, debido a la deforestación iniciada por la producción de coca (Armenteras *et al.* 2006).

Según Arellano *et al*. (2000), las principales causas de la continua expansión de la frontera agrícola en Ecuador son el crecimiento demográfico, las desigualdades sociales y la intensificación de las técnicas agrícolas. Estos mismos autores analizan la relación entre los índices de pobreza y las áreas deforestadas en la provincia Carchi (cuenca de El Ángel, al norte de Ecuador) y descubrieron que las mayores tasas de deforestación coinciden con altos niveles de pobreza y de densidad de población.

En Perú, los principales cultivos andinos son la papa, el maíz, el trigo y cereales andinos como la quinua, la maca, el tarwi y la kiwicha (Torres Lozada 2004). En el sector ganadero, los bovinos, los cerdos y los camélidos sudamericanos (alpaca, llama y vicuña) son característicos de las pequeñas unidades productivas (menos de 3 ha). Estudios llevados a cabo por Bussink y Hijmans (2000) y Frías (1995) en la provincia de Cajamarca, descubrieron que la superficie plantada con tubérculos estaba disminuyendo y la de pastizales incrementándose.

En Bolivia, los estudios sobre los cambios en el uso del suelo en las Yungas y la región del Alto Beni en La Paz muestran incrementos del 30% en las tierras agrícolas y del 20% en la vegetación secundaria antropogénica durante el período 1987-2001 (Killeen *et al*. 2005). El área plantada

con quinua aumentó hasta 1990, y desde entonces esta tendencia aminoró existiendo incluso evidencias de un ligero descenso (Crespo Valdivia 2000). Como indica este mismo autor, después de la primera mitad de la década de 1980, la extensión de las tierras con sembradíos de papa (el cultivo comercial más importante para los agricultores bolivianos) también ha disminuido en el Altiplano, mientras que la producción de cacao, café, algodón y azúcar se ha incrementado.

Después de los años 80, la expansión agrícola en algunas áreas de los Andes tropicales ha disminuido debido al incremento de las importaciones agrícolas en todos los países de la región (Hervé y Ayangma 2000; Corrales 2001; Sarmiento *et al*. 2002). Sin embargo, la tasa de transformación de los ecosistemas naturales en algunas zonas no se redujo, ya que algunos sectores menos favorecidos de la población buscaron ingresos alternativos con implicaciones sobre los ecosistemas. En varios sectores de los Andes tropicales ha habido una expansión de los cultivos ilícitos, sobre todo de adormidera (opio) y coca, afectando a algunos de los ecosistemas más frágiles. Según la Oficina de las Naciones Unidas para el Control de las Drogas y la Prevención del Crimen (2008a), las plantaciones de coca se incrementaron en un 16% en 2007 en Colombia, Perú y Bolivia. Solo en Colombia, el incremento de estos cultivos causó la deforestación de 170000 ha entre 2001-2007 (Oficina de las Naciones Unidas Para el Control de las Drogas y la Prevención del Crimen 2008b).

Por otra parte, la minería podría ser una de las amenazas más severas que enfrentan actualmente los ecosistemas andinos, ya que constituye una actividad productiva en crecimiento de gran importancia para las finanzas públicas, con el correspondiente apoyo por parte de los gobiernos. Los actuales derechos de explotación de minas en Perú, Ecuador y Colombia cubren cerca del 14% de la superficie total de páramo en estos países, pero un 14% adicional de estos ecosistemas está sujeto a la minería ilegal (Guerrero 2009).

Todos estos cambios en el uso del suelo han producido pérdidas y degradación de ecosistemas en los Andes tropicales (Cuadro 9.1), con mayores secuelas por debajo de los 1000 m de altura. La conectividad entre los ecosistemas de los altos Andes y las tierras bajas ha sido severamente afectada en muchos lugares, conduciendo a múltiples amenazas para la diversidad y a la pérdida de servicios ecosistémicos. Un ejemplo de estos efectos lo mencionan Weigend *et al*. (2006) en su evaluación de la importancia económica de los servicios ecosistémicos que aportan 23 bosques relictos del noroeste de Perú.

El Cuarto Informe de Evaluación del IPCC indica que la emisión global de CO_2 procedente de la deforestación y el desarrollo agrícola constituye casi el 20% del total de las emisiones antropogénicas (IPCC 2007). En las Américas, las emisiones procedentes de la deforestación de la Amazonía representan el porcentaje más importante (DeFries 2002; Houghton 2003; Achard *et al.* 2004). Una revisión de las tendencias recientes en los países andinos revela que Ecuador tuvo la tasa más alta de deforestación durante 2000-2005 (1.7%) y Venezuela la más grande área deforestada entre 1990 y 2005 (4 313 000 ha) (Tabla 9.2, FAO 2005). Como las estadísticas de la FAO no

Cuadro 9.1. Conversión de los ecosistemas por rango altitudinal en los Andes tropicales.

Rango altitudinal	% de área transformada
<1000	34.0
1000-2000	28.4
2000-3000	23.8
>3000	11.4

Fuente: Mapa de vegetación de América del Sur. Eva; H.D *et al*. 2002

distinguen entre diferentes tipos de bosques, es arduo calcular el impacto de la deforestación en los bosques andinos. En Colombia, las estimaciones más recientes indican una tasa de deforestación de 118000 ha/año, de las cuales 56000 se encuentran en los Andes (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales 2008). Esto demuestra la importancia de preservar la actual cobertura natural para prevenir las emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) debido a la deforestación y degradación.

Cuadro 9.2. Cambios en la cobertura forestal en los países tropicales entre 1990 y 2000.

	Área			Cambio anual			
	1990	2000	2005	1990-2000		2000-2005	
	1000 ha			1000 ha/año	%	1000 ha/año	%
Bolivia	62 795	60 091	58 740	-270	-0.4	-270	-0.5
Colombia	61 439	60 963	60 728	-48	-0.1	-47	-0.1
Ecuador	13 817	11 841	10 853	-198	-1.5	-198	-1.7
Perú	70 156	69 213	68 742	-94	-0.1	-94	-0.1
Venezuela	52 026	49 151	47 713	-288	-0.6	-288	-0.6

Fuente: Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2005: Tablas Mundiales 2005; Food and Agricultural Organization - FAO.

Según el mapa de los ecosistemas de los Andes septentrionales y centrales (Josse *et al*. 2009), el 24% de la región andina es tierra antropogénicamente alterada (agricultura, vegetación degradada), siendo Colombia y Venezuela los países con el mayor porcentaje. Bolivia tiene la mayor proporción de vegetación de altura, mientras la cobertura forestal en todos los países está entre el 35 y el 41% (Cuadro 9.3). Bolivia, Ecuador y Perú emiten tres veces más CO_2 procedente de los cambios en el uso del suelo que de la quema de combustibles fósiles (Cuadro 9.4) debido a la demanda de recursos forestales y a la conversión de los bosques en tierras agrícolas y ganaderas (PNCC[1] 2003).

[1] Programa Nacional de Cambios Climáticos (Bolivia)

Cuadro 9.3. Distribución de la cobertura de uso de suelo (%) en la región andina.

Clases de cobertura de suelo	Bolivia	Colombia	Venezuela	Ecuador	Perú
Agricultura, vegetación degradada	3.26	59.05	50.98	43.23	12.60
Cobertura forestal	37.29	35.11	35.99	41.25	36.72
Arbustos, hierbas y pantanos de altura	51.10	4.38	16.66	35.35	6.38
Otra vegetación de montaña	4.12	1.16	3.83	6.10	5.13
Glaciares	0.29	0.03	0.003	3.62	0
Lagos y otros cuerpos de agua	3.93	0.37	0.25	1.08	0.07

Fuente: Adaptada por Josse *et al*. (2009).

Cuadro 9.4. Emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) en los países de los Andes tropicales.

País	Porcentaje de GEI correspondiente a CO_2^e en los países del Anexo 1	Porcentaje de GEI correspondiente a CO_2^e en todos los países	Porcentaje de CO_2 emitido por la quema de combustibles fósiles	Porcentaje de CO_2 emitido por la silvicultura y los cambios en el uso del suelo
Bolivia[a]	0.39	0.22	21.11	77.10
Colombia[b]	0.96	0.54	71.8	21.5
Ecuador[c]	0.50	0.28	28.8	69.5
Perú[d]	0.63	0.36	21	66
Venezuela[e]	1.14	0.65	76.8	14.9
Suma	**3.62**	**2.05**		

Fuente: Primera Comunicación Nacional sobre Cambio Climático. a PNCC 2003; datos hasta 2000. b Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales 2001; datos hasta 1994. c Ministerio del Ambiente de Ecuador 2000; datos hasta 1990, d CNCC[2] 2001; datos hasta 2000. e Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales 2005; datos hasta 1999. Países del Anexo 1 se refiere a los países industrializados tal como se definen en el Protocolo de Kioto.

La producción de biocombustibles se ha convertido recientemente en el mayor factor generador de cambios en el uso del suelo en los países andinos, y existen leyes y programas que promueven la mezcla del bioetanol y el biodiesel con los combustibles comerciales en Bolivia[3], Colom-

[2] Consejo Nacional de Cambio Climático

[3] Bolivia, Ley 3207 (30 de septiembre de 2005)

bia[4], Ecuador[5] y Perú[6]. Los principales combustibles energéticos que se promueven actualmente en la región incluyen la caña de azúcar, el aceite de palma y la soya. Sin embargo estos cultivos requieren unas características especiales de precipitación, temperatura, suelos, topografía, altitud y régimen hidrológico que los Andes solo pueden ofrecer en unas pocas zonas, especialmente en los valles interandinos por debajo de los 1500 m y en los terrenos llanos adyacentes a las tierras bajas. El uso del maíz, la remolacha azucarera, los desechos de café y el trigo como cultivos energéticos no han sido desarrollados masivamente en los países andinos, pero poseen potencial y posibilidades en las zonas altas de los Andes.

Todos estos usos del suelo y generadores de cambios (ganadería, minería, agricultura, tenencia de la tierra) han fragmentado y aislado los ecosistemas en la región Andina, impactando la biodiversidad y los procesos que los sustentan. Estudios en este sentido muestran la relación entre la densidad de especies y el tamaño de los fragmentos (ej. Kattan *et al*. 1994; Fernández y Sork 2007; Marsh y Pearman 2007). De igual manera, la fragmentación de los bosques andinos puede dificultar la migración natural o inducida de las especies (Bustamente y Grez 1995) y puede también afectar los microclimas (Didham y Lawton 1999).

El Futuro: Uso del Suelo, Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales

Dadas las múltiples dimensiones de la crisis ambiental contemporánea a varias escalas (MEA[7] 2005) y la urgencia de la adaptación al cambio climático, es pertinente evaluar algunas de las posibles relaciones entre los cambios en el uso del suelo, la pérdida y fragmentación del hábitat y la vulnerabilidad de la biodiversidad al cambio climático. El modelado de ecosistemas usando series temporales de variables climáticas puede ser una poderosa herramienta que revele las respuestas esperadas de la biodiversidad ante los cambios climáticos a nivel de paisaje o ecosistema (Cuesta-Camacho *et al*. 2008). El modelado espacial puede también mostrar cómo el hábitat adecuado para una determinada especie puede aumentar o disminuir a consecuencia del cambio climático (véase Graham *et al*., Capítulo 21), dado que la fragmentación de los ecosistemas no evita su desplazamiento a través de los paisajes.

Un reciente estudio llevado a cabo en la Cordillera Real Oriental de Colombia, Ecuador y Perú, reveló que los cambios climáticos podrían impactar la distribución de las zonas de vida y los tipos de vegetación: mientras diferentes tipos de arbustos y bosques secos podrían incrementarse en más de un 23-72% al 2050, los bosques húmedos montanos podrían disminuir en un 11-83% durante el mismo período (Hernández *et al*. 2010), lo cual seguramente incrementará la fragmentación de esos ecosistemas que ocupan estrechos cinturones altitudinales.

[4] Colombia, Ministerio de Minas y Energía, Resolución No. 180687 de 2003; Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Resolución No. 1289 de 2005

[5] Ministerio de Agricultura, Ganadería, Acuacultura y Pesca, Ministerio del Ambiente, Ministerio de Electricidad y Energía Renovable y Ministerio de Minas y Petróleo de Ecuador (2007), "Biocombustibles". Disponible en : www.comunidadandina.org/desarrollo/biocombustibles_ecuador.pdf

[6] Ministerio de Energía y Minas de Perú (2007), "Situación Actual y Perspectivas de los Biocombustibles en el Perú". Disponible en: www.comunidadandina.org/desarrollo/biocombustibles_peru.pdf

[7] Millennium Ecosystem Assessment

A escalas de tiempo geológico, algunas especies fueron capaces de ajustar su distribución en respuesta al cambio climático natural, huyendo literalmente de la extinción (Jablonski 2001; 2008). Sin embargo, esto podría ya no ser posible para muchas especies en un futuro cercano (Myers y Knoll 2001; Travis 2003). La actual fragmentación de los ecosistemas obstruye el movimiento, y esta fragmentación podría alterar la conectividad entre las poblaciones de cada especie, conduciendo a disminuciones y posiblemente a extinciones, modificando así la composición de la comunidad (Root *et al.* 2003). Los especialistas de hábitat, sobre todo aquellos con una capacidad de colonización relativamente pobre, son menos capaces de mantener el ritmo del cambio climático (Travis 2003), y si el clima favorable está limitado a áreas muy alteradas por el uso del suelo, esto actuaría como un cuello de botella para su supervivencia a largo plazo (Higgins 2007).

Debe tenerse en cuenta la resiliencia de la biodiversidad para sustentar los sistemas agrícolas bajo el cambio climático. La hidrología, la formación del suelo, la polinización, la dispersión de semillas y las relaciones predador-presa se ven alteradas por los procesos de conversión del suelo (Primack y Ros 2002; Van Noordwijk *et al*. 2004), y estos cambios alteran los procesos de los ecosistemas y su resiliencia ante los cambios ambientales. Esto tiene profundas repercusiones en los servicios que los seres humanos obtienen de los ecosistemas (Chapin *et al*. 2000). Puesto que estas funciones dependen de la futura deforestación y degradación, y de cuántos de los actuales bosques remanentes se mantengan en su lugar, disminuyan o incluso se expandan (Cramer *et al*. 2004), es ahora más urgente que nunca controlar los avances en la transformación de los ecosistemas naturales que quedan en la región y anticiparnos a los impactos directos en la biodiversidad y en el suministro continuado de servicios ecosistémicos.

Literatura Citada

Achard, F., H. D. Eva, P. Mayaux, H.-J. Stibig y A. Belward. 2004. Improved estimates of net carbon emissions from land cover change in the tropics for the 1990s. *Global Biogeochemical Cycle* 18:GB2008.

Aramayo, C., F. Fonturbel, S. Palomeque y R. Rocha. 2004. La región altoandina de Bolivia. En *Ecología, medio ambiente y desarrollo sostenible: algunos ejemplos prácticos*, editado por F. Fonturbel, C. Ibáñez y C. Aramayo. CD-ROM. La Paz: Editorial Publicaciones Integrales.

Arellano, P., S. Poats, M. Proaño y C. Crissman. 2000. *Pobreza rural y deterioro ambiental en la cuenca del rio El Ángel, Carchi – Ecuador.* Quito: Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina. Disponible en: http://www.condesan.org/memoria/Docspolitics.htm#Pobreza%20Rural.

Armenteras, D., G. Rudas, N. Rodríguez, S. Sua y M. Romero. 2006. Patterns and causes of deforestation in the Colombian Amazon. *Ecological Indicators* 6:353-368.

Barié, C. G. 2003. *Pueblos indígenas y derechos constitucionales en América Latina: un panorama.* Ciudad de México: Instituto Indigenista Interamericano, Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas y Editorial Abya-Yala.

Bussink, C. B. y R. J. Hijmans. 2000. Land-use change in the Cajamarca catchment, Peru, 1975-1996. Pp. 421-428 en *Enriching the portfolio: CIP's global and regional partnerships.* CIP Program Report 1999-2000. Disponible en: http://www.cipotato.org/publications/program_reports/99_00/enriching.asp.

Bustamante, R. y A. Grez. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo* 11(2):58-63.

Chapin III, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack y S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.

Corrales, E. 2001. Andes del norte: principales tendencias socioeconómicas y su relación con la biodiversidad. Appendix C en *Visión de conservación de la biodiversidad en los Andes del Norte*, editado por S. Palminteri y G. Powell. Cali, Colombia: WWF, FUDENA y Fundación Natura.

Comisión Nacional de Cambio Climático. 2001. *Comunicación nacional del Perú a la Convención de las Naciones Unidas sobre cambio climático: primera comunicación.* Lima: Consejo Nacional del Ambiente. 155 pp. Disponible en: http://unfccc.int/resource/docs/natc/pernc1.pdf.

Cramer, W., A. Bondeau, S. Schaphoff, W. Lucht, B. Smith y S. Sitch. 2004. Tropical forests and the global carbon cycle: impacts of atmospheric carbon dioxide, climate change and rate of deforestation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 359:331-343.

Crespo Valdivia, F. 2000. *Incidencia de las reformas estructurales sobre la agricultura boliviana. Serie Desarrollo Productivo 98.* Santiago de Chile: Naciones Unidas. 55 pp. Disponible en: http://www.eclac.org/publicaciones/xml/3/5753/LCL1455P.pdf.

Crosby, A. W. 1986. *Ecological imperialism: the biological expansion of Europe, 900-1900.* New York: Cambridge University Press.

Cuesta-Camacho, F., M. Peralvo y A. Ganzenmüller. 2008. Posibles efectos del calentamiento global sobre el nicho climático de algunas especies en los Andes Tropicales. Capítulor 4 en *Páramo y Cambio Climático 23 – Serie Páramo*, editado por P. Mena y G. Maldonado. Quito: Grupo de Trabajo en Páramos del Ecuador/EcoCiencia.

DeFries, R. S., R. A. Houghton, M. C. Hansen, C. B. Field, D. Skole y J. Townshend. 2002. Carbon emissions from tropical deforestation and regrowth based on satellite observations for the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:14256-14261.

Denevan, W. M. 1992. *The native population of the Americas in 1492.* Madison: University of Wisconsin Press.

Didham, R. K. y J. H. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31:17-30.

Ellenberg, H. 1958. Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus. *Umschau* 1958:645-681.

Eva, H. D., E. E. de Miranda, C. M. Di Bella, V. Gond, O. Huber, M. Sgrenzaroli, S. Jones, A. Coutinho, A. Dorado, M. Guimarães, C. Elvidge, F. Achard, A. S. Belward, E. Bartholomé, A. Baraldi, G. De Grandi, P. Vogt, S. Fritz y A. Hartley. 2002. *A vegetation map of South America.* European Commission, Joint Research Centre. Disponible en: http://www.cobveget.cnpm.embrapa.br/resulta/relat/vegetation.pdf

FAO. 2005. *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2005: tablas mundiales 2005.* Food and Agricultural Organization. Disponible en: http://www.fao.org/forestry/site/32006/sp

Fernández-Armesto, F. 2002. *Civilizaciones, la lucha del hombre por controlar la naturaleza.* Bogotá: Taurus.

Fernández-M., J. F. y V. L. Sork. 2007. Genetic variation in fragmented forest stands of the Andean Oak Quercus humboldtii Bonpl. (Fagaceae). *Biotropica* 39:72-78.

Fjeldså, J. 2002. Polylepis forests – vestiges of a vanishing ecosystem in the Andes. *Ecotropica* 8:111-123.

Frias, C. 1995. *Pobreza campesina. Sólo un problema rural? Cajamarca: economía, espacio y tecnología.* Lima: Intermediate Technology Development Group. 153 pp.

Guerrero, E. 2009. *Implicaciones de la minería en los páramos de Colombia, Ecuador y Perú.* CONDESAN – Proyecto Páramo Andino. Disponible en: http://www.infoandina.org/site.shtml?x=27822.

Hernández, O. L., C. F. Suárez y L. G. Naranjo. 2010. Análisis de vulnerabilidad al cambio climático en la Cordillera Real Oriental (Colombia, Ecuador y Perú). Pp. 65-82 en *Experiencias de adaptación al cambio climático en ecosistemas de montaña en los Andes del Norte*, editado por C. L. Franco-Vidal, A. M. Muñoz, G. I. Andrade y L. G. Naranjo. Santiago de Cali: Fundación Humedales and WWF Colombia. Disponible en: http://assets.panda.org/downloads/cambio_climatico_archivo_web_final.pdf.

Hervé, D. y S. Ayangma. 2000. Dynamique de l'occupation du sol dans une communauté agropastorale de l'altiplano bolivien. *Revue de Géographie Alpine* 88(2):69-84.

Higgins, P. A. T. 2007. Biodiversity loss under existing land use and climate change: an illustration using northern South America. *Global Ecology and Biogeography* 16:197-204.

Houghton, R. A. 2003. Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management 1850-2000. *Tellus, Series B, Chemical and Physical Meteorology* 55:378-390.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2001. *Colombia. Primera comunicación nacional ante la convención marco de las Naciones Unidas sobre cambio climático.* Bogotá: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 267 pp. Disponible en: http://unfccc.int/resource/docs/natc/colnc1.pdf.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2008. *Resumen técnico del módulo uso de la tierra, cambio en el uso de la tierra y silvicultura del inventario nacional de GEI años 2000 y 2004*. Bogotá: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 11 pp. Disponible en: http://www.cambioclimatico.gov.co/documentos/lulucf.pdf.

IPCC. 2007. Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. En *Climate change 2007: the physical science basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, editado por S. Soloman, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor y H. L. Miller. Cambridge: Cambridge University Press.

Jablonski, D. 2001. Lessons from the past: evolutionary impacts of mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98:5393-5398.

Jablonski, D. 2008. Extinction and the spatial dynamics of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(Suppl. 1):11528-11535.

Josse, C., F. Cuesta, G. Navarro, V. Barrena, E. Cabrera, E. Chacón-Moreno, W. Ferreira, M. Peralvo, J. Saito y A. Tovar. 2009a. *Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Lima: Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTAUNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM y RUMBOL SRL.

Kattan, G. H., H. Álvarez-López y M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. Conservation Biology 8:138-146.

Kessler, M. 2000. Observation on a human-induced fire event at a humid timberline in the Bolivian Andes. *Ecotropica* 6:89-93.

Kessler, M. 2002. The "Polylepis problem": where do we stand? *Ecotropica* 8:97-110.

Kessler, M. 2006. Bosques de Polylepis. Pp. 110-120 en *Botánica económica de los Andes centrales*, editado por M. Moraes R., B. Øllgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius y H. Balslev. La Paz: Universidad Mayor de San Andrés.

Killeen, T. J., T. Siles, L. Soria y L. Correa. 2005. Estratificación de vegetación y cambio de uso de suelo en los Yungas y Alto Beni de La Paz. *Ecología en Bolivia* 40(3):32-69.

Lumbreras, L. G. (ed.). 1999. *Historia de América Andina*. Quito: Universidad Andina Simón Bolívar, Libresa. 605 pp.

Mann, C. C. 2005. *1491, new revelations of the Americas before Columbus*. New York: Vintage Books.

Marsh, D. M. y P. B. Pearman. 2007. Effects of habitat fragmentation on the abundance of two species of leptodactylid frogs in an Andean montane forest. *Conservation Biology* 11:1323-1328.

Ministerio del Ambiente de Ecuador. 2000. *Inventario Nacional de Gases de Efecto Invernadero Sector Forestal 1994*. Quito: Ministerio del Ambiente. 47 pp. Disponible en: http://www.planetaverde.org/mudancasclimaticas/index.php?ling=por&cont=contribuicoes&codpais=6.

Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales. 2005. *Primera comunicación nacional en cambio climático de Venezuela*. Caracas: Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo y Fondo Mundial para el Medio Ambiente.

Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Washington, DC: Island Press.

Morales, J. A. 1991. *Reformas estructurales y crecimiento económico en Bolivia*. Instituto de Investigaciones Socio Económicas, Universidad Católica Boliviana. 39 pp. Disponible en: http://www.iisec.ucb.edu.bo/.

Myers, N. y A. W. Knoll. 2001. The biotic crisis and the future of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98:5389-5392.

Palminteri, S. y G. Powell (eds). 2001. *Visión de conservación de la biodiversidad en los Andes del Norte*. Cali, Colombia: WWF, FUDENA, and Fundación Natura.

Primack, R. y J. Ros. 2002. *Introducción a la biología de la conservación.* Barcelona: Editorial Ariel.

Programa Nacional de Cambios Climáticos. 2003. *Inventario nacional de emisiones de gases de efecto invernadero de Bolivia para la década 1990-2000 y su análisis tendencial*. La Paz: Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación, Viceministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales.

Rivera, C. C., L. G. Naranjo y A. M. Duque. 2007. *De "María" a un mar de caña. Imaginarios de naturaleza en el Valle del Cauca entre 1950 y 1970*. Cali: Universidad Autónoma de Occidente.

Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweigk y J. A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57-60.

Saavedra, C. y C. Freese. 1986. *Prioridades biológicas de conservación en los Andes tropicales*. Parks/Parques/Parcs 11:8-11.

Sarmiento, L., J. K. Smith y M. Monasterio. 2002. Balancing conservation of biodiversity and economic profit in the high Venezuelan Andes: is fallow agriculture an alternative? Pp. 283-293 en *Mountain biodiversity: a global assessment*, editado por C. Körner y E. M. Spehn. London: Parthenon Publishing.

Torres Lozada, V. 2004. *La agricultura peruana en los tiempos del TLC*. Lima: Confederación Campesina del Perú. 16 pp. Disponible en: http://www.aprodeh.org.pe/tlc/documentos/victor_torres.pdf.

Travis, J. M. J. 2003. Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 270:467-473.

United Nations Office on Drugs and Crime. 2008a. *World drug report 2008. United Nations Publication Nº E.08.XI.1*. Vienna: United Nations Office on Drugs and Crime. 305 pp.

United Nations Office on Drugs and Crime. 2008b. *Censo de cultivos de coca 2007*. Bogotá: United Nations office on Drugs and Crime. 101 pp.

Van Noordwijk, M., J. G. Poulsen y P. Ericksen. 2004. Quantifying off-site effects of land use change: filters, flows and fallacies. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104:19-34.

Weigend, M., N. Dostert y E. Rodríguez-Rodríguez. 2006. Bosques relictos de los Andes peruanos: perspectivas económicas. Pp 130-145 en *Botánica económica de los Andes centrales*, editado por M. Moraes R., B. Øllgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius y H. Balslev. La Paz: Universidad Mayor de San Andrés.

Young, K. R. 2008. Stasis and flux in long-inhabited locales: change in rural Andean landscapes. Pp. 11-32 en *Land-change science in the tropics: changing agricultural landscapes*, editado por A. Millington y W. Jepson. New York: Springer.

Geografía Física y Ecosistemas de los Andes Tropicales

Carmen Josse, Francisco Cuesta Camacho, Gonzalo Navarro, Víctor Barrena, María Teresa Becerra, Edersson Cabrera, Eulogio Chacón-Moreno, Wanderley Ferreira, Manuel Peralvo, José Saito, Antonio Tovar y Luis Germán Naranjo

Debido a su levantamiento relativamente reciente, los Andes septentrionales y centrales han desempeñado un papel fundamental en la diversificación de la biota de la porción tropical de América del Sur (ej., Heindl y Schuchmann 1998; Kattan *et al*. 2004). Diversos estudios centrados en la biogeografía andina (ej., Roy *et al.* 1997; García-Moreno *et al*. 1999) demostraron que la biota de montaña es producto de la combinación de dos importantes factores: (a) eventos geológicos con impactos a nivel local y regional en la estructura de la comunidad y los procesos ecológicos, y (b) cambios ecológicos recientes a nivel continental y global causados por los ciclos climáticos Croll-Milankovitch, que duran alrededor de 20 000 años y están determinados por las variaciones de la órbita terrestre alrededor del Sol.

Los Andes tropicales encabezan la lista mundial de puntos críticos (*hotspots*) de endemismo y de número de especies por unidad de área (Myers *et al*. 2000). Las cumbres nevadas, fuertes pendientes, cañones profundos y valles aislados de estas montañas han dado lugar a una gran diversidad de microhábitats, favoreciendo la especiación. Además, su localización entre la llanura amazónica, la Chiquitanía y el Gran Chaco al este y el Chocó, Tumbes-Guayaquil y los sistemas áridos del desierto de Sechura al oeste, determina las complejas dinámicas de intercambio de especies y aislamiento.

Este punto crítico de biodiversidad es identificado también como una de las áreas de los trópicos más severamente amenazadas (Mittermeier *et al*. 1999; Jetz *et al*. 2007). La prolongada historia de ocupación humana en la región andina ha transformado y reconfigurado muchos de sus paisajes. La ocupación humana ha contribuido a la domesticación de numerosas especies, convirtiendo esta región en uno de los 12 principales centros de origen de plantas cultivadas con fines alimentarios, medicinales e industriales a nivel mundial (Saavedra y Freese 1986). Durante el siglo pasado, la concentración de la población humana en los valles interandinos y valles de la cordillera andina ha transformado una parte importante de la cobertura vegetal natural, causando pérdidas en su riqueza biológica, especialmente en los Andes septentrionales (Wassenar *et al.* 2007; Bruinsma 2003).

Las amenazas sobre la biodiversidad de los Andes tropicales son muchas, y en los últimos años se han visto agravadas por los múltiples impactos del cambio climático. Dada la complejidad de estas dinámicas, hacer frente a los desafíos impuestos por el cambio global en la región requiere un conocimiento básico de sus principales características geográficas y sistemas ecológicos. En este capítulo aportamos un resumen.

Características Geográficas

Los Andes tropicales son la región fría más larga y extensa de los trópicos, ya que cubren más de 1.5 millones de km^2, desde 11°N a 23°S, ocupando un rango altitudinal desde alrededor de los 600-800 m hasta más de 6000 m sobre el nivel del mar. Además de las características propias de los Andes, como sus fuertes pendientes, profundas quebradas y amplios valles, una vasta llanura de montaña, el Altiplano, se extiende a alturas superiores a los 3500 m por gran parte del sur de Perú y oeste de Bolivia. Existe un gran número de cumbres nevadas en los Andes tropicales, la línea de árboles se sitúa entre los 3800-4500 m cerca del ecuador y por encima de los 4500 m desde 15°S hasta el límite sur de la región.

En comparación con los Andes centrales, los Andes septentrionales son relativamente pequeños, extendiéndose desde Venezuela hasta el norte de Perú. En Venezuela, los Andes forman dos ramas que se originan en el "Nudo de Pamplona", en territorio colombiano. La rama del norte forma la Sierra de Perijá. La otra rama es el macizo principal de la cordillera, comúnmente llamado "Cordillera de Mérida". La cuenca del lago Maracaibo separa ambas cordilleras. En Colombia, los Andes están divididos en tres cadenas principales, que se originan en un macizo localizado a 2°N, y que están separadas por dos valles que van de sur a norte: el valle del Magdalena separa las Cordilleras Oriental y Central, y el valle del Cauca separa la Central de la Occidental. Esta última cadena montañosa es relativamente poco elevada y carece de cumbres nevadas. La Cordillera Central es la más alta de las tres ramas y presenta varios volcanes activos, algunos de ellos parcialmente cubiertos de nieve (Fjeldså y Krabbe 1990).

Hacia el sur del macizo colombiano (Nudo de Los Pastos) y atravesando Ecuador hasta 3°S, los Andes forman dos cadenas montañosas paralelas, las cordilleras Oriental y Occidental, que corren de norte a sur formando una estrecha franja (150-180 km de anchura) de unos 600 km de largo (Clapperton 1993). Estas dos ramas de los Andes ecuatorianos no están completamente definidas como cadenas separadas, pero dan lugar a una serie de valles interandinos por encima de los 2000 m. Al sur del Valle Paute-Cuenca-Girón, los Andes septentrionales son menos elevados. Los picos más altos se encuentran al sureste de Cuenca y alcanzan los 4130 m, pero el resto de las áreas está por debajo de los 4000 m.

En el sur de Ecuador y el norte de Perú, los Andes forman un intrincado mosaico de sistemas montañosos, algunos de ellos orientados de norte a sur y otros de este a oeste. En este punto, los Andes septentrionales no solo se vuelven menos elevados, sino que también pierden humedad

alrededor de la confluencia del río Chinchipe con los ríos Marañón y Huancabamba (Josse *et al.* 2009a). El paso de Porculla en la depresión de Huancabamba (6°S, 2145 m) define el límite entre las porciones septentrional y central de los Andes tropicales. Al sur, en el departamento de Cajamarca de Perú, el valle del Marañón separa la Cordillera Central de la Occidental. La Cordillera Central es continua pero menos elevada que la Cordillera Occidental, coronada por picos nevados que superan los 6000 m, y separados por varios macizos discontinuos (cordilleras Blanca, Huayhuash y Raura).

En el departamento peruano de Junín, las dos cordilleras convergen alrededor del lago Junín. Desde este punto hacia el sur, los Andes son continuos y elevados, ya que no hay un solo paso de montaña por debajo de los 4000 m. Desde Cusco hasta el centro de Bolivia, los Andes orientales forman una sola cadena montañosa únicamente interrumpida por dos profundos cañones en La Paz (Josse *et al*. 2009a). Al oeste de estos últimos, el altiplano peruano-boliviano es una zona de extensas planicies con drenaje interno, que contiene grandes complejos lacustres. Toda la región estuvo históricamente cubierta por un lago gigante que tras varios ciclos de inundaciones y posteriores períodos glaciales, se encuentra actualmente fragmentado en varios lagos (Servant y Fontes 1978; Ballivián y Risacher 1981; Argollo y Mourguiart 1995). En el norte, el lago Titicaca ocupa 8300 km^2 y drena hacia el sur en el salobre lago Poopó. En el límite sur del Altiplano, los lagos Uyuni y Coipasa, también salobres, se inundan cada año durante la estación lluviosa. Estos dos lagos cubren 10 000 y 2220 km^2 respectivamente. La Cordillera Real y los Andes centrales alcanzan su límite sur en el complejo Tunari-Cochabamba (Fjeldså y Krabbe 1990).

Geografía Vegetal

Los Andes septentrionales ocupan aproximadamente 490 000 km^2, desde 1°N en la Sierra Nevada del macizo de Santa Marta, en el norte de Colombia, hasta 6°S en el paso de Porculla de Perú (Van der Hammen 1974, Simpson 1975). Forman una extensa región fitogeográfica dividida en dos subregiones, los llamados Páramos y los ecosistemas de bosques norandinos (Josse *et al*. 2009a; Figura 10.1). Estos últimos exhiben una mezcla de varios elementos florísticos de las tierras bajas circundantes, y variaciones regionales en la composición de especies de las bandas altitudinales montanas (superiores e inferiores) y subandinas hacia el Caribe, el Chocó, el Orinoco y el Amazonas.

La vegetación de los Andes septentrionales se puede agrupar en bosques húmedos montanos, matorrales estacionales y xerofíticos y pastizales de páramo, incluyendo los ecotonos arbustivos que colindan con el bosque hacia abajo y el superpáramo hacia arriba. Los bosques montanos cubren gran parte de la región, mientras que los páramos son formaciones a modo de islas alrededor de los picos más elevados. El matorral está restringido a la porción inferior de los valles interandinos, siguiendo el curso de los ríos principales, como el Magdalena y el Guayllabamba, y las pequeñas quebradas y valles profundos de toda la región (Josse *et al*. 2009a). Los páramos ocupan la sección inferior del cinturón altoandino y forman comunidades vegetales definidas; estos ecosistemas albergan la flora de montaña más diversa del mundo (Smith y Cleef 1988) y

presentan altos niveles de endemismo tanto a nivel de especies como de géneros (Sklenár y Ramsay 2001). Los bosques de los Andes septentrionales se encuentran entre los 3000-3300 m y los 1500 m sobre el nivel de mar, con bosques subandinos más abajo hasta unos 700 m de altitud.

Las características fisiográficas han creado una barrera natural entre los Andes septentrionales y los centrales, expresada en las diferencias entre la composición de especies vegetales y animales de ambas regiones (Duellman 1979, 1999; Duellman y Wild 1993; Weigend 2002). El área entre el paso de Porculla y el comienzo de la Cordillera Negra en los departamentos peruanos de La Libertad y Ancash (8°30´S) es considerada una zona de transición entre estas dos subdivisiones de los Andes tropicales, llamada "Jalca" por algunos autores (Simpson y Todzia 1990; Gentry 1982). Esta zona biogeográficamente definida se encuentra en los altos Andes del norte de Perú al este del río Marañón (Weigend 2002, 2004; Sánchez-Vega y Dillon 2006).

El área norte del paso de Porculla hasta el valle de Girón-Paute a 3 °S en el sur de Ecuador constituye otra zona de transición dentro de los Andes septentrionales; esta región está claramente delineada por el valle del Paute Cuenca-Girón en un área donde los Andes disminuyen su magnitud y forman un complejo patrón de crestas y confluencias que van tanto de este a oeste como de norte a sur (Ulloa y Jørgensen 1993; Jørgensen *et al.* 1995). La diferencia fundamental entre la porción norte y sur de los Andes septentrionales es el activo vulcanismo que ha estado presente en el norte durante los últimos 2.5 millones de años, y que ha provocado un profundo impacto en la topografía y los suelos.

Los Andes centrales abarcan cuatro fitoregiones: Yungas, puna húmeda, puna xerofítica y región Boliviano-Tucumana (Josse *et al*. 2009a). Los Yungas se encuentran en el lado este de los Andes centrales siguiendo la vertiente este del río Marañón en Perú hasta el centro de Bolivia, entre la puna húmeda del oeste y las tierras bajas del Amazonas al este (Cabrera y Willink 1973). Desde 6° a 13°S, los Yungas están asociados a un sistema montañoso subandino discontinuo que hace que los ríos desciendan desde la Cordillera Oriental en dirección norte, formando amplios valles paralelos a la cordillera, antes de continuar hacia la llanura amazónica (Josse *et al*. 2009a). Las condiciones ecológicas en los picos más altos del oriente de este cinturón subandino poco elevado son muy peculiares; las especies y ecosistemas andinos y amazónicos forman mosaicos espaciales en los valles aluviales por encima de los 1000 m, rodeados de pendientes cubiertas por bosques montanos. El rango altitudinal ocupado por los Yungas es muy extenso (500-4000 m). Debido a las fuertes pendientes de estas montañas, es posible encontrar gradientes altitudinales de tres o cuatro mil metros en una distancia horizontal de solo 50-100 km. Estos bosques están distribuidos en dos bandas altitudinales que recorren las laderas orientales de los Andes: el cinturón subandino por debajo de los 2000 m de altura y el cinturón cordillerano propiamente dicho, que se extiende por encima de los 2000 m e incluye tres subdivisiones ecológicas: la montana, la de alta montaña y la porción inferior de la zona altoandina.

La puna húmeda abarca desde el norte de Perú hasta la porción central de la Cordillera Oriental de Bolivia, incluyendo la cuenca altoandina del lago Titicaca. Esta cuenca casi plana fue rellenada varias veces durante el Holoceno por sedimentos de origen fluvio-lacustre y fluvio-glacial. Esta unidad biogeográfica también ocupa un extenso rango altitudinal, desde los 2000 m en los valles interandinos hasta más de 6000 m en las altas cumbres de la cordillera. La mayor parte de la vegetación original de estos cinturones de alta montaña y altoandinos de la puna húmeda probablemente estuvo formada por bosques de *Polylepis* spp., dominados en cada macizo montañoso por especies endémicas (Josse *et al*. 2009a). Sin embargo, los usos ancestrales del suelo de los pobladores humanos de este paisaje han reducido de manera significativa estos bosques, reemplazándolos por pastizales y matorrales, que también albergan una importante biodiversidad. En las depresiones topográficas, así como en los lagos circundantes y otros cursos de agua, existen numerosos humedales y turberas, algunos de ellos de considerables dimensiones.

La puna xerofítica está situada principalmente en la porción centro-sur del occidente de Bolivia y el noroeste de Argentina, y se encuentra dispersa en áreas adyacentes del suroeste de Perú y noreste de Chile. Como las unidades biogeográficas anteriores, esta formación ocupa un amplio cinturón altitudinal, de aproximadamente 2000 m en los altos valles orientales (también llamados pre-puna) hasta los 6000 m en las altas cumbres nevadas y volcanes de la cordillera occidental. El Altiplano andino, una de las mayores planicies de montaña del mundo, es parte de la puna xerofítica. Esta vasta planicie tiene una altitud media de 3650 m y está localizada en el sector más amplio de la cadena andina. La vegetación de la puna xerofítica es altamente diversa y forma varios ecosistemas únicos, como los salares, que constituyen el mayor ecosistema salino de montaña de la Tierra.

La provincia biogeográfica Boliviano-Tucumana se extiende más allá de los Yungas hasta el sur a lo largo de las laderas de los cerros orientales de la cordillera andina, desde el centro de Bolivia hasta el noroeste de Argentina entre los 600 m y casi los 4000 m de altura. Limita hacia el oeste con la puna xerofítica y hacia el este con la Chiquitanía boliviana y el Gran Chaco. La mayor parte de la provincia Boliviano-Tucumana ocupa la franja subandina por debajo de los 2000 m de altura. Aunque la vegetación de esta provincia comparte varios elementos con las provincias florísticas vecinas, también presenta un gran número de endemismos (Josse *et al*. 2009a).

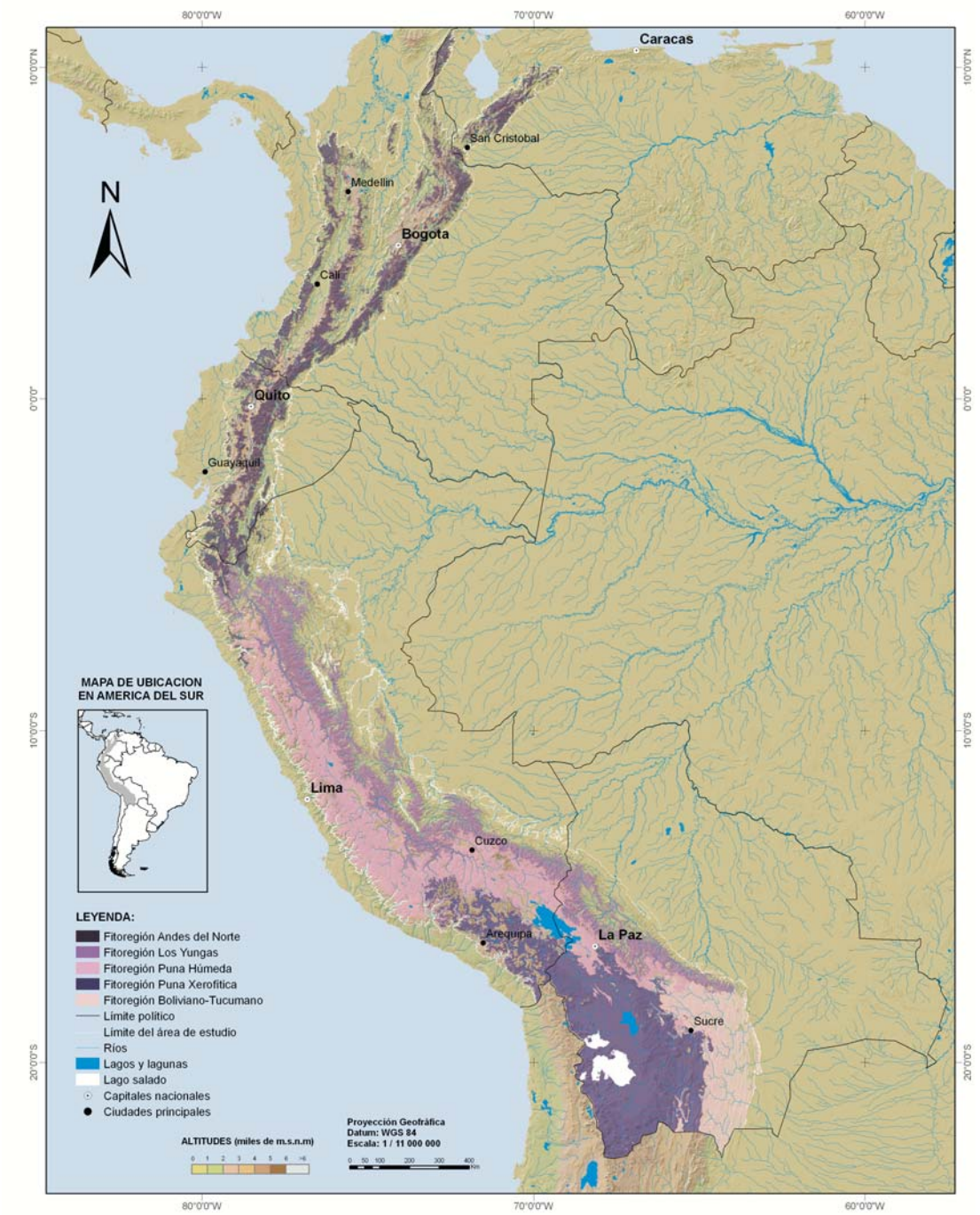


Figura 10.1. Mapa de regiones florísticas de los Andes tropicales (Josse *et al*. 2009a). Este mapa no representa información oficial de ninguno de los cinco países, sino que constituye un ejercicio de información, integración y análisis.

Ecosistemas de los Andes Tropicales

Se ha comprobado que la clasificación de la riqueza de los ecosistemas de Andes tropicales es una tarea difícil, especialmente por los distintos enfoques adoptados por los investigadores e instituciones de los diferentes países y por la ausencia de un esfuerzo coherente para unificar criterios de clasificación. Josse *et al*. (2009a, b) realizaron el intento más reciente de enfrentar este problema y elaboraron un mapa de los ecosistemas de toda la región (http://www.comunidadandina.org/public/libro_92.htm), integrando los anteriores mapas de los distintos países (Navarro y Ferreira 2007 para Bolivia; Rodríguez *et al*. 2004 para Colombia; Peralvo *et al*. 2006 para Ecuador; Josse *et al*. 2007 e INRENA 2000 para Perú; Ataroff y Sarmiento 2003 para Venezuela).

La homologación temática de la información cartográfica llevada a cabo por estos autores se basó en la clasificación de los sistemas ecológicos del Hemisferio Occidental de NatureServe (Comer *et al*. 2003; Josse *et al.* 2003) (http://www.natureserve.org/infonatura). Según esta clasificación, un sistema ecológico terrestre se define como un grupo de comunidades vegetales a nivel local que coexisten en un paisaje determinado, compartiendo así procesos ecológicos (ej., ciclos de incendios, inundaciones), sustratos (ej., suelos superficiales, rocas madre) y/o gradientes ambientales (ej., bioclima, altitud, patrones hidrológicos) (Josse *et al.* 2003).

Marco de Clasificación

Históricamente, los ecosistemas terrestres se han definido de muchas maneras. Algunos enfoques se centran en componentes como la vegetación, ya sea la "vegetación existente" – la que se observa en el terreno (ej., Rodwell *et al*. 2002)- o la "vegetación potencial" – donde las secuencias de sucesión y la productividad potencial de la biomasa de un lugar están indicadas por la presencia de determinadas especies vegetales (Daubenmire 1966). Otros enfoques se centran directamente en los componentes abióticos: las características físicas de los paisajes que definen patrones recurrentes ecológicamente relevantes (ej., Rowe y Barnes 1994; Bailey 1995; Racey *et al*. 1996; USDA[1] Forest Service 2006).

La clasificación de los sistemas ecológicos de NatureServe toma prestados elementos de cada uno de estos enfoques para describir unidades integradas de conjuntos de vegetación recurrentes que dependen de las características físicas y procesos dinámicos repetidos a escala local. Este enfoque no se diferencia de muchos esfuerzos anteriormente llevados a cabo para caracterizar los tipos de comunidades naturales (ej., Whittaker 1962, 1975). Mientras las clasificaciones de vegetación proporcionan una jerarquía conceptual/taxonómica para organizar la clasificación de las unidades de vegetación existentes, los sistemas ecológicos terrestres describen la coexistencia habitual en el terreno de unidades de vegetación a escala local. Ambas formas de clasificación sirven como herramientas prácticas para el mapeo y la evaluación ecológicos.

[1] United States Department of Agriculture

El objetivo de la clasificación de los sistemas ecológicos y sus mapas derivados es proporcionar a los administradores de recursos naturales información exhaustiva sobre los ecosistemas a escala local. La idea de interrelacionar las comunidades de vegetación existentes en base a la similitud de su entorno biofísico, gradientes ambientales y/o procesos dinámicos, tiende a producir interpretaciones más realistas de un determinado paisaje que otros muchos tipos de clasificación de la vegetación. La estructura modular de la clasificación de sistemas ecológicos terrestres de NatureServe es el resultado de la hipótesis fundamental de que las comunidades vegetales tienden a coexistir en un determinado paisaje y que el paisaje puede caracterizarse por combinaciones particulares de factores ambientales, con diferentes clasificadores de diagnóstico en función de la geografía.

La compleja topografía y los gradientes altitudinales y latitudinales de los Andes tropicales dan como resultado una significativa heterogeneidad climática que debe ser tomada en cuenta en la clasificación de los numerosos ecosistemas de la región. Con esta finalidad, Josse *et al.* (2009a) siguieron el sistema de clasificación bioclimática desarrollado por Rivas-Martínez *et al*. (1999), basado en análisis comparativos de los datos primarios procedentes de estaciones meteorológicas y los tipos de vegetación presentes en una determinada zona. Este protocolo permitió la homologación de las clasificaciones existentes en los distintos países, así como la agrupación de los ecosistemas en un nivel jerárquico más elevado (macrogrupos). La composición florística es otro criterio clave en este enfoque de clasificación, por tanto sistemas con similitudes en la estructura de la vegetación, valores ambientales y procesos ecológicos similares, se diferencian en base a su composición.

Resultados de la Clasificación y Discusión

Josse *et al.* (2009b) mapearon 56 macro grupos y 133 ecosistemas de los Andes tropicales (Cuadro 10.1; las descripciones de cada tipo pueden encontrarse en: http://wwwnatureserve.or/publications/pub/EcosistemasAndesNorteYCentro.pdf. Muchos de los ecosistemas identificados tienen una distribución restringida/limitada; por ejemplo, 102 ecosistemas tienen extensiones de menos de 1 millón de hectáreas, y solo 31 (23%) presentan una amplia distribución. Esta asimetría en la distribución espacial de los ecosistemas refleja el alto nivel de diversidad beta (recambio geográfico de especies) que caracteriza a la región andina.

Tanto la región florística de los Andes septentrionales como la región Boliviano-Tucumana reúnen el mayor número de bandas altitudinales de la región, ya que se extienden desde la zona térmica tropical inferior (~ 700 m) hasta la zona criotropical (>4500 m) en los Andes septentrionales, y desde la zona térmica tropical hasta la supratropical en la región Boliviano-Tucumana. Esto explica por qué estas dos regiones fitogeográficas presentan el mayor número de ecosistemas y macrogrupos (Cuadro 10.2). El mayor número de ecosistemas boscosos (diversidad beta) se encuentra en la región Boliviano-Tucumana y el mayor número de ecosistemas no forestales (praderas, salares, tierras secas de altura) se encuentran en la puna xerofítica y en la puna húmeda.

Estas dos últimas provincias también presentan varios ecosistemas de distribución restringida, lo que explica sus elevados niveles de endemismo.

Los patrones de distribución de los macrogrupos entre las áreas fitogeográficas muestran que tanto la puna xerofítica como la puna húmeda presentan los ecosistemas más ampliamente distribuidos de los Andes tropicales. Esto es debido, en gran medida, a la extensión del Altiplano entre Perú y Bolivia en la porción más ancha de la cordillera andina (450 km en el sur de Bolivia). Los Andes septentrionales, por otra parte, presentan el mayor número de macrogrupos con menos de 2 millones de hectáreas, a excepción del bosque húmedo subandino y los bosques húmedos montanos. La conocida diversidad de ecosistemas de esta región fitogeográfica se explica así por el alto recambio de las condiciones ambientales a lo largo de cortas distancias.

Según Josse *et al*. (2009a), el 78% del área de los Andes tropicales todavía mantiene una cobertura vegetal natural. La distribución de las áreas transformadas por la intervención humana es asimétrica y está muy concentrada en los Andes septentrionales (Cuadro 10.3), donde las áreas antropogénicas (236 689 km^2) superan en extensión a la vegetación natural (197 635 km^2). Sin embargo, la identificación de los ecosistemas "naturales" en esta compleja región es todavía materia de debate entre los especialistas, sobre todo la clasificación de los pastizales altoandinos de Perú y Bolivia, que a pesar de estar fundamentalmente compuestos por especies nativas, son paisajes culturales que han sido manipulados durante cientos de años. El desarrollo de nuevos métodos que utilizan datos de sensores ópticos remotos de alta resolución, junto con la verificación en el terreno, deberían considerarse una prioridad fundamental de la investigación para superar este problema y reducir los errores de omisión al clasificar las áreas de puna degradada como sistemas naturales.

A pesar de la discusión sin resolver sobre qué sistema de clasificación debería usarse para representar el enorme grado de biodiversidad de los Andes tropicales a nivel de ecosistema, este trabajo presenta un planteamiento sólido para la realización de un mapa integrado de los ecosistemas regionales de las cinco naciones andinas. El mapa toma en cuenta el esfuerzo de cada país y crea un mapa integrado y coherente que se utilizará para planificar la conservación a nivel regional. Además, el mapa de ecosistemas presentado constituye una base para producir otros análisis del cambio climático así como una referencia para el desarrollo de análisis de deforestación y otras investigaciones relacionadas en los Andes tropicales.

Este ejercicio permitió el análisis de la información existente sobre los ecosistemas y la vegetación a nivel nacional. Se identificó la necesidad de integrar los enfoques metodológicos para representar con mayor precisión el estado de los ecosistemas a escala regional, ya que los mapas de los cinco países fueron desarrollados en base a información de calidad y de interpretación variable, particularmente en lo referente a la vegetación natural remanente.

Cuadro 10.1a. Lista de sistemas ecológicos por región florística – **Andes septentrionales**

Sistema Ecológico
Arbustal montano xérico interandino de los Andes del Norte
Vegetación saxícola montana interandina de los Andes del Norte
Arbustal saxícola montano de las cordilleras subandinas orientales
Arbustal y herbazal sobre mesetas subandinas orientales
Arbustal montano de los Andes del Norte
Arbustal montano bajo xérico interandino de los Andes del Norte
Bosque altimontano siempreverde de los Andes del Norte
Bosque de *Polylepis* altimontano pluvial de los Andes del Norte
Bosques bajos y arbustales altoandinos paramunos
Bosque altimontano de las cordilleras subandinas orientales
Bosque montano bajo pluvial de la cordillera del Cóndor
Bosque montano pluvial de las cordilleras subandinas orientales
Bosque pluvial sobre mesetas de arenisca de la Cordillera del Cóndor
Bosque montano pluviestacional de los Andes del Norte
Bosque montano pluvial de los Andes del Norte
Bosque montano bajo pluviestacional subhúmedo de los Andes del Norte
Bosque piemontano pluviestacional subhúmedo de los Andes del Norte
Bosque montano bajo pluvial de los Andes del Norte
Bosque montano bajo pluviestacional húmedo de los Andes del Norte
Bosque piemontano pluvial de los Andes del Norte
Bosque montano bajo xérico de los Andes del Norte
Bosque piemontano xérico de los Andes del Norte
Bofedales altimontanos paramunos
Bofedales altoandinos paramunos (Turberas)
Arbustales bajos y matorrales altoandinos paramunos
Arbustales y frailejonales altimontanos paramunos
Matorral edafoxerófilo en cojín altoandino paramuno
Pajonal altimontano y montano paramuno
Pajonal arbustivo altimontano paramuno
Pajonal edafoxerófilo altimontano paramuno
Sabana arbolada montano baja de los Andes del Norte
Vegetación geliturbada y edafoxerófila subnival paramuna

Cuadro 10.1b. Lista de sistemas ecológicos por región florística – **Boliviano-Tucumana**

Sistema Ecológico	
Matorral xérico montano Boliviano-Tucumano	Bosque subandino Boliviano-Tucumano de transición con los Yungas
Bosque altimontano pluviestacional Boliviano-Tucumano	Bosque subhúmedo Boliviano-Tucumano del subandino inferior
Bosque freatófilo del piso montano xerofítico	Bosque subhúmedo Boliviano-Tucumano del subandino superior
Bosque freatófilo subandino interandino Boliviano-Tucumano	Bosques bajos edafoxerófilos montanos y basimontanos Boliviano-Tucumanos
Bosque ribereño subandino interandino Boliviano-Tucumano	Bosque subandino húmedo Boliviano-Tucumano
Vegetación ribereña del piso montano xerofítico	Bosque interandino subandino xerofítico Boliviano-Tucumano
Bosque montano Boliviano-Tucumano de Pino de Monte	Matorral altimontano secundario Boliviano-Tucumano
Bosque montano subhúmedo Boliviano-Tucumano	Pajonal altimontano Boliviano-Tucumano
Bosque subhúmedo ribereño montano Boliviano-Tucumano	Matorral pluviestacional montano Boliviano-Tucumano
Bosque húmedo montano Boliviano-Tucumano de Aliso	Pajonal pluviestacional montano Boliviano-Tucumano
Bosque montano xérico interandino Boliviano-Tucumano	

Cuadro 10.1c. Lista de sistemas ecológicos por región florística – **Yungas**

Sistema Ecológico	
Matorral xérico interandino de Yungas	Bosque montano pluvial de Yungas
Vegetación saxícola montana de Yungas	Bosque montano pluviestacional humedo de Yungas
Bosque altimontano pluvial de Yungas	Bosque y arbustal montano xérico interandino de Yungas
Bosque altimontano pluviestacional de Yungas	Bosque basimontano pluviestacional subhúmedo de Yungas del Norte
Bosque de *Polylepis* altimontano pluvial de Yungas	Bosque basimontano pluviestacional subhúmedo de Yungas del Sur
Bosque de *Polylepis* altimontano pluviestacional de Yungas	Bosque bajo de crestas pluviestacional de Yungas
Bosque de *Polylepis* altoandino pluvial de Yungas	Bosque basimontano pluviestacional humedo de Yungas
Bosque montano pluviestacional subhúmedo de Yungas	Bosque y palmar

Cuadro 10.1d. Lista de sistemas ecológicos por región florística – **Puna húmeda**

Sistema Ecológico	
Arbustales montanos xéricos interandinos de la Puna Húmeda	Rosetales desérticos basimontanos
Bosques y arbustales montanos xéricos interandinos de la Puna Húmeda	Bofedales altoandinos de la Puna Húmeda
Matorrales y herbazales xéricos internadinos de la Puna Húmeda	Pajonal higrofítico altimontano de la Puna Húmeda
Bosques bajos y arbustales altimontanos de la Puna Húmeda	Pajonal higrofítico altoandino de la Puna Humeda
Bosque bajo altoandino de la Puna Húmeda	Vegetación acuática y palustre altoandina de la Puna Húmeda
Cardonales desérticos del piedemonte occidental de la Puna Húmeda	Pajonales y matorrales altimontanos de la Puna Húmeda
Cardonales y matorrales montanos desérticos occidentales de la Puna Húmeda	Matorral edafoxerófilo en cojín altoandino de la Puna Húmeda
Matorrales desérticos montanos noroccidentales	Pajonal altoandino de la Puna Húmeda
	Vegetación saxícola altoandina de la Puna Húmeda
	Vegetación geliturbada subnival de la Puna Húmeda

Cuadro 10.1e. Lista de sistemas ecológicos por región florística – **Puna xerofítica**

Sistema Ecológico	
Bosque bajo altimontano de la Puna Xerofítica central	Matorral altimontano de la Puna Xerofítica noroccidental
Bosque bajo xerofítico interandino de la Prepuna superior oriental	Matorral altimontano y altoandino psamófilo de la Puna Xerofítica
Bosque bajo altoandino de la Puna Xerofítica occidental	Matorral higrófilo altoandino de la Puna Xerofítica ("tholares")
Bosque bajo altoandino de la Puna Xerofítica oriental	Matorrales y herbazales altimontanos y altoandinos de la Puna Xerofítica oriental
Cardonal altoandino de la Puna Xerofítica occidental	Pajonales y matorrales altoandinos de la Puna Xerofítica norte
Matorral altimontano de la Puna Xerofítica desértica	Pajonales y matorrales altoandinos de la Puna Xerofítica suroccidental
Cardonales desérticos montanos suroccidentales	Vegetación de los salares altoandinos de la Puna
Matorrales desérticos montanos suroccidentales	Vegetación abierta geliturbada altoandina de la Puna Xerofítica septentrional y oriental
Bofedales altoandinos de la Puna Xerofítica	Vegetación abierta geliturbada altoandina de la Puna Xerofítica suroccidental
Pajonal higrofítico altoandino de la Puna Xerofítica	Glaciares
Vegetación acuática y palustre altoandina de la Puna Xerofítica	
Arbustal xerofítico interandino de la Prepuna inferior oriental	
Arbustal espinoso altimontano de la Puna Xerofítica	

Cuadro 10.1f. Lista de sistemas ecológicos por región florística – **Tierras bajas de transición o adyacentes**

Sistema Ecológico	
Bosque del piedemonte del oeste de la Amazonia	Bosque transicional preandino del Chaco noroccidental
Bosque del piedemonte del suroeste de la Amazonia	Bosques freatofíticos del Chaco (Algarrobales)
Bosque inundable de la llanura aluvial de ríos de aguas blancas del suroeste de Amazonia	Bosque subhúmedo semideciduo de la Chiquitania sobre suelos bien drenados
Bosque siempreverde estacional subandino del suroeste de Amazonia	Bosque pluvial premontano del Choco-Darien
Bosque siempreverde subandino del oeste de Amazonia	Bosque transicional preandino de los Llanos del Orinoco
Bosque siempreverde subandino del suroeste de Amazonia	Bosque Tumbesino deciduo de tierras bajas
Bosque húmedo de tierras bajas y submontano del suroccidente Caribeño	Bosque Tumbesino deciduo espinoso
	Bosque Tumbesino deciduo premontano

Cuadro 10.2. Ecosistemas, macrogrupos y regiones florísticas incluidos en el mapa de los Andes septentrionales y centrales (Josse *et al*. 2009b).

Región florística	Ecosistemas	Macrogrupos
Andes Septentrionales	32	15
Yungas	22	11
Puna húmeda	18	8
Puna xerofítica	19	8
Boliviano-Tucumana	22	11
Total	**113**	**53**

Cuadro 10.3. Extensión de las áreas naturales y antropogénicas en los Andes septentrionales y centrales (Josse *et al.* 2009b).

Región	Áreas antropogénicas (km^2)	Vegetación natural (km^2)
Andes septentrionales	236 689	197 365
Andes centrales	96 773	983 492
Total	**333 422**	**1 181 127**

Agradecimientos

Este capítulo es el resultado del trabajo en equipo llevado a cabo por la Secretaría General de la Comunidad Andina, el Programa Regional ECOBONA, el Proyecto Páramo Andino de CONDESAN, el Programa BioAndes, NatureServe, Ecociencia, el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, el Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas-Universidad de Los Andes (ICAE-ULA), el Laboratorio de Teledetección-Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM), el Centro de Datos para la Conservación-Universidad Nacional Agraria La Molina (CDC-UNALM) y RUMBOL SRL.

Literatura Citada

Argollo, J. y P. H. Mourguiart (eds.). 1995. *Climas cuaternarios en América del Sur.* La Paz: ORSTOM-UMSA.

Ataroff, M. y L. Sarmiento. 2003. *Diversidad en los Andes de Venezuela. I. Mapa de unidades ecológicas del estado Mérida*. CD-ROM. Mérida: Ediciones Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) y Universidad de Los Andes.

Bailey, R. G. 1995. *Description of the ecoregions of the United States. Miscellaneous Publication No. 1391* (revisada). Washington, DC: United States Department of Agriculture Forest Service.

Ballivian, O. y F. Risacher. 1981. *Los salares del altiplano boliviano. Métodos de estudio y estimación económica*. Paris: ORSTOM y Universidad Mayor de San Andrés. 246 pp.

Clapperton, C. M. 1993. *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Amsterdam: Elsevier – Academic Press.

Bruinsma, J. (ed.). 2003. *World agriculture: towards 2015/2030. An FAO perspective*. London: Earthscan. 432 pp.

Cabrera, A. y A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Washington, DC: Organization of American States, Regional Program of Scientific and Technological Development. 120 pp.

Comer, P., D. Faber-Langendoen, R. Evans, S. Gawler, C. Josse, G. Kittel, S. Menard, M. Pyne, M. Reid, K. Schulz, K. Snow y J. Teague. 2003. *Ecological systems of the United States: a working classification of U.S. terrestrial systems*. Arlington, VA: NatureServe.

Daubenmire, R. 1966. Vegetation: identification of typal communities. *Science* 151:291-298.

Duellman, W. E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities. Pp. 371-459 en *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*, editado por W. E. Duellman. Monograph of the Museum of Natural History, the University of Kansas No. 7.

Duellman, W. E. 1999. Distribution patterns of amphibians in South America. Pp. 255-328 en *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*, editado por W. E. Duellman. Baltimore MD: Johns Hopkins University Press.

Duellman, W. F. y E. Wild. 1993. Anuran amphibians from the Cordillera Huancabamba, northern Peru: systematics, ecology, and biogeography. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas* 57:1-53.

Fjeldså, J. y N. Krabbe. 1990. *Birds of the high Andes*. Svendborg, Denmark: Apollo Books.

García-Moreno, J., P. Arctander y J. Fjeldså. 1999. Strong diversification at the treeline among Metallura hummingbirds. *Auk* 116:702-711.

Gentry, A. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or and accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:557-593.

Heindl, M. y K.-L. Schuchmann. 1998. Biogeography, geographical variation and taxonomy of the Andean genus *Metallura*, Gould, 1847. J*ournal für Ornithologie* 139:425-473.

Instituto Nacional de Recursos Naturales del Perú. 2000. *Mapa forestal del Perú*. Lima: Instituto Nacional de Recursos Naturales del Perú.

Jetz, W., D. S. Wilcove y A. P. Dobson. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology* 5:1211-1219.

Jørgensen, P. M., C. Ulloa-Ulloa, J. Madsen y R. Valencia. 1995. A floristic analysis of the high Andes of Ecuador. Pp. 221-237 en *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, editado por S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y L. Luteyn. New York: The New York Botanical Garden.

Josse, C., F. Cuesta, G. Navarro, V. Barrena, E. Cabrera, E. Chacón-Moreno, W. Ferreira, M. Peralvo, J. Saito y A. Tovar. 2009a. *Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Lima: Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTAUNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM y RUMBOL SRL.

Josse, C., F. Cuesta, G. Navarro, V. Barrena, E. Cabrera, E. Chacón-Moreno, W. Ferreira, M. Peralvo, J. Saito y A. Tovar. 2009b. *Mapa de ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Lima: Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTAUNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM y RUMBOL SRL.

Josse, C., G. Navarro, P. Comer, R. Evans, D. Faber-Langendoen, M. Fellows, G. Kittel, S. Menard, M. Pyne, M. Reid, K Schulz, K. Snow y J. Teague. 2003. *Ecological systems of Latin America and the Caribbean: a working classification of terrestrial systems*. Arlington VA: NatureServe.

Josse, C., G. Navarro, F. Encarnación, A. Tovar, P. Comer, W. Ferreira, F. Rodríguez, J. Saito, J. Sanjurjo, J. Dyson, E. Rubin de Celis, R. Zárate, J. Chang, M. Ahuite, C. Vargas, F. Paredes, W. Castro, J. Maco y F. Reátegui. 2007. *Sistemas ecológicos de la cuenca amazónica de Perú y Bolivia*. Arlington VA: NatureServe.

Kattan, G. H., P. Franco, V. Rojas y G. Morales. 2004. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography* 31:1829-1839.

Mittermeier, R. A., P. Robles Gil, M. Hoffmann, J. Pilgrim, T. Brooks, C. G. Mittermeier, J. Lamoreux y G. A. B. da Fonseca. 2004. *Hotspots revisited*. Ciudad de México: CEMEX.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.

Navarro, G. y W. Ferreira. 2007. *Mapa de vegetación de Bolivia a escala 1:250.000*. Ed. digital. Santa Cruz de la Sierra: The Nature Conservancy.

Peralvo, M. F., F. Cuesta, F. Baquero, C. Josse, L. Grijalva, G. Riofrío y K. Beltrán. 2006. Mapa de sistemas ecológicos del Ecuador continental. Anexo 1 (20 pp.) en *Identificación de vacíos y prioridades de conservación para la biodiversidad terrestre en el Ecuador continental*, editado por F. Cuesta-Camacho, M. F. Peralvo, A. Ganzenmüller, M. Sáenz, G. Riofrío y K. Beltrán. Quito: EcoCiencia, The Nature Conservancy, Conservation International y Ministerio del Ambiente del Ecuador.

Racey, G. D., A. G. Harris, J. K. Jeglum, R. F. Foster y G. M. Wickware. 1996. *Terrestrial and wetland ecosites of northwestern Ontario*. Thunder Bay: Ontario Ministry of Natural Resources, Northwestern Science and Technology. 94 pp.

Rivas-Martínez, S., D. Sánchez-Mata y M. Costa. 1999. North American boreal and western temperate forest vegetation. *Itinera Geobotanica* 12:5-316.

Rodríguez, N., D. Armenteras, M. Morales y M. Romero. 2004. *Ecosistemas de los Andes colombianos*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Rodwell, J. S., J. H. J. Schaminee, L. Mucina, S. Pignatti, J. Dring y D. Moss. 2002. *The diversity of European vegetation. An overview of phytosociological alliances and their relationships to EUNIS habitats*. Report EC-LNV 2002/054. Wageningen, The Netherlands: EC-LNV. 168 pp.

Rowe, J. S. y B. V. Barnes. 1994. Geo-ecosystems and bio-ecosystems. *Bulletin of the Ecological Society of America* 75:40-41.

Roy, M. S., J. M. Cardoso da Silva, P. Arctander, J. García-Moreno y J. Fjeldså. 1997. The speciation of South American and African birds in montane regions. Pp. 325-343 en *Avian molecular evolution and systematics*, editado por D. P. Mindell. San Diego: Academic Press.

Saavedra, C. y C. Freese. 1986. Prioridades biológicas de conservación en los Andes tropicales. *Parks/Parques/Parcs* 11:8-11.

Sánchez-Vega, I. y M. Dillon. 2006. Jalcas. Pp. 77-90 en *Botánica económica de los Andes centrales*, editado por M. Moraes R., B. Øllgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius y H. Balslev. La Paz: Universidad Mayor de San Andrés.

Servant, M. y J. C. Fontes. 1978. Les lacs quaternaires des hauts plateaux des Andes boliviennes. Premiéres interprétations paléoclimatiques. *Cahiers ORSTOM sér. Geologie* 10:9-23.

Simpson, B. B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology* 1:273-294.

Simpson, B. B. y C. A. Todzia. 1990. Pattern and processes in the development of the high Andean flora. *American Journal of Botany* 77:1419-1432.

Smith, J. M. B. y A. M. Cleef. 1988. Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *Journal of Biogeography* 15:631-645.

Sklenár, P. y P. M. Ramsay. 2001. Diversity of paramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions* 7:113-124.

Ulloa Ulloa, C. y P. M. Jørgensen. 1993. Árboles y arbustos de los Andes del Ecuador. *AAU Reports* 30:1-264.

USDA Forest Service. 2006. *ECOMAP domains, divisions, provinces, and sections of the United States*. Digital Map. Washington, DC: United States Department of Agriculture Forest Service.

Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1:3-26.

Wassenaar, T., P. Gerber, P. H. Verburg, M. Rosales, M. Ibrahim y H. Steinfeld. 2007. Projecting land use changes in the Neotropics: the geography of pasture expansion into forest. *Global Environmental Change* 17:86-104.

Weigend, M. 2002. Observations on the biogeography of the Amotape-Huancabamba zone in northern Peru. *Botanical Review* 68:38-54.

Weigend, M. 2004. Additional observations on the biogeography of the Amotape-Huancabamba zone in northern Peru: defining the south-eastern limits. *Revista Peruana de Biología* 11:127-134.

Whittaker, R. H. 1962. Classification of natural communities. *Botanical Review* 28:1-239.

Whittaker, R. H. 1975. Communities and ecosystems. New York: MacMillan.

Vulnerabilidad de los Ecosistemas de los Andes Tropicales al Cambio Climático

Bruce E. Young, Kenneth R. Young y Carmen Josse

Tanto la temperatura como la cantidad, estacionalidad y tipo de precipitación son factores críticos en el establecimiento de la arquitectura vegetal y la composición de las comunidades, además de restringir muchos procesos de los ecosistemas. Debido a esta estrecha relación entre el clima y los ecosistemas, se espera que el rápido cambio climático actual transforme los ecosistemas andinos desde los estados en que los conocemos hoy (véase Anderson *et al*., Capítulo 1). El impacto relativo del calentamiento global probablemente será mayor en los trópicos que en otros lugares, porque la magnitud del cambio es mayor en relación a la variabilidad interanual (Williams *et al.* 2007), con múltiples implicaciones en los desplazamientos de las distribuciones de las especies y posibles extinciones (Colwell *et al.* 2008; Larsen *et al.,* Capítulo 3).

Es improbable que los diferentes ecosistemas andinos sean igualmente vulnerables a las presiones del cambio climático. Estos sistemas se encuentran en paisajes heterogéneos, están conformados por especies dominantes taxonómica, fisiológica y estructuralmente diferentes y tienen diferentes historias de interacción con los factores de estrés, especialmente los antropogénicos. ¿Cómo varía la vulnerabilidad de los ecosistemas? Aunque algunos estudios señalan sistemas específicos que parecen ser particularmente vulnerables (ej., Still *et al*. 1999), pocos han comparado la vulnerabilidad relativa de los principales ecosistemas. Ahora, los investigadores han descrito las características clave y los regímenes climáticos de los ecosistemas andinos (Kappelle y Brown 2001; Young *et al.* 2007; Josse *et al*. 2009; véase también Josse *et al*., Capítulo 10). En este capítulo, utilizamos esta información como un marco para evaluar la vulnerabilidad relativa, es decir, el grado de susceptibilidad de un sistema frente a los cambios perjudiciales (Smith *et al.* 2000). Nuestra meta es presentar hipótesis defendibles que puedan abordarse en futuras investigaciones.

Los sistemas ecológicos de los que constan los paisajes descritos aquí consisten en agrupaciones de especies, cada una de las cuales responderá de forma individual al cambio climático (Overpeck *et al*. 1991). No todos los ecosistemas quedarán intactos. Sin embargo, debido al gran número de especies involucradas y a la falta de información ecológica en muchos casos, el análisis de los posibles efectos del cambio climático en el conjunto de las especies que conforman determinados

paisajes es un útil marco de organización. Aunque aquí nos centramos en el nivel de ecosistemas, tomar en cuenta los ecosistemas y especies permite un enfoque integral de la misma forma en que los conservacionistas tradicionalmente han aplicado filtros "gruesos" y "finos" en su planificación (Groves *et al.* 2002).

Ecosistemas de los Andes Tropicales

Para empezar a evaluar las vulnerabilidades de los ecosistemas entre los variados paisajes y ecorregiones que conforman los Andes tropicales, necesitamos un sistema homogéneo de nomenclatura para poder hablar sin ambigüedades sobre sistemas concretos. Los Andes tropicales, que abarcan treinta grados de latitud y ocupan alrededor de un millón y medio de kilómetros cuadrados, representan un desafío político y científico para la formulación de una nomenclatura coherente pero completa de los tipos de ecosistemas. Como un paso en esa dirección, se ha desarrollado recientemente un mapa de ecosistemas con una sola leyenda. Este esfuerzo se basó en mapas forestales, de sistemas ecológicos y unidades ecológicas a nivel nacional, y utilizó un esquema de clasificación aplicable a toda América Latina y el Caribe (Josse *et al.* 2003). El mapa unificado de sistemas ecológicos de la región (Josse *et al*. 2009; véase también Josse *et al.,* Capítulo 10) ya está disponible y se utilizará en este análisis. Un sistema ecológico, al que se hace referencia aquí como un ecosistema, es un conjunto de comunidades vegetales que tienden a coexistir en paisajes donde comparten procesos ecológicos (ej., regímenes incendios o inundación), sustratos (ej., suelos o roca madre) y/o gradientes ambientales (ej., microclimas, altitud, patrones hidrológicos) (Josse *et al.* 2003).

El mapa resultante reconoce 113 ecosistemas en los Andes tropicales, definidos como el área montañosa desde el norte de Bolivia y por encima de los 800-1000 m, además de 20 sistemas de transición entre los Andes y las tierras bajas adyacentes (Josse *et al*. 2009). Para ser breves, agrupamos los ecosistemas dentro de seis paisajes andinos que pertenecen a cinco regiones fitogeográficas, según el resumen de Cuesta y Becerra (2009). Este capítulo se centra en los sistemas naturales, así que no nos enfocamos en las divisiones "paisajes culturales" o "valle interandino" de Cuesta y Becerra (2009), aunque reconocemos que un número sorprendentemente elevado de especies vegetales endémicas está restringido a los valles interandinos (Valencia *et al*. 2000; López 2003; León *et al.* 2006; López y Zambraba-Torrelio 2006), y reconocemos el importante valor histórico y socioeconómico de estos ambientes para la sociedad (Denevan 2001; Dillehay *et al*. 2007). Debido a que los sistemas acuáticos atraviesan varios ecosistemas, los consideramos por separado.

Determinación de la Vulnerabilidad

El estudio del cambio climático en los Andes es tan nuevo que los análisis de vulnerabilidad al cambio climático de toda la cordillera no se han completado. De hecho, se han llevado a cabo pocos estudios de la vulnerabilidad de cada ecosistema. Es más, la capacidad de los ecosistemas

para resistir y recuperarse de las perturbaciones se ve afectada por varios factores de contingencia, incluyendo el uso humano del suelo y la naturaleza de las características de determinadas especies (Ives y Carpenter 2007). En base a esta falta de información disponible, Josse *et al.* (2009) indicaron a los responsables de las políticas que el estudio de la vulnerabilidad de los ecosistemas andinos al cambio climático es una prioridad clave.

Para nuestro estudio de los paisajes andinos, utilizamos lo que se sabe sobre los factores clave responsables de su formación, la historia de intervención humana y los cambios del clima proyectados para estimar la vulnerabilidad potencial al cambio climático. Hacemos una breve descripción de cada paisaje (basada en Cuesta y Becerra 2009 a menos que se indique lo contrario), identificamos los procesos clave exclusivos del paisaje, describimos los usos humanos, discutimos la sensibilidad (a la perturbación de los procesos ecológicos) y la resiliencia (capacidad de regenerarse o restablecerse tras una perturbación) y en base a estos factores, establecemos hipótesis sobre la vulnerabilidad al futuro cambio climático.

Posiblemente todos los paisajes andinos se verán sometidos a un cierto grado de cambio climático. Aunque los modelos climáticos difieren en los detalles del cambio, todos están de acuerdo en que las temperaturas aumentarán, especialmente a grandes alturas, y que la precipitación posiblemente se incrementará en algunas zonas, disminuirá en otras y se producirá en patrones estacionales alterados, en algunas ocasiones con mayor intensidad (Marengo *et al.*, Capítulo 7). Los ecosistemas se caracterizan por las interacciones complejas entre especies (véase Aguirre *et al*., Capítulo 4) y entre las especies y su ambiente. Debido a lo difícil que resulta pronosticar como se desarrollarán estas interacciones (Walther *et al.* 2002; Parmesan 2006), nuestras hipótesis sobre la vulnerabilidad son preliminares.

Páramo

Descripción – Los páramos se encuentran entre los ecosistemas más elevados de los Andes, situándose por encima de la línea de árboles y por debajo de los campos nevados y glaciares (si los hay) desde Venezuela hasta el norte de Perú. Normalmente son matorrales abiertos en una matriz de pastizales y otros tipos de vegetación adaptados a las condiciones frías y húmedas. Los páramos se encuentran en las cumbres de las montañas y cerros, aislados por los bosques circundantes. El endemismo vegetal es muy elevado, probablemente por la distribución fragmentada de este paisaje.

Procesos clave – Los páramos se caracterizan por sus bajas temperaturas y un balance hídrico positivo ocasionado por altos índices de cobertura nubosa, niebla y precipitación horizontal. La variación diaria de temperatura es mucho mayor que la de la temperatura media a nivel estacional, con frecuentes heladas nocturnas. Estas condiciones solo permiten que el crecimiento se produzca durante cortos períodos de tiempo al día. Por tanto, el establecimiento de las plántulas es difícil. Con frecuencia, los suelos son de origen volcánico y relativamente fértiles. La topografía y

orientación de las pendientes dan lugar a un rango de condiciones de humedad de secas a húmedas y a una exposición a los vientos predominantes y la luz solar de total a limitada. Los páramos son conocidos por su capacidad para almacenar agua y materia orgánica en el suelo y la vegetación.

Usos humanos – La permanente ocupación humana de los páramos ha existido solo desde finales del siglo XIX, aunque se ha producido una transformación significativa de gran parte de su extensión durante este tiempo. Los residentes locales normalmente queman los pastizales y matorrales cuando quieren mejorar las condiciones para el pastoreo de ganado, y cultivan las tierras cuando quieren sembrar cultivos como la papa. Los seres humanos están alterando cada vez más el hábitat del páramo para usos agrícolas y silvícolas (pino), con consecuencias a nivel de ecosistema (Farley 2007).

Sensibilidad y resiliencia – Los páramos posiblemente sean sensibles a las perturbaciones por varias razones. Su distribución en parches relativamente pequeños los hacen especialmente vulnerables a los efectos de borde. Dados los altos niveles de endemismo, la extinción de especies probablemente se intensificará a medida que los parches individuales de páramo desaparezcan y la migración de especies entre los parches de hábitat se vuelva más difícil. Los páramos pueden también ser sensibles a las quemas repetidas. Sin embargo, los páramos pueden ser resilientes tras las perturbaciones. Con una fuente de semillas, un clima adecuado y tiempo suficiente, los suelos relativamente fértiles y las condiciones húmedas conducen a la regeneración. Sin embargo, si el propio suelo ha sido erosionado, los sistemas pueden tardar mucho más tiempo en recuperarse.

Vulnerabilidad al futuro cambio climático – Los páramos parecen ser muy vulnerables al cambio climático, dada su consabida disposición espacial en las cumbres de alta montaña. A medida que las condiciones climáticas que requieren los páramos asciendan altitudinalmente, las áreas de vegetación de páramo probablemente desaparecerán debido a la invasión de plantas leñosas procedentes de áreas de menor altitud y al incremento de la actividad agrícola. En las montañas elevadas con nieve y hielo por encima de los páramos, puede que las escarpadas laderas rocosas no tengan suelos adecuados para que la vegetación del páramo se establezca rápidamente tras la fusión de la nieve y el hielo. Los páramos pueden verse sustancialmente alterados o degradados con el incremento de los regímenes de incendios que pueden acompañar a las temperaturas más cálidas y al aumento de las presiones por el uso humano del suelo. No está claro cómo se alterarán los ciclos del carbono y el agua bajo estas condiciones, pero las funciones de estos ecosistemas son muy importantes para muchas comunidades humanas de los Andes septentrionales ladera abajo. Para una información detallada sobre los ecosistemas de páramo y el cambio climático, véase Ruiz *et al*., Capítulo 12.

Puna Húmeda

Descripción - La puna húmeda reemplaza a los páramos hacia el sur como el ecosistema más elevado. La puna húmeda se encuentra a grandes alturas desde el norte de Perú hasta Bolivia (y

más al sur, fuera de los trópicos) y está dominada por hierbas y arbustos. Algunas especies son muy longevas, incluso los cojines de la diminuta *Azorella* y *Nototriche*, así como los árboles de *Polylepis* (Halloy 1983; Halloy 1998; Halloy 2002; Argollo *et al*. 2004; Soliz *et al*. 2009).

Procesos clave – La puna húmeda se caracteriza por sus temperaturas frías y una precipitación anual más escasa que en el páramo. Una estación seca y fría de 3-5 meses también diferencia a este sistema del páramo, donde la precipitación y la temperatura son menos estacionales. Las condiciones geomorfológicas favorecen la formación de extensos humedales en lugares con escaso drenaje, que amortiguan los efectos de los períodos secos sobre la vegetación cercana.

Usos humanos – El uso humano de la puna húmeda ha sido extensivo durante cientos o miles de años. Sus habitantes normalmente queman el hábitat para mejorar las condiciones para el pastoreo de ganado y practican muchos cultivos de altura, incluyendo papas y quinua. Recientemente se están otorgando muchas concesiones mineras en las áreas de puna, con mayores efectos sobre la cobertura vegetal y la calidad del agua.

Sensibilidad y resiliencia – Un número desconocido de especies posiblemente ya haya desaparecido como resultado de milenios de manejo humano, pero las especies de pastizales que quedan probablemente no sean especialmente sensibles a las perturbaciones. Sin embargo, se ha documentado que ecosistemas específicos establecidos al interior de la Puna, como los bosques altoandinos de *Polylepis*, son sensibles a las actividades humanas (Fjeldså y Kessler 1996; Fjeldså 2002). Los hábitats que dependen de las escorrentías de los ríos procedentes del deshielo de los glaciares son sensibles a la desaparición de estos y al desvío de agua para el uso humano. La puna húmeda ya está adaptada al clima estacional (regenerándose después de las estaciones secas) y al restablecimiento tras los incendios y el pastoreo, así que puede considerarse bastante resiliente. De nuevo, ciertos ecosistemas que se encuentran al interior de los paisajes de la puna húmeda pueden ser menos resilientes.

Vulnerabilidad al futuro cambio climático – Los hábitats de puna pueden ser vulnerables a la invasión de especies leñosas de alturas inferiores, especialmente si el calentamiento viene acompañado por un incremento de la precipitación. El uso humano intensivo y las quemas pueden contrarrestar estos procesos en algunas zonas. Existe mucho menos espacio disponible en la parte alta de las montañas que donde se encuentra la puna actualmente, así que la superficie cubierta por estos ecosistemas puede disminuir en el futuro. Los suelos de las vertientes recientemente deglaciadas pueden ser demasiado pobres para que muchas especies de puna puedan colonizarlas.

Puna Xerofítica

Descripción – La puna xerofítica tiene una apariencia más parecida al desierto que la puna húmeda. Se encuentra en zonas de altura con una estación seca relativamente larga. Se caracteriza por pastizales extensivos y arbustos de hojas pequeñas, algunos de los cuales son deciduos en la

estación seca. Un ecosistema notable de este paisaje son las salinas conocidas como salares, que presentan vegetación dispersa con especies vegetales adaptadas a los suelos salinos. Como en la puna húmeda, algunas especies son longevas. La puna xerofítica se extiende desde el suroeste de Perú atravesando el occidente de Bolivia y el interior de Chile y norte de Argentina.

Procesos clave – El clima de la puna xerofítica es frío y seco, con estaciones húmedas más cortas que en la puna húmeda. Los vientos suelen ser fuertes. Los suelos son heterogéneos con algunas comunidades vegetales adaptadas a tipos de suelo especializados.

Usos humanos – El uso humano más importante es el pastoreo de ganado, aunque se está intensificando la extracción de minerales en los salares (los salares de Bolivia son una importante reserva de litio, cada vez más utilizado en la fabricación de baterías). En el sur de Perú, una vegetación arbustiva denominada *tolar* (dominada por la asterácea *Parastrephia* spp.) se utiliza como fuente de combustible (Intendencia Forestal y de Fauna Silvestre 2002). Las quemas son menos frecuentes en la puna xerofítica que en otros paisajes debido a la falta de combustible.

Sensibilidad y resiliencia – La puna xerofítica se asemeja a la puna húmeda en términos de sensibilidad. Además de los ecosistemas insertados como los bosques de *Polylepis,* la puna cuenta también con varias especies adaptadas a un tipo específico de suelo y que no pueden crecer en otros lugares. La puna xerofítica tiene la particularidad de ser muy resistente a las perturbaciones presentando al mismo tiempo una baja resiliencia ante los eventos destructivos. Los arbustos de baja estatura y con defensas químicas son resistentes al pastoreo y al fuego, pero cuando son eliminados, las bajas tasas de crecimiento y la humedad limitada del suelo hacen que las poblaciones de muchas especies de la puna xerofítica se recuperen muy lentamente.

Vulnerabilidad al futuro cambio climático – Un incremento de la precipitación y del CO_2 puede hacer que varios hábitats de la puna xerofítica sean más susceptibles a las quemas porque un mayor crecimiento conduce a una mayor disponibilidad de combustible. Este cambio, a su vez, puede aumentar potencialmente el dominio de los pastizales densos, haciendo la vegetación más similar a la que se encuentra en la puna húmeda. Las especies adaptadas a tipos de suelo específicos y locales son vulnerables porque son incapaces de dispersarse en busca de un clima favorable. Otras especies son tan resistentes a la perturbación y están tan bien adaptadas a las condiciones adversas que pueden tolerar incrementos de temperatura moderados (véase también Anderson *et al*., Capítulo 1).

Bosque Nublado

Descripción – Los bosques nublados se encuentran en la vertiente oriental de los Andes tropicales y en la vertiente pacífica de Colombia y del norte de Ecuador. En Perú y Bolivia, los bosques nublados también son llamados Yungas. Estos bosques tienen un dosel cerrado y los árboles normalmente están cubiertos por una densa capa de epífitas, incluyendo orquídeas, helechos, líquenes y musgos. Las plantas y animales de los bosques nublados presentan elevados niveles

de endemismo y con frecuencia tienen distribuciones espaciales reducidas. El rango altitudinal de los bosques nublados es de más de 3000 m en los Andes tropicales, de tal manera que las comunidades vegetales del extremo inferior del rango son sustancialmente diferentes a las comunidades del extremo superior de los límites altitudinales.

Procesos clave – El proceso clave de formación de los bosques nublados es la elevada humedad mantenida tanto por la precipitación vertical como por la horizontal, producidas por el agua de las nubes que es interceptada por la vegetación. La nubosidad y la niebla permanentes impiden al mismo tiempo la insolación y la evaporación. Los bosques nublados se encuentran con frecuencia en pendientes pronunciadas y el alto contenido de humedad del suelo provoca frecuentes deslizamientos de tierras. Las dinámicas de sucesión después de estos deslizamientos ayudan a mantener niveles relativamente elevados de recambio de especies y heterogeneidad del hábitat (Kessler 1999).

Usos humanos – Las fuertes pendientes, los suelos pobres y la humedad elevada han demostrado ser relativamente inhóspitos para los asentamientos humanos, a excepción de las áreas más secas o más estacionales del bosque nublado. La reciente expansión de la construcción de carreteras en los paisajes de bosques nublados proporciona mejores accesos para la extracción de madera y el pastoreo de ganado, conduciendo con frecuencia a la degradación de los bosques y a pastizales de poca calidad.

Sensibilidad y resiliencia – Los bosques nublados son muy sensibles a los cambios de humedad. Incluso un único episodio de sequía puede causar una elevada mortalidad vegetal (Benzing 1998; Foster 2001). Además, muchas especies de plantas y animales están adaptadas a bandas altitudinales muy estrechas que tienden a ser "eliminadas" por los cambios climáticos, aislando poblaciones y provocando extinciones locales. Debido a que la perturbación en forma de deslizamientos de tierras es un acontecimiento habitual en los bosques nublados, este sistema puede ser bastante resistente a las perturbaciones físicas. Los animales nómadas del bosque nublado como las aves y murciélagos pueden ser más flexibles porque pueden trasladarse a zonas con nuevos climas/bosques en busca de comida viajando distancias relativamente cortas.

Vulnerabilidad al futuro cambio climático – El incremento de las temperaturas ocasiona la elevación de los niveles basales de las nubes, proceso clave en la formación de los bosques nublados, lo que hace que estos hábitats sean muy vulnerables al cambio climático (Still *et al*. 1999; Foster 2001). Los bosques de las laderas escarpadas son vulnerables al incremento en la frecuencia de los deslizamientos durante los eventos extremos de precipitación, especialmente donde estos dejan al descubierto la roca desnuda. Una reducción de la humedad a causa del incremento de la temperatura y una menor precipitación procedente de las nubes hacen que los bosques nublados se vuelvan más vulnerables a la conversión y a las quemas para usos agrícolas y pastizales. Los límites altitudinales superiores de los bosques nublados están con frecuencia bordeados por vegetación de puna o páramo y son mantenidos por las quemas. En estas situaciones, las especies del bosque nublado podrían ver limitada su capacidad para dispersarse hacia arriba en busca de

un clima favorable. Los árboles de los bosques nublados podrían dispersarse muy lentamente hacia arriba incluso en ausencia de fuegos debido a su lento crecimiento y al tiempo que se necesita para la formación de suelos adecuados.

Bosque Andino Estacional

Descripción – Los bosques andinos estacionales se encuentran en las laderas y cumbres de los Andes tropicales en su conjunto, aunque son más extensos en Perú y Bolivia. Los árboles son de porte mediano, algunos de ellos son deciduos en la estación seca. Normalmente se encuentran como fragmentos relictos rodeados de matorrales antropogénicos y paisajes agrícolas.

Procesos clave – Una estación seca de 3-5 meses, cantidades moderadas de precipitación anual y suelos relativamente fértiles (derivados de la roca madre y no muy lixiviados) son típicos de este paisaje andino.

Usos humanos – Los bosques andinos estacionales son muy utilizados por los seres humanos debido a su clima agradable, que es muy adecuado para la agricultura, como la producción de café y el cultivo a pequeña escala de maíz, trigo, cítricos y cacao. Muchas áreas fueron deforestadas hace cientos e incluso miles de años.

Sensibilidad y resiliencia – Los bosques remanentes son altamente sensibles porque el intenso manejo humano los ha dejado fragmentados y susceptibles a la extinción. Las especies arbóreas son un tanto resilientes porque ya están adaptadas a la estación seca. La fertilidad del suelo y las tasas de crecimiento moderadas también contribuyen a las posibilidades de regeneración allí donde están protegidas y existen fuentes de semillas.

Vulnerabilidad al futuro cambio climático – Su resiliencia inherente hace a estos bosques menos vulnerables al cambio climático, aunque si la estación seca se alarga serían más vulnerables a las quemas y la tala. Un aumento de la precipitación puede estimular la resistencia a la destrucción antropogénica. De manera alternativa, estas podrían ser áreas atractivas para la implementación de programas de reforestación para el secuestro de carbono y la protección de los suelos.

Bosque Seco Andino

Descripción – Los bosques secos andinos están adaptados a sequías largas y severas. Se caracterizan por árboles de pequeña estatura con tallos gruesos y hojas deciduas pequeñas o gruesas. Muchas plantas también tienen espinas y fuertes defensas químicas para protegerse de la herbivoría. Estos bosques se encuentran principalmente en los valles interandinos de Ecuador, Perú y Bolivia, frecuentemente como fragmentos rodeados de paisajes dominados por el ser humano. Algunos componentes de estos sistemas adaptados a la sequía, como las cactáceas, presentan altos niveles de endemismo.

Procesos clave – Los bosques secos reciben pequeñas cantidades de precipitación anual y tienen 6-10 meses de estación seca. Su localización es altamente dependiente de las sombras de lluvia ocasionadas por la topografía local.

Usos humanos – Estos paisajes han sido fuertemente degradados o deforestados, al menos desde la época colonial, por la extracción de madera de alta calidad y el pastoreo de ganado.

Sensibilidad y resiliencia – La vegetación en los bosques secos andinos es resistente a las largas estaciones secas y por lo tanto no es muy sensible excepto a la alta frecuencia de quemas o al sobrepastoreo intensivo, como el de las cabras. Puede incluir plantas muy dependientes de los animales para la polinización y dispersión de semillas, haciéndolas susceptibles a la pérdida de mutualistas. Los bosques secos pueden regenerarse después de niveles moderados de pastoreo y quemas si están protegidos de estos factores de estrés, pero la regeneración de los lugares clareados es difícil.

Vulnerabilidad al cambio climático – Los bosques secos son algo vulnerables a las condiciones más secas que pueden derivar del cambio climático porque esto disminuiría la supervivencia de los árboles y promovería la invasión de arbustos y cactáceas. Sin embargo, serían sensibles a posibles incrementos de la precipitación.

Hábitats Acuáticos

Descripción – Los hábitats acuáticos de los Andes incluyen lagos, pantanos, ciénagas, turberas (también llamadas "bofedales" en Perú y Bolivia), ríos y arroyos. Se encuentran en toda la región a altitudes hasta la base de los glaciares. Estos sistemas albergan una diversidad de peces, macroinvertebrados y especies de algas (véase Maldonado *et al*., Capítulo 20), así como aves residentes y migratorias como somormujos, playeros, chorlitos y flamencos.

Procesos clave – El balance hidrológico de los hábitats acuáticos está regido por la interacción entre el ingreso de agua a través de la precipitación, la fusión de la nieve y los glaciares y las aguas subterráneas y las pérdidas a través de escorrentía y evaporación, los suelos, la vegetación y los usos humanos. Los lagos, pantanos y ciénagas se formaron por procesos glaciales, tectónicos y volcánicos (véase Maldonado *et al.*, Capítulo 20). El dinamismo de los sistemas fluviales varía mucho dependiendo de la pendiente del terreno sobre el que fluyen (véase Anderson *et al*., Capítulo 23).

Usos humanos – Los hábitats acuáticos albergan vida humana porque proporcionan agua para el consumo, la agricultura, el ganado, la producción de energía y la pesca (Luck *et al*. 2009).

Sensibilidad y resiliencia – Los hábitats acuáticos son muy sensibles al suministro de agua, tanto a nivel local como aguas arriba, a la temperatura (que afecta a los niveles de oxígeno) y la precipitación. También son sensibles a las fuentes de contaminación río arriba y a las pérdidas

de biodiversidad causadas por la introducción de especies ictícolas. Su sensibilidad está en función de su grado de conectividad con las fuentes de degradación (Freeman *et al*. 2007). Los sistemas acuáticos son algo resilientes porque frecuentemente pueden ser restaurados mediante el suministro de agua en la cantidad y estacionalidad adecuadas. Sin embargo, la eliminación de la contaminación y de la introducción de peces normalmente solo puede lograrse mediante una intervención humana de elevado costo económico. La demanda de agua frecuentemente lleva a su extracción desde sus sistemas naturales (véase Anderson *et al*., Capítulo 23).

Vulnerabilidad al futuro cambio climático – Los sistemas acuáticos son vulnerables al incremento de las temperaturas, que puede alterar el balance hidrológico (Vuille *et al*. 2008). Una vez los glaciares se hayan derretido por completo, muchos humedales andinos desaparecerán causando una pérdida local de la biodiversidad asociada a ellos. Cualquier disminución de la disponibilidad de agua en los ecosistemas naturales se verá agravada por la competencia de las necesidades humanas.

Cuadro 11.1. Características de los paisajes de los Andes tropicales (por Cuesta y Becerra 2009). No incluye las áreas transformadas por el ser humano (24.3 % de la superficie del suelo). La superficie de hábitats acuáticos está incluida en el paisaje donde se encuentran.

Paisaje	Altura (m)	Extensión (km^2)	Porcentaje de la superficie de los Andes tropicales
Páramo	> 3000	35 000	2.2
Puna húmeda	2000 – 6000[1]	183 475	13.8
Puna xerofítica	2000 – 6000[1]	100 390	12.8
Bosque nublado	1000 – 3500 (desde 600 en el centro y sureste de Bolivia)	211 068	11.3
Bosque andino estacional	800-3100 (desde 600 en Bolivia)	71 311	5.6
Bosque seco andino	600-4100	64 518	3.4

[1] El límite inferior se refiere a los sistemas de “prepuna” (Josse *et al*. 2009).

Conclusiones

Aunque existen muchas excepciones locales, los paisajes andinos más vulnerables al cambio climático son aquellos que han tenido la historia más corta de intervención humana: los páramos y los bosques nublados. Los páramos están sujetos a la invasión de las plantas leñosas, a la eliminación localizada y a la falta de áreas ladera arriba disponibles para que las especies asociadas

las colonicen. Los bosques nublados dependen de condiciones atmosféricas frágiles que pueden cambiar rápidamente al calentarse el clima. El cambio climático posiblemente mejorará la productividad agrícola tanto de los páramos como de los bosques nublados, intensificando su vulnerabilidad y la posibilidad de extinción de numerosas especies que han evolucionado allí (Valencia *et al.* 2000; Travis 2003; León *et al*. 2006).

Los ambientes acuáticos andinos pueden ser igualmente vulnerables debido al efecto directo de los procesos hidrológicos. El cambio climático, especialmente los patrones de precipitación, será espacialmente heterogéneo en los Andes (Marengo *et al*., Capítulo 7). Esto hace que sea difícil generalizar, pero la combinación del aumento de las temperaturas y la gran reducción de la masa glaciar durante las próximas pocas décadas probablemente conducirán a una disminución significativa del número y extensión de los humedales andinos.

Las especies que sobreviven hoy en la puna xerofítica y húmeda y en los bosques estacionales y secos han resistido largos períodos de alteración humana. También están adaptadas al estrés en forma de estaciones secas de duración variable. Estos factores sugieren que las especies de estos paisajes pueden ser en promedio menos vulnerables al cambio climático que las de los páramos y bosques nublados. Los cambios en los regímenes de precipitación, especialmente los incrementos, pueden ocasionar cambios en la composición de especies y promover invasiones de formas vegetales antes menos dominantes, pero las pérdidas de biodiversidad pueden ser menos severas que en sistemas más vulnerables.

La elevada topografía de los Andes podría desempeñar algún papel en la amortiguación de los extremos del cambio climático. Ciertamente, las especies tienen más posibilidades de trasladarse hacia arriba en busca de climas favorables que las especies de regiones poco elevadas, como la cuenca del Amazonas. Los lugares con fuertes gradientes climáticos sobre una escala espacial pequeña y donde los impactos de los vientos polares del sur son amortiguados por la orografía, pueden constituir un refugio adicional frente al cambio climático. Las concentraciones de especies endémicas que coinciden con estas áreas de climáticamente estables parecen apoyar esta hipótesis (Fjeldså *et al*. 1999).

Los ecólogos acaban de completar un primer mapa exhaustivo y las descripciones de los ecosistemas de los Andes tropicales. Teniendo en cuenta la amenaza que representa el cambio climático, necesitamos ahora desplazar la atención hacia un estudio profundo de la vulnerabilidad de estos ecosistemas. Reemplazar los servicios ecosistémicos de los ecosistemas naturales alterados puede ser difícil, pero puede ser necesario para abastecer de productos y agua a la población local. Sin embargo, la supervivencia de las especies nativas también depende de la integridad de los ecosistemas, así que también existe una necesidad de considerar las vulnerabilidades en todos sus aspectos. Profundizar nuestro conocimiento de las ideas presentadas aquí mejorará nuestra capacidad de manejo para la adaptación al cambio climático y para evitar en lo posible la pérdida de biodiversidad.

Literatura Citada

Argollo, J., C. Soliz y R. Villalba. 2004. Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes centrales de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 39(1):5-24.

Benzing, D. H. 1998. Vulnerability of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate Change* 39:519-540.

Colwell, R. K., G. Brehm, C. L. Cardelús, A. C. Gilman y J. T. Longino. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.

Cuesta, F. y M. T. Becerra. 2009. *Atlas de los Andes del norte y centro*. Lima: Secretaría General de la Comunidad Andina.

Denevan, W. M. 2001. *Cultivated landscapes of native Amazonia and the Andes*. Oxford: Oxford University Press.

Dillehay, T. D., J. Rossen, T. C. Andres y D. E. Williams. 2007. Preceramic on of peanut, squash, and cotton in northern Peru. *Science* 316:1890-1893.

Farley, K. A. 2007. Grasslands to tree plantations: forest transition in the Andes of Ecuador. *Annals of the Association of American Geographers* 97:755-771.

Fjeldså, J. 2002. *Polylepis* forests – vestiges of a vanishing ecosystem in the Andes. *Ecotropica* 8:111-123.

Fjeldså, J. y M. Kessler. 1996. *Conserving the biological diversity of* Polylepis *woodlands of the highlands of Peru and Bolivia: a contribution to sustainable natural resource management*. Copenhagen: NORDECO.

Fjeldså, J., E. Lambin y B. Mertens. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22:63-87.

Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55:73-106.

Freeman, M. C., C. M. Pringle y C. R. Jackson. 2007. Hydrologic connectivity and the contribution of stream headwaters to ecological integrity at regional scales. *Journal of the American Water Resources Association* 43:5-14.

Groves, C. R., D. B. Jensen, L. L. Valutis, K. H. Redford, M. L. Shaffer, J. M. Scott, J. V. Baumgartner, J. V. Higgins, M. W. Beck y M. G. Anderson. 2002. Planning for biodiversity conservation: putting conservation science into practice. *BioScience* 52:499- 512.

Halloy, S. R. P. 1983. El límite superior de aridez, límite de vegetación y el problema de los lagos, nevés y glaciares activos en el "Núcleo Árido" de la Cordillera Andina. Actas 1era Reunión Grupo Periglacial Argentino, Mendoza. *Anales 83, IANIGLA* 5:91-108.

Halloy, S. R. P. 1998. A new and rare plate-shaped *Geranium* from the Cumbres Calchaquíes, Tucumán, Argentina. *Brittonia* 50:467-472.

Halloy, S. R. P. 2002. Variations in community structure and growth rates of high-Andean plants with climatic fluctuations. Pp. 227-239 en *Mountain biodiversity: a global assessment*, editado por C. Körner y E. M. Spehn. London: Parthenon Publishing.

Intendencia Forestal y de Fauna Silvestre. 2002. *Evaluación poblacional del suri en los departamentos de Tacna y Puno*. Lima: Dirección de Conservación de Biodiversidad, Instituto Nacional de Recursos Naturales. Disponible en: http://www.inrena.gob.pe/iffs/biodiv/est_poblacionales.pdf.

Ives, A. R. y S. R. Carpenter. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317:58-62.

Josse, C., F. Cuesta, G. Navarro, V. Barrena, E. Cabrera, E. Chacón-Moreno, W. Ferreira, M. Peralvo, J. Saito y A. Tovar. 2009a. *Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Lima: Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTAUNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM y RUMBOL SRL.

Josse, C., G. Navarro, P. Comer, R. Evans, D. Faber-Langendoen, M. Fellows, G. Kittel, S. Menard, M. Pyne, M. Reid, K Schulz, K. Snow y J. Teague. 2003. *Ecological systems of Latin America and the Caribbean: a working classification of terrestrial systems*. Arlington, VA: NatureServe.

Kappelle, M. y A. D. Brown (eds.). 2001. *Bosques nublados del Neotrópico*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: INBio.

Kessler, M. 1999. Plant species richness and endemism during natural landslide succession in a perhumid montane forest in the Bolivian Andes. *Ecotropica* 5:123-136.

León, B., J. Roque, C. Ulloa, N. Pitman, P. M. Jørgensen y A. Cano. 2006. El libro rojo de las plantas endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología* 13(2):1-967.

López, R. P. 2003. Phytogeographical relations of the Andean dry valleys of Bolivia. *Journal of Biogeography* 30:1659-1668.

López, R. P. y C. Zambrana-Torrelio. 2006. Representation of Andean dry ecoregions in the protected areas of Bolivia: the situation in relation to the new phytogeographical findings. *Biodiversity and Conservation* 15:2163-2175.

Luck, G. W., K. M. A. Chan y J. P. Fay. 2009. Protecting ecosystem services and biodiversity in the world's watersheds. *Conservation Letters* 2:179-188.

Overpeck, J. T., P. J. Bartlein y T. Webb III. 1991. Potential magnitude of future vegetation change in eastern North America: comparisons with the past. *Science* 254:692-695.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637-669.

Smit, B., I. Burton, R. J. T. Klein y J. Wandel. 2000. An anatomy of adaptation to climate change and variability. *Climate Change* 45:223-251.

Soliz, C., R. Villalba, J. Argollo, M. S. Morales, D. A. Christie, J. Moya y J. Pacajes. 2009. Spatio-temporal variations in *Polylepis tarapacana* radial growth across the Bolivian Altiplano during the 20th century. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281:296-308.

Still, C. J., P. N. Foster y S. H. Schneider. 1999. Simulating the effects of climate change on tropical montante cloud forests. *Nature* 398:608-610.

Travis, J. M. J. 2003. Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 270:467-473.

Valencia Reyes, R., N. Pitman, S. León-Yánez y P. M. Jørgensen. 2000. *Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador 2000*. Quito: Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. 493 pp.

Vuille, M., B. Francou, P. Wagnon, I. Juen, G. Kaser, B. G. Mark y R. S. Bradley. 2008. Climate change and tropical Andean glaciers: past, present and future. *Earth-Science Reviews* 89:79-96.

Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg y F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.

Williams, J. W., S. T. Jackson y J. E. Kutzbach. 2007. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:475-482.

Young, K. R., B. León, P. M. Jørgensen y C. Ulloa Ulloa. 2007. Tropical and subtropical landscapes of the Andes Mountains. Pp. 200-216 en *The physical geography of South America*, editado por T. T. Veblen, K. R. Young y A. R. Orme. Oxford: Oxford University Press.

Aumento del Estrés Climático en los Ecosistemas Altoandinos de la Cordillera Central de Colombia

Daniel Ruiz Carrascal, María del Pilar Arroyave Maya, María Elena Gutiérrez Lagoueyte y Paula Andrea Zapata Jaramillo

Las zonas altas de los Andes septentrionales albergan ecosistemas únicos de humedales alpinos neotropicales conocidos como páramos. Estos ocupan la estrecha banda altitudinal que se encuentra por encima de los bosques andinos nublados (alrededor de los 2000-3500 m) y por debajo de las áreas de "nieves perpetuas" (por encima de los 4500 m). Los páramos suministran valiosos bienes y servicios ambientales como el abastecimiento continuo de agua para usos doméstico, agrícola e industrial (Buytaert *et al.* 2006). Las condiciones climáticas históricas de estos ambientes de altura se caracterizan por temperaturas promedio inferiores a 10ºC, frecuente cobertura de nubes y niebla, alta radiación UV, baja presión atmosférica, vientos fuertes y precipitación en forma de llovizna (Castaño 2002; Gutiérrez *et al*. 2006; Ruiz *et al.* 2008). Algunas de estas condiciones han cambiado drásticamente en las últimas décadas. La actividad humana a escalas local, regional y global ha empezado a introducir estrés antropogénico en los ambientes de alta montaña (Foster 2001; Díaz *et al.* 2003). En Colombia, por ejemplo, se han observado en los últimos años rápidos cambios ambientales y alteraciones en la integridad de los ecosistemas de páramo (Castaño 2002; Gutiérrez *et al*. 2006; Ruiz *et al.* 2008). Los cambios generados por las actividades humanas incluyen, entre otros, estrés hídrico durante las estaciones secas debido al retroceso de los glaciares y la desaparición de cuerpos de agua en la alta montaña, pérdida abrupta de biodiversidad, frecuente ocurrencia y rápida propagación de incendios naturales y antropogénicos, e incremento de la erosión. En este capítulo analizamos la información disponible.

Los Páramos del Parque Nacional Natural Los Nevados

Uno de los páramos más representativos de Colombia está localizado en el Parque Nacional Natural Los Nevados (04°25' a 05°15'N, 75°00' a 76°00'O), en el macizo volcánico El Ruiz-Tolima de la Cordillera Central de los Andes Colombianos. El Parque Los Nevados es un área protegida localizada en la región hidroclimática del Alto Cauca. Muchas corrientes de agua que tienen sus nacimientos en las zonas altas de los nevados de El Ruiz (5321 m) y Santa Isabel (5100 m) de la

Cordillera Central, alimentan las cuencas de alta montaña de los ríos Claro, Otún y Chinchiná, los cuales suministran agua de manera continua a las comunidades de las tierras bajas adyacentes. La orografía del macizo volcánico El Ruiz-Tolima y de los valles interandinos de los ríos Cauca y Magdalena permite desde bandas altitudinales tropicales hasta zonas nivales. Las condiciones climáticas históricas hacen posible la presencia de once zonas de vida de Holdridge (1987) en tan pequeño dominio espacial: desde los bosques húmedos tropicales (Tmf, por sus siglas en inglés) hasta la tundra alpina lluviosa (Art). Según el sistema de Cuatrecasas (1934), las condiciones climáticas históricas en la zona de la cuenca del río Claro sustentan el bosque húmedo andino, el bosque húmedo altoandino, el subpáramo lluvioso, el subpáramo húmedo, el páramo lluvioso y el superpáramo lluvioso. Registros de parcelas experimentales de muestreo (Ruiz *et al.* 2009) muestran que en las cabeceras de la cuenca del río Claro habitan muchas especies vegetales únicas. Especies clave y potencialmente bioindicadoras de los posibles cambios en la ubicación altitudinal y distribución de las zonas de vida incluyen: *Miconia salicifolia* (Melastomataceae) y *Berberis rigidifolia* (Berberidaceae) en el subpáramo; *Espeletia hartwegiana* (Asteraceae), *Plantago rigida* (Plantaginaceae) y *Valeriana plantaginae* (Valerianaceae) en el páramo; y *Senecio canescens* (Asteraceae), *Loricaria colombiana* (Asteraceae) y *Lycopodium crassum* (Lycopodiaceae) en el superpáramo.

Cambios Observados e Inferidos en las Condiciones Climáticas Históricas

Los patrones climáticos en la región de la Cordillera Central han cambiado (Ruiz *et al*. 2008). Las tendencias observadas en las temperaturas mínimas y máximas del aire a nivel de superficie, la cantidad de lluvia, la humedad relativa, las características de las nubes, el brillo solar y el rango diurno de temperatura sugieren que el estrés climático está aumentando en los ecosistemas de alta montaña de la Cordillera Central. Los cambios observados parecen ser consistentes con los cambios que están ocurriendo a nivel mundial (véase Figura 12.1) y en las escalas espaciales nacional y regional. Algunos aspectos clave de los cambios observados en las condiciones climáticas históricas se discuten a continuación.

Cambios en las Temperaturas del Aire a Nivel de Superficie, la Precipitación y la Humedad Relativa

Los estudios sobre cambios en condiciones climáticas de las zonas de vida de páramo son limitados debido a la falta de registros históricos de largo plazo. Sin embargo, existen pruebas suficientes que sugieren que se han producido cambios significativos en las temperaturas del aire a nivel de superficie y en la precipitación total anual en estos ambientes tropicales. Bradley *et al*. (2006), utilizando los registros de temperatura de varias estaciones instaladas a lo largo de los Andes tropicales, concluyeron que la tasa de incremento de las temperaturas del aire alcanzó +0.11 °C/década durante el período de 1939 a 1998. Para Colombia, Pabón (2003, 2004) mostró que las temperaturas ambientales promedio anuales aumentaron durante el período 1961-1990 a una tasa de +0.1 a +0.2 °C/década. Análisis más recientes (Departamento de Geografía, Universidad Nacional de Colombia 2005) indican que los incrementos de las temperaturas superficiales en la

región hidroclimática del Alto Cauca alcanzaron +0.12 °C/década durante el mismo período. Nuestros estudios recientes confirman estos hallazgos. Los análisis de los datos de las estaciones meteorológicas (véase la escala a nivel nacional en Ruiz *et al*. 2009) señalan incrementos de hasta +0.3 °C/década en las temperaturas promedio del aire a nivel de superficie a lo largo de las tres Cordilleras Andinas. A escala regional, la mayoría de las series temporales históricas de las temperaturas promedio anuales del aire a nivel de superficie observadas en las estaciones meteorológicas localizadas a lo largo de un transecto latitudinal a 5°, muestran tendencias positivas que podrían alcanzar los 0.4 °C/década en todos los flancos de las montañas.

Con respecto a la precipitación (véase la escala a nivel nacional en Ruiz *et al.* 2009), la mayoría de las estaciones instaladas a lo largo de las cadenas montañosas muestran tendencias negativas durante los últimos 25 años. Las estaciones localizadas en los valles interandinos presentan tendencias positivas. Las precipitaciones regionales también presentan cambios importantes:

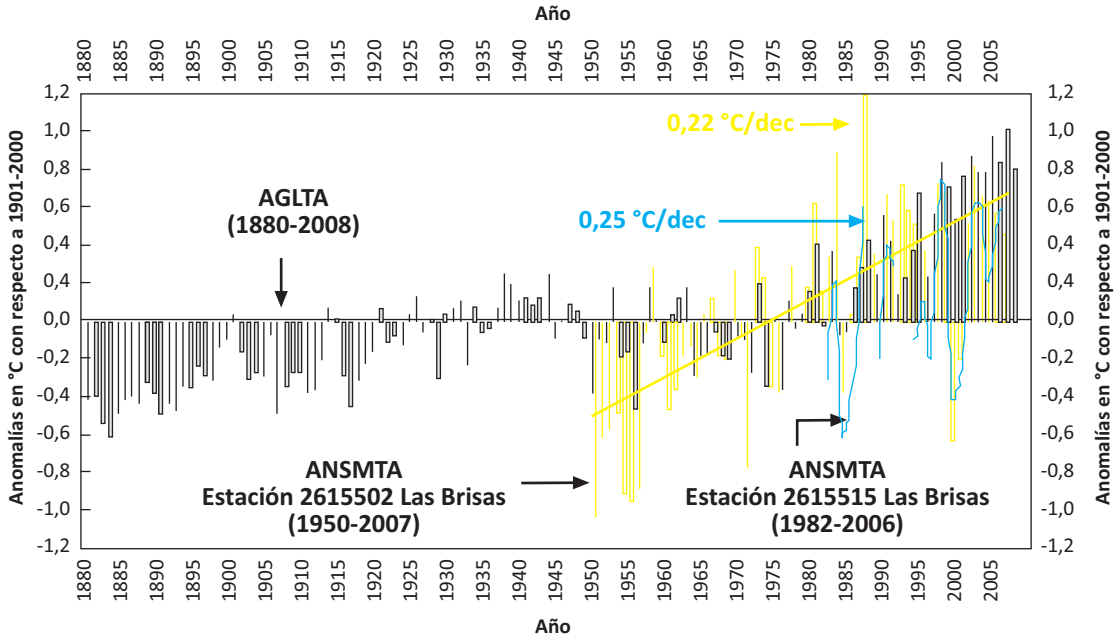


Figura 12.1: Anomalías de la temperatura terrestre promedio anual a nivel global (AGLTA; fuente: NOAA Satellite and Information Service – National Environmental Satellite, Data and Information Service) y anomalías de temperatura superficial promedio anual a nivel local (ANSMTA, observadas en las estaciones XII-2615502 Cenicafé e I-2615515 Las Brisas). Las anomalías se definen como desviaciones con respecto al promedio del siglo XX (1901-2000). Las tendencias lineales en las temperaturas del aire a nivel de superficie observadas en el área de la cuenca del río Claro exhiben tasas de incremento cercanas a 0.22-0.25 °C/década.

durante los últimos años se han observado incrementos en el flanco occidental de la Cordillera Occidental, donde la precipitación total anual está fuertemente influenciada por el levantamiento orográfico de la Corriente de Chorro del Chocó (Poveda y Mesa 2000; Vernekar *et al.* 2003). Por el contrario, las series temporales históricas del flanco oriental de la Cordillera Central, donde las cantidades de precipitación están influenciadas por el comportamiento de los vientos del este y por la Corriente de Chorro al este de la Cordillera Oriental (Vernekar *et al*. 2003), muestran en general tendencias hacia condiciones más secas. En los valles interandinos, algunas estaciones presentan tendencias positivas en la precipitación mientras que otras muestran tendencias negativas. En estos valles las cantidades de precipitación se ven afectadas por la altura y muestran influencias de los vientos alisios del noreste, que en esta zona se transforman en corrientes de valle que soplan hacia el sur.

En las áreas que rodean al Parque Nacional Natural Los Nevados, muchas de las variables climáticas que controlan la integridad de los ecosistemas de alta montaña también muestran cambios estadísticamente significativos (véase la escala local en Ruiz *et al.* 2009 las tasas específicas de cambio). Estas variables incluyen la precipitación total anual, la precipitación máxima diaria, las temperaturas mínimas durante los días más fríos, las temperaturas máximas durante los días más cálidos y la humedad relativa mínima. Los análisis sugieren que en Los Nevados y en las zonas altas sobre el flanco occidental de la Cordillera Central, la precipitación total anual en alturas por encima del óptimo pluviométrico (cerca de 1500 m) está disminuyendo. Por debajo de esa cota, algunas estaciones meteorológicas reportan ligeras tendencias crecientes. Los registros de precipitación diaria indican, en general, una mayor incidencia de precipitaciones inusualmente intensas. Las temperaturas mínimas en los días más fríos muestran tendencias positivas en todas las alturas, lo que sugiere que las temperaturas por debajo del punto de congelación y los días fríos se están volviendo menos frecuentes. Los incrementos en las temperaturas mínimas en las zonas altas son mayores que los observados en las zonas bajas. Las temperaturas máximas en los días más cálidos también están aumentando y, al igual que las temperaturas mínimas, muestran incrementos más acelerados en las zonas altas. Finalmente, los análisis sugieren que los valores de la humedad relativa mínima han disminuido significativamente en las zonas altas.

Cambios en las Características de las Nubes, el Brillo Solar y el Rango Diurno de Temperatura

Uno de los factores clave del aumento del estrés climático en los páramos colombianos es el cambio en la cobertura de nubes (Ruiz *et al.* 2008). La nubosidad es altamente dependiente de procesos regionales y locales: las interacciones acopladas entre las temperaturas superficiales del mar (TSM), los patrones de viento y el desplazamiento latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical controlan las condiciones regionales de nubosidad a escalas de tiempo intraanuales e interanuales. Los datos satelitales muestran importantes reducciones en la cobertura de nubes en la zona de alta montaña seleccionada durante las dos últimas décadas del siglo XX. Los cambios observados en la región parecen reflejar estos cambios en la nubosidad. Muchas de las estaciones meteorológicas del flanco occidental de la Cordillera Central que están ubicadas a altitudes

cercanas al óptimo pluviométrico, muestran tendencias negativas estadísticamente significativas en el brillo solar total anual y en sus valores diarios máximo, mínimo y promedio. Dichas reducciones en el brillo solar coinciden con los incrementos estadísticamente significativos del número total de días brumosos y con las disminuciones del número total de días soleados. Por el contrario, el número total de días brumosos por mes en zonas altas ha disminuido ligeramente durante las últimas décadas. Finalmente, los análisis de homogeneidad llevados a cabo en el Parque Nacional Natural Los Nevados sugieren que los rangos diurnos de temperatura máximo, mínimo (minDTR) y promedio en zonas altas se han incrementado durante las últimas décadas. Concretamente, el máximo DTR muestra tendencias positivas estadísticamente significativas en zonas altas, mientras que en zonas bajas muestra tendencias negativas. La tendencia positiva en zonas altas es una consecuencia de la diferencia entre las tasas de incremento de las temperaturas máximas y mínimas mencionadas anteriormente.

Balance Hídrico, Cuerpos de Agua en Zonas de Alta Montaña y Glaciares de Montaña

También se han producido cambios en los regímenes hidrológicos. Además de la precipitación, los aportes de agua al ciclo hidrológico en las cuencas de alta montaña incluyen los desagües procedentes de los cuerpos de agua y microhábitats acuáticos, la niebla, los glaciares y el deshielo. Nuestros análisis de los ciclos intraanuales de los caudales promedio de los ríos Claro, Otún y Chinchiná sugieren que sus caudales siguen los ciclos anuales bimodales de precipitación observados en los alrededores del Parque Nacional Natural los Nevados, pero con un mes de rezago. Los períodos de altos caudales promedio se observan normalmente durante abril-mayo-junio y octubre-noviembre-diciembre. Los períodos de baja escorrentía tienden a producirse durante enero-febrero y julio-agosto. Aunque los caudales mínimos muestran distribuciones intraanuales similares, los registros observados presentan importantes diferencias durante los períodos secos de enero-febrero y julio-agosto. Durante estos meses, el agua de escorrentía producto del deshielo de campos de nieve y glaciares, así como los aportes de agua procedentes de los cuerpos de agua de alta montaña y turberas aumentan la escorrentía superficial (es decir, la escorrentía superficial es mayor que la que se esperaría por únicamente precipitación). Este efecto es particularmente pronunciado en las cuencas de los ríos Claro y Otún. Por el contrario, en el río Chinchiná, que no recibe escorrentías procedentes del deshielo y donde los microhábitats acuáticos están limitados a unas pocas áreas en sus cabeceras, las reducciones de caudal durante los meses secos críticos son considerables.

Las disminuciones de la precipitación anual observadas en cotas por encima del óptimo pluviométrico y los incrementos en las temperaturas del aire a nivel de superficie, particularmente en las zonas altas, probablemente disminuirán la escorrentía. Análisis exploratorios sugieren tendencias negativas en los valores de caudales anuales máximo y promedio en los ríos Otún y Chinchiná durante los últimos 40 y 20 años, respectivamente, aunque estas tendencias no son estadísticamente significativas. Las descargas mínimas durante los meses críticos de enero-febrero y julio-agosto muestran cambios estadísticamente significativos en las series históricas disponibles.

En el río Otún, las descargas mínimas promedio de agua y los caudales mínimos durante el período más seco de enero-febrero muestran disminuciones de cerca de 1.0% y >6.0% por década, respectivamente, durante los últimos 40 años.

¿Tienen relación estas tendencias con la extensión de los cuerpos de agua y los glaciares de montaña? Los cuerpos de agua del Parque Nacional Natural Los Nevados han sufrido reducciones de su área superficial en los últimos años, y algunos ya han experimentado procesos naturales de secado y relleno con sedimentos, acompañados por una colonización gradual por parte de la vegetación local. Sin embargo, los cuerpos de agua también presentan una marcada estacionalidad controlada por las condiciones climáticas regionales. Los incrementos en sus niveles de agua son comunes durante abril-mayo y octubre-noviembre, mientras que las reducciones ocurren normalmente durante diciembre-enero-febrero y julio-agosto-septiembre. A escalas temporales interanuales, los cuerpos de agua de alta montaña muestran dinámicas relacionadas con las fases cálida y fría de El Niño-Oscilación del Sur. Concretamente, se han observado contracciones significativas, con respecto a pasadas márgenes de referencia, inducidas por sequías después de veranos por encima de lo normal que comúnmente acompañan a los eventos cálidos de El Niño.

Por otra parte, el glaciar Los Molinos en el flanco occidental del Nevado El Ruiz y la lengua glaciar de Conejeras en el flanco occidental del Nevado Santa Isabel han retrocedido drásticamente en los últimos años (Euscátegui 2002; Ceballos *et al*. 2006; IDEAM 2008). Estos retrocesos han sido forzados por actividad volcánica, cambios en condiciones climáticas y cambios en el albedo superficial local. Aunque existe poca información para deducir los impactos potenciales de los cambios en la extensión de los cuerpos de agua de alta montaña y los glaciares en el ecosistema como un todo, es probable que la desaparición de los cuerpos de agua y turberas y el retroceso de los glaciares de montaña estén afectando la integridad de los ecosistemas de páramo. Posiblemente el cambio en la disponibilidad de agua tiene y seguirá teniendo un efecto considerable.

Incendios en Alta Montaña

Los incendios constituyen una de las amenazas más serias para la integridad de los ecosistemas de alta montaña andinos y uno de los desafíos más importantes para la conservación de las áreas protegidas. En zonas altas los incendios ocasionan daños numerosos y casi irreversibles a los suelos, los humedales, la flora y la fauna del páramo. Los cambios en la estructura y composición de los ecosistemas de páramo asociados a incendios afectan el suministro de sus numerosos bienes y servicios ambientales. En los alrededores de Los Nevados, las zonas bajas y las zonas de amortiguación están habitadas por pequeños agricultores cuyas principales actividades productivas incluyen el pastoreo de ganado lechero y el cultivo de la papa. Las quemas usualmente están dirigidas a regenerar el pasto para el ganado, preparar el suelo tras la cosecha y expandir las tierras de cultivo. Estas quemas no están debidamente controladas y se propagan con frecuencia a zonas no “previstas” de la vegetación natural del páramo. Los incendios son particularmente peligrosos durante la estación seca dada la alta a muy alta vulnerabilidad de los hábitats de

páramo ante la ocurrencia y rápida propagación de los incendios durante este período. Los registros históricos de incendios en Los Nevados se remontan a 1994 (fuente: Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales). Estos registros incluyen el peor desastre ecológico que ha ocurrido en los ecosistemas de alta montaña protegidos en Colombia, el incendio de intensidad sin precedentes que tuvo lugar en los alrededores de la Laguna del Otún en julio de 2006 (Lotero *et al*. 2007). Este evento duró casi ocho días y afectó a más del 4% del parque. Desgraciadamente, desde 1994 el número de incendios por año, la superficie total afectada por año y la duración promedio de los incendios muestran fuertes tendencias positivas. Esto es resultado de varios factores tales como una débil capacidad institucional para reaccionar ante los incendios, una mayor cantidad de material combustible en la zona y condiciones climáticas más favorables para la propagación de los incendios. La mayoría de los eventos han sido generados por o están relacionados con las actividades humanas, pero es probable que los cambios en las condiciones climáticas hayan favorecido su rápida propagación. El aumento del número de eventos y las áreas afectadas parece estar relacionado con las tendencias positivas y negativas observadas en los registros de temperatura y humedad relativa (véase más arriba) respectivamente, registrados por las estaciones meteorológicas cercanas.

Esta conexión parece no ser una coincidencia. Los testimonios de expertos locales y guardaparques respaldan los vínculos entre la rápida propagación de los incendios en la actualidad y los cambios observados en las condiciones climáticas de la zona. Además, se ha observado una asociación entre el momento de ocurrencia de incendios, la superficie total afectada por mes y los ciclos intraanuales de las condiciones climáticas en el área de Los Nevados. La mayoría de los incendios ocurren durante las estaciones secas de junio-julio-agosto (JJA) y diciembre-enero-febrero (DEF). Valores altos de temperaturas máximas, relacionados con valores bajos de humedad relativa y precipitación, crean las condiciones para un incremento potencial en la propagación de los incendios de "pequeña escala" durante esos trimestres. Se ha observado que la mayor cantidad de eventos y las mayores superficies afectadas por mes se producen durante el trimestre JJA. Sin embargo, si no se tiene en cuenta el incendio sin precedentes de julio de 2006, el valor más alto de superficie total afectada por mes se produce durante DEF. En resumen, aunque los cambios en condiciones climáticas no están causando directamente un incremento de los incendios en zonas de alta montaña, las condiciones más secas favorecen su rápida propagación. Así, el aumento en la extensión de superficies afectadas y la duración de los incendios son alertas tempranas del incremento en la vulnerabilidad de los ecosistemas de páramo.

Proyecciones de los Modelos

Las proyecciones de los modelos sugieren de forma sistemática que las condiciones climáticas futuras serán desfavorables para las zonas de vida de páramo (Díaz *et al.* 2003; Vuille *et al*. 2003). Hulme y Sheard (1999) utilizaron los resultados de seis Modelos Climáticos Globales (MCG) para proponer escenarios climáticos futuros para los Andes septentrionales. De acuerdo con sus resultados, se espera que la precipitación total anual en la región central de la Cordillera Central

esté por encima del valor anual normal del período 1961-1990 para todos los escenarios de emisión. También indican que se esperan incrementos en los promedios anuales de temperatura en toda la región. Giorgi y Bi (2005) utilizaron simulaciones de MCG acoplados atmósfera-océano para el área septentrional de América del Sur para pronosticar aumentos de la precipitación durante estaciones húmedas futuras y disminuciones durante las estaciones secas. También se prevé que las temperaturas a nivel de superficie estén por encima de las condiciones históricas normales. Bradley *et al*. (2006) utilizaron resultados de MCG para sugerir que, a 5°N y altitudes de 3000-5000 m, se espera que las temperaturas promedio anuales se incrementen durante este siglo bajo el escenario A2 de Meehl *et al*. (2007). Para Colombia, se utilizaron recientemente técnicas de *downscaling* estadístico de los resultados de los MCG para estimar las condiciones climáticas futuras bajo un escenario de emisión $2xCO_2$ (Departamento de Geografía–Universidad Nacional de Colombia 2005). A escala nacional y para la región hidroclimática del Alto Cauca se espera que la precipitación total anual aumente o disminuya, dependiendo del modelo, pero en todos los casos se pronostica que los promedios de las temperaturas ambientales anuales estén por encima del promedio histórico.

Los resultados de MCG indican que se producirá un ascenso del nivel de las nubes en un mundo futuro más cálido (Meehl *et al.* 2007). Sugieren también que la mayoría de las áreas tropicales experimentarán una disminución de la cobertura de nubes neta en todos los estratos. En base a nuestros análisis de las anomalías de la TSM de enero (Ruiz *et al*. 2009), sugerimos que es posible que ocurra una significativa reducción de la cobertura de nubes en zonas altas durante los próximos 50 años bajo condiciones normales. Nuestro pronóstico de una reducción del 6.8% en la cobertura de nubes total con respecto al período 1984-2001, es 1.4 veces mayor que el cambio de -2.0% del promedio anual sugerido por Meehl *et al*. (2007) (pero coherente con él) para el período 2080-2099 con respecto a 1980-1999. Sostenemos también que si un fuerte episodio de El Niño ocurriese en 2050, la reducción de la cobertura de nubes promedio de enero podría ser más crítica.

Durante la primera mitad de este siglo se podrían presentar cambios en la estructura, composición, integridad y extensión de los ecosistemas de alta montaña que se encuentran en la cuenca del río Claro y las áreas cercanas. Los cambios en las condiciones climáticas que están ocurriendo podrían forzar desplazamientos hacia arriba de las transiciones entre zonas de vida, que generarían la aparición de nuevos ambientes, la expansión de otros y la reducción en la extensión de las bandas altitudinales subalpinas (páramo), alpinas (superpáramo) y nival (glaciares). La futura distribución de estos ecosistemas dependerá de su capacidad para adaptarse a los cambios climáticos esperados. Nuestros análisis indican que para 2050 las condiciones climáticas en la cuenca y en la región posiblemente serán adecuadas para la colonización del bosque seco montano bajo (LMdf) y el bosque húmedo montano (Mmf). También podría producirse un incremento del 56% en el área superficial del bosque montano húmedo (Mwf). Por el contrario, las zonas de vida de páramo lluvioso subandino (SArp), tundra lluviosa alpina (Art) y nival (N) podrían experimentar reducciones de alrededor del 31%, 53% y 80%, respectivamente, para 2050. En términos de la

clasificación de Cuatrecasas, las reducciones de las áreas de subpáramo, páramo, superpáramo y zonas nivales podrían ser de 83%, 22%, 53% y 80%, respectivamente. En cuanto a la superficie total de páramo, tales reducciones corresponden a una disminución total del área de cerca del 54%.

Impactos Potenciales en la Integridad de los Ecosistemas

Aunque sus impactos en la integridad de los hábitats de alta montaña son muy difíciles de evaluar, los cambios en las condiciones climáticas podrían conducir a la perturbación de los ecosistemas de páramo y de los bosques de niebla. Algunos de los impactos esperados incluyen:

- Se espera que se produzca una migración hacia arriba de especies vegetales de zonas bajas, reduciendo la extensión de los hábitats de páramo. Conforme el clima se calienta y los casquetes de hielo se derriten, se podría esperar un desplazamiento de las zonas de vida hacia altitudes mayores dado que, en el largo plazo, estas zonas mantendrían sus relaciones con la línea de nieve. Sin embargo, los rápidos desplazamientos hacia arriba que se deducen para el Nivel de Condensación por Elevación y los retrocesos de la línea de nieve observados en el terreno (ambas consideradas buenas aproximaciones de cambios en la vertical de las transiciones entre zonas de vida) sugieren que varias especies vegetales de alta montaña posiblemente serán incapaces de migrar hacia arriba. Los cambios de temperatura podrían favorecer la migración ascendente de muchas especies montanas, pero podrían también tener un impacto devastador en aquellas especies que se han adaptado y se han vuelto dependientes de las condiciones extremas de las zonas altas.

- Los cambios altitudinales en el brillo solar y la precipitación podrían contribuir al incremento de la tasa de desertificación de los hábitats montanos, que albergan en la actualidad una parte importante de la biodiversidad global.

- Las áreas donde solo solía caer nieve o llovizna podrían experimentar lluvias intensas debido al rápido ascenso del nivel de congelación. Los márgenes de los glaciares podrían experimentar un mayor riesgo de retroceso, contribuyendo a la disminución continua de la capacidad de autorregulación del sistema hidrológico.

- La disminución de la cantidad de nubes y de la cobertura de niebla debido a cambios en estabilidad atmosférica tendrá impactos importantes sobre el balance neto de radiación. Como consecuencia, la masa glaciar, los cuerpos de agua de alta montaña y las especies de montaña podrían verse aún más afectados.

- Por último, se espera que el aumento de la energía solar acelere el ciclo hidrológico e incremente la evapotranspiración, lo que tendría fuertes efectos sobre los cuerpos de agua y los microhábitats acuáticos.

Estos impactos combinados constituyen una seria amenaza para los hábitats únicos de páramo y, en consecuencia, para el suministro de agua en la región. En un futuro cercano, el abastecimiento de agua para consumo humano, generación de energía y agricultura tendrá un mayor costo económico (Vergara *et al*. 2007; Vergara 2009). Ahora se requieren con urgencia estrategias ambiciosas de manejo sostenible para proteger estos ambientes únicos, ricos, frágiles y altamente amenazados.

Literatura Citada

Bradley, R. S., M. Vuille, H. F. Díaz y W. Vergara. 2006. Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science* 312:1755-1756.

Buytaert, W., R. Célleri, B. De Bièvre, F. Cisneros, G. Wyseure, J. Deckers y R. Hofstede. 2006. Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews* 79:53-72.

Castaño, C. (ed.). 2002. *Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición hotspot & global climatic tensor*. Bogotá: Ministerio del Medio Ambiente e Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 387 pp.

Ceballos, J. L., C. Euscategui, J. Ramírez, M. Canon, C. Huggel, W. Haeberli y H. Machguth. 2006. Fast shrinkage of tropical glaciers in Colombia. *Annals of Glaciology* 43:194-201.

Cuatrecasas, J. 1934. Observaciones geobotánicas en Colombia. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, *Serie Botanica* 27:1-144.

Departamento de Geografía–Universidad Nacional de Colombia. 2005. *Escenarios de cambio climático para el territorio colombiano. Fase PDF-B, Integrated National Adaptation Pilot (INAP) - Informe Ejecutivo*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. 19 pp.

Díaz, H. F., M. Grosjean y L. Graumlich. 2003. Climate variability and change in high elevation regions: past, present and future. *Climatic Change* 59:1-4.

Euscátegui, C. 2002. Estado de los glaciares en Colombia y análisis de la dinámica glaciar en el Parque Los Nevados, asociada al cambio climático global. MSc thesis. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Geociencias.

Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical *montane* cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55:73-106.

Giorgi, F. y X. Bi. 2005. Updated regional precipitation and temperature changes for the 21st century from ensembles of recent AOGCM simulations. *Geophysical Research Letters* 32:L21715.

Gutiérrez, M. E., P. A. Zapata y D. Ruíz, 2006. *Entendimiento de las señales de cambio climático y variabilidad climática en la oferta hídrica superficial de cuencas hidrográficas en zonas de alta montaña*. Envigado, Antioquia: Environmental Engineering Program, Antioquia School of Engineering. 160 pp.

Hulme, M. y N. Sheard. 1999. Escenarios de cambio climático para países de los Andes del Norte. Norwich: Climatic Research Unit, University of East Anglia. 6 pp. Disponible en: http://www.climate.org/resources/climate-impacts/latinamerica.html.

Holdridge, L. R., 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2008. *Los glaciares colombianos: expresión del cambio climático global*. Disponible en: www.ideam.gov.co/publica/glaciares/glaciares.pdf.

Lotero, J. H., L. N. Trujillo, W. G. Vargas y O. Castellanos. 2007. *Restauración ecológica en páramos del Parque Nacional Natural Los Nevados: experiencias de restauración ecológica en páramos luego de incendios forestales en la cuenca alta del río Otún*. Bogotá: Editorial Andina. 152 pp.

Meehl, G. A., T. F. Stocker, W. D. Collins, P. Friedlingstein, A. T. Gaye, J. M. Gregory, A. Kitoh, R. Knutti, J. M. Murphy, A. Noda, S. C. B. Raper, I. G. Watterson, A. J. Weaver y Z.-C. Zhao. 2007. Global climate projections. In *Climate change 2007: the physical science basis*. *Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, editado por S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor y H. L. Miller. Cambridge: Cambridge University Press.

Pabón, J. D. 2003. El cambio climático global y su manifestación en Colombia. *Cuadernos de Geografia* 12(1-2):111-119.

Pabón, J. D. 2004. El cambio climático y sus manifestaciones en Colombia. *Innovación y Ciencia* 11(3-4):68-73.

Poveda, G. y O. J. Mesa. 2000. On the existence of Lloró (the rainiest locality on Earth): enhanced ocean–land–atmosphere interaction by a low level jet. *Geophysical Research Letters* 27:1675-1678.

Ruiz, D., M. P. Arroyave, A. M. Molina, J. F. Barros, M. E. Gutiérrez y P. A. Zapata. 2009. *Signals of climate variability/change in surface water supply of high-mountain watersheds – case study: Claro River high mountain basin, Los Nevados Natural Park, Andean Central Mountain Range, Colombia*. Medellin: World Bank Group and School of Engineering. 207 pp.

Ruiz, D., H. A. Moreno, M. E. Gutiérrez y P. A. Zapata. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of the Total Environment* 398:122-132.

Vergara, W. (ed.). 2009. *Assessing the potential consequences of climate destabilization in Latin America*. *Latin America and Caribbean Region Sustainable Development Working Paper 32*. The World Bank. 115 pp.

Vergara, W., A. M. Deeb, A. M. Valencia, R. S. Bradley, B. Francou, A. Zarzar, A. Grünwaldt y S. M. Haeussling. 2007. Economic impacts of rapid glacier retreat in the Andes. *EOS, Transactions American Geophysical Union* 88(25):261-264.

Vernekar, A. D., B. P. Kirtman y M. J. Fennessy. 2003. Low-level jets and their effects on the South American summer climate as simulated by the NCEP Eta model. *Journal of Climate* 16:297-311.

Vuille, M., R. S. Bradley, M. Werner y F. Keimig. 2003. 20th century climate change in the tropical Andes: observations and model results. *Climatic Change* 59:75-99.

Patrones Regionales de Diversidad y Endemismo en las Plantas Vasculares

Peter M. Jørgensen, Carmen Ulloa Ulloa, Blanca León, Susana León-Yánez, Stephan G. Beck, Michael Nee, James L. Zarucchi, Marcela Celis, Rodrigo Bernal y Robbert Gradstein

Se ha estimado que el número total de especies de plantas vasculares de la Tierra se encuentra entre 223 000 y 420 000 (Govaerts 2003; Scotland y Wortley 2003). La flora de América del Sur, por sí sola, podría estar compuesta por unas 90 000 especies (Henderson *et al*. 1991). Los Andes septentrionales suelen considerarse el punto crítico de biodiversidad más importante del planeta, aunque esto no se basa solamente en las plantas (Rodríguez-Mahecha *et al*. 2004). Los puntos críticos (*hotspots*) se definen como áreas de elevada biodiversidad y altos niveles de endemismo y su objetivo es concentrar los esfuerzos de conservación en esas áreas, salvando así el mayor número de especies con el mínimo esfuerzo y gasto económico (Myers 1998; Myers *et al*. 2000). Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia cubren aproximadamente el 2.4% de la superficie terrestre y el 21% de América del Sur, pero albergan el 12-22% de la flora mundial y el 55% de la flora de América del Sur, y el porcentaje de endemismos en cada país constituye el 25-30%.

Tanto la teoría como el trabajo empírico indican que los principales factores que determinan la riqueza de especies son la energía y el agua disponibles, la topografía y la heterogeneidad edáfica, los factores históricos, las posibles limitaciones geométricas (el efecto de dominio medio) y obviamente la extensión del área en cuestión (Simpson 1964; Rosenzweig 1995; O'Brien 1998; Colwell y Lees 2000; Field 2005; Jiménez *et al.* 2009; Distler *et al.* 2009). Estos factores determinantes se abordan en detalle en este libro (Kessler *et al*., Capítulo 14), pero varias características geofísicas importantes de la región ayudan a explicar la riqueza de especies vegetales. Latitudinalmente, los Andes, con una orogenia que abarca 18-20 millones de años, recorren los cuatro países estableciendo amplios rangos y variaciones en los factores edáficos y topográficos, que a su vez alteran con frecuencia y de manera drástica los niveles de humedad en distancias muy cortas. Muchas características topográficas complejas, como los valles de Huancamba y el Girón-Paute, forman barreras en dirección este-oeste, mientras los valles del Magdalena y del Cauca son ejemplos de barreras en dirección norte-sur (Jørgensen y Ulloa Ulloa 1994; Weigend *et al.* 2005, Young *et al*. 2002; Josse *et al*., Capítulo 10). Las áreas más antiguas de los Andes se encuentran

en el sur, mientras que las montañas son cada vez más jóvenes hacia el norte, lo que da lugar a diferencias graduales en la historia evolutiva (Gregory-Wodzicki 2000; Josse *et al*., Capítulo 10). Las zonas de origen de la inmigración hacia estas montañas más jóvenes son las áreas montañosas erosionadas más antiguas del Escudo de Guyana y el Escudo Brasileño, de América Central y Norteamérica a través del istmo de Panamá y de las áreas templadas del sur (Graham 2009). La naturaleza en mosaico y el entrecruzamiento de muchos gradientes sientan las bases para una región extremadamente rica en flora. Los mecanismos que crean y mantienen esta riqueza aún no se conocen bien. Esto constituye un serio impedimento a la hora de evaluar qué ocurrirá ante el cambio climático. Al no conocer por completo los mecanismos que hay detrás de los patrones de riqueza de las especies, es casi imposible prever qué le sucederá a la biodiversidad de la zona cuando se produzcan cambios en uno o más parámetros.

Conocimiento Actual sobre la Flora de los Andes Tropicales

La flora de la región ha sido tema de investigación por más de 250 años, lo que se ha traducido en miles de publicaciones sobre taxonomía. La síntesis de esta información se encuentra en cuatro catálogos. En el caso de Perú (Brako y Zarucchi 1993) y Ecuador (Jørgensen y León-Yánez 1999), tienen también sus respectivos apéndices (Ulloa Ulloa *et al.* 2004; Ulloa Ulloa y Neill 2005). En cuanto a Bolivia, se está recopilando información para un catálogo de plantas vasculares. También se está preparando el catálogo colombiano; en la actualidad solo se dispone de información preliminar (Bernal *et al*. 2006; Bernal *et al*. 2007). Cada uno de los cuatro catálogos consultó y sintetizó más de 3000 referencias. Los catálogos constituyen la aproximación más completa a la riqueza de especies de estos países. La densidad de la colección y el tiempo transcurrido desde la última revisión o tratamiento florístico suponen un sesgo en nuestro conocimiento que solo puede corregirse generando información nueva, es decir, generando más colecciones y más trabajo florístico o monográfico.

Riqueza de Plantas Vasculares en Diferentes Niveles Taxonómicos

Existe un total de 338 familias vegetales en los cuatro países de los Andes tropicales, 294 de las cuales se encuentran en Colombia, 238 en Ecuador, 242 en Perú y 241 en Bolivia. El índice de semejanza de Sørensen para las comparaciones por pares de las familias entre países varía de 0.76 a 0.94. Cincuenta y dos (52) familias solo se encuentran en un país, 74 en dos países y 33 en tres países, mientras que 179 familias están presentes en los cuatro países. La Tabla 13.1 muestra las familias con mayor número de especies. Las floras a nivel de familia son, como se esperaba, muy similares. Las diferencias pueden deberse a la inclusión de familias introducidas y posiblemente a diferencias en los sistemas taxonómicos utilizados. No solo el número de familias es similar y muchas familias están presentes en la mayoría de los países, sino que también las familias más ricas en especies son prácticamente las mismas (Tabla 13.1). Se encontraron un total de 4002 géneros en los cuatro países, 2944 de los cuales están en Colombia, 2302 en Ecuador, 2635 en Perú y 2507 en Bolivia. El número de géneros es similar en todos los países. El índice de

similitud de Sørensen para comparaciones por pares de los géneros entre países varía de 0.67 a 0.81. Se encontraron un total de 1165 géneros en un solo país, 697 en dos países, 670 en tres, mientras que 1428 son compartidos por los cuatro países. La Tabla 13.2 muestra los géneros más ricos en especies por cada país. Las floras genéricas son similares, pero muestran más diferencias que las familias. Varios géneros parecen presentar una tendencia latitudinal a volverse menos ricos en especies hacia el sur (Tabla 13.2), mientras que otros como *Senecio* y *Solanum* parecen mostrar una tendencia diferente. En el caso de *Senecio*, sin embargo, los patrones reales están muy enmascarados por la forma en que este género es definido en los distintos tratamientos.

Tabla 13.1. Las 10 familias más ricas en especies.

	Colombia	**Eduador**	**Perú**	**Bolivia**
Orchidaceae	3588	3630	2057	844
Asteraceae	1420	966	1655	1361
Rubiaceae	1214	658	822	444
Melastomataceae	948	572	663	354
Poaceae	813	560	755	840
Piperaceae	605	456	823	212*
Araceae	591	443	283*	139*
Fabaceae	568	601	1024	999
Bromeliaceae	493	514	465	327*
Solanaceae	441	368	614	400
Euphorbiaceae	394*	221*	285*	371
Cyperaceae	328*	222*	234*	312

* indica un puesto inferior a la décima posición en el respectivo país

Tabla 13.2. Los 10 géneros más ricos en especies.

	Colombia	**Eduador**	**Perú**	**Bolivia**
Epidendrum	465	443	251	115
Piper	373	225	438	92
Miconia	331	243	299	161
Anthurium	262	236	93*	39*
Lepanthes	262	313	46*	61*
Maxillaria	238	195	171	2*
Psychotria	234	136*	173	83*
Peperomia	230	229	384	120
Solanum 30	229	189*	299	230
Elaphoglossum	175	132*	143*	133
Pleurothallis	115*	429	148*	127
Stelis	115*	327	94*	55*
Masdevallia	101*	229	155	52*
Senecio	56*	11*	199	113
Lupinus	47*	22*	171	53*
Tillandsia	78*	104*	143*	107
Thelypteris	120*	110*	104*	98

* indica un puesto inferior a la décima posición en el respectivo país

El número de especies de plantas vasculares encontradas en Colombia es 24 405, mientras que Ecuador presenta 16 006, Perú 19 232 y Bolivia 14 387. El número total de especies encontradas en los tres países más meridionales es 36 192. Las comparaciones entre países no pueden incluir Colombia porque actualmente no se dispone de una lista de especies para el análisis. El número total de especies encontradas en los cuatro países se estima en 45 000-50 000. El índice de similitud de Sørensen entre Ecuador y Perú es 0.40, entre Ecuador y Bolivia 0.26 y entre Perú y Bolivia 0.34. Solo 3365 especies se encuentran en los tres países, 6687 se encuentran en dos países, mientras que 26 140 solo se encuentran en un país.

Una evaluación de la amenaza debida al cambio climático en los tres niveles taxonómicos indicaría que las familias amenazadas deberían buscarse entre aquellas de distribución restringida o familias endémicas, y muy posiblemente entre las que presentan adaptaciones climáticas muy específicas. Ejemplos de estas familias son: Alzateaceae, Columelliaceae y Malesherbiaceae (Young *et al.* 2002). En cuanto a géneros completos bajo amenaza, buscaríamos de nuevo los que están restringidos tanto geográfica como climáticamente. Los géneros endémicos son numerosos; se encuentran ejemplos en Ulloa Ulloa y Jørgensen (1995). Alrededor del 50% de las especies son de distribución restringida. Esto indica que una alta proporción de las especies tienen pequeños rangos de distribución, lo que las hace estar en mayor riesgo.

Patrones Altitudinales de Riqueza

Hemos podido establecer una comparación del número de especies en franjas altitudinales de 500 m para Ecuador, Perú y Bolivia, y controlar el área de cada franja mediante una transformación logarítmica. Los resultados se presentan en las Figuras 13.1a-d. La Figura 13.1a muestra el simple recuento de especies por franja altitudinal, y hay que destacar que la forma de las curvas es muy similar para los tres países. Ecuador presenta más especies de 500 a 3500 m que los otros dos países, pero menos especies en las franjas altitudinales superiores donde la superficie es menor. En las tierras bajas, Ecuador presenta más especies que Bolivia, pero menos que Perú. Algunas explicaciones posibles se centran en la menor superficie de Ecuador en comparación con la de Perú, en la húmeda costa Pacífica de Ecuador y en la extensa región seca que se encuentra al sureste de Bolivia. También puede existir una tendencia latitudinal y otros factores que desempeñen un papel importante. Cuando el número de especies se corrige con el logaritmo del área de cada franja altitudinal (Figura 13.1b), las regresiones lineales del número de especies por unidad de área frente a la altitud son significativas, y más del 90% de la variabilidad en los datos se explica por la superficie disponible en todos los países. Todos los cálculos de superficies se realizaron con ArcMap 9.3. El MDE[1] de 90 m fue obtenido de Javis *et al.* (2008). La pendiente de las líneas de regresión varía. Ecuador tiene la riqueza corregida más alta y la pendiente más pronunciada a lo largo del gradiente altitudinal. En Perú y Bolivia se suceden de forma progresiva una disminución de la riqueza y un importante aplanamiento.

[1] Modelo Digital de Elevación

En las Figuras 13.1 c-d comparamos el número de especies con el área de las franjas altitudinales de cada país (Figura 13.1c). Después de la transformación logarítmica de las áreas (Figura 13.1d), surge una fuerte relación lineal para Ecuador (cuadrados negros y línea de regresión negra, R^2= 0.9), mientras que no se evidencia un patrón claro para Bolivia y Perú (R^2< 0.15). El área de una franja altitudinal es, en otras palabras, un indicador relativamente bueno del número de especies en Ecuador, pero no en Perú y Bolivia.

Una manera de evaluar si una franja está o no bien colectada es examinar el número de colecciones por unidad de área. Campbell (1989) propuso un valor umbral de 1 colección/km^2 para indicar áreas bien colectadas. Utilizando este umbral, los datos de Tropicos® indican que en Ecuador todas las franjas altitudinales están bien colectadas menos la zona de 0-500 m (0.8 colecciones/km^2); todas las demás franjas presentan alrededor de 1.6 colecciones/km^2, con un valor máximo de 3.2 a 2500-3000 m. En Perú, todas las franjas presentan alrededor de 0.6 colecciones/km^2 o menos, es decir, menos que la franja menos estudiada de Ecuador y muy por debajo del umbral. Los valores mínimos son 0.02 y 0.03 colecciones/km^2 a >4500 m y 4000-4500 m, respectivamente. El valor máximo de 0.6 se encuentra a 2000-2500 m. En Bolivia la situación es solo un poco mejor, con un valor máximo de 0.7 tanto a 1500-2000 m como a 2000-2500 m, y valores mínimos de 0.05-0.08 desde 3500 m a >4500 m. La escasa documentación sobre la flora de las zonas más elevadas es un problema, ya que se espera que los efectos del cambio climático sean más severos en ellas.

Patrones de Riqueza Basados en Unidades Políticas (divisiones políticas principales)

Hemos intentado utilizar la división política principal (departamentos y provincias) en un análisis, para ver si se puede encontrar un gradiente latitudinal en los datos. La predicción es que existirían más especies en las unidades políticas localizadas cerca de la línea del ecuador, donde se dispone de más energía y la estacionalidad es limitada. Una única transformación logarítmica, como el número de especies/Log del área, constituye una regresión lineal con poco ajuste (R^2= 0.04), mientras que una transformación logarítmica tanto del número de especies como del área da un ajuste relativamente bueno y una pendiente de 0.01 Log de especies/Log de la disminución del área por grado (R^2=0.51) (Figura 13.2).

Especies Endémicas Nacionales

A continuación, estamos considerando todas las especies restringidas a un país como especies endémicas. Para elaborar las listas rojas se utilizaron los catálogos de Ecuador y Perú. El estado de amenaza de las especies endémicas fue evaluado utilizando el criterio de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (IUCN 1994, 2001). Esto dio como resultado las listas rojas de Ecuador (Valencia *et al.* 2000) y Perú (León *et al*. 2006) y una segunda versión actualizada para Ecuador. El número de especies endémicas encontradas en Bolivia se extrajo del Catálogo de Bolivia. Las especies pueden mostrar una gran variedad de rangos de distribución en función del tamaño del país en el que se encuentran.

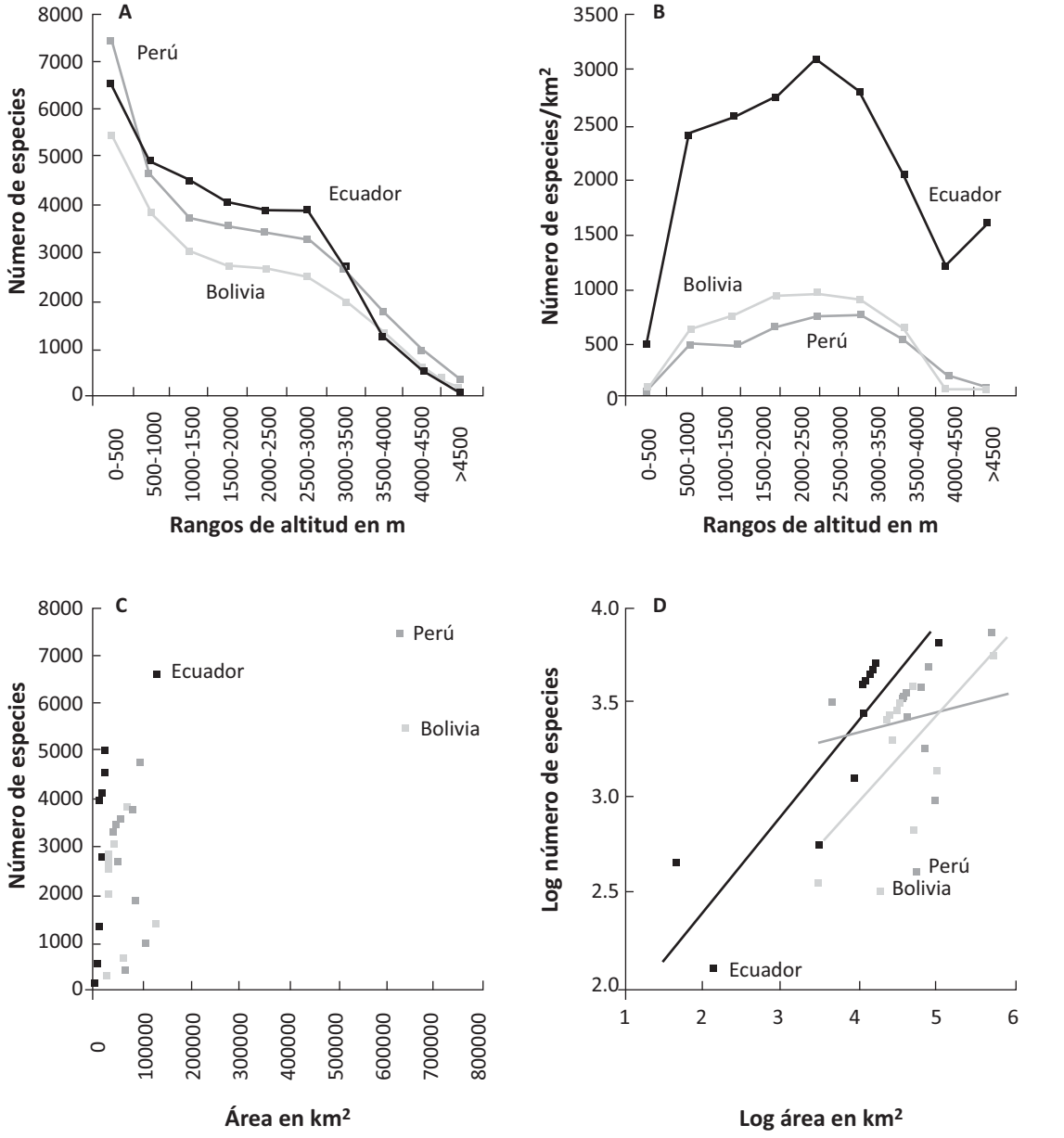


Figura 13.1. A. Número de especies en las franjas altitudinales para los tres países: Ecuador, Perú y Bolivia. B. Número de especies por logaritmo del área de las zonas en las franjas altitudinales. Ecuador: cuadrados y línea de regresión negra (R^2= 0.917). Perú: cuadrados y línea de regresión gris claro (R^2= 0.9239), Bolivia: cuadrados y línea de regresión gris oscuro (R^2= 0.9587). C. Número de especies en las zonas de elevación versus el área de las zonas de elevación. D. Logaritmo del número de especies en las zonas de elevación versus el logaritmo del área de las mismas. Ecuador: cuadrados y línea de regresión negra (R^2= 0.7723). Perú: cuadrados y líneas de regresión gris claro (R^2= 0.024). Bolivia: cuadrados y línea de regresión gris oscuro (R^2= 0.3594).

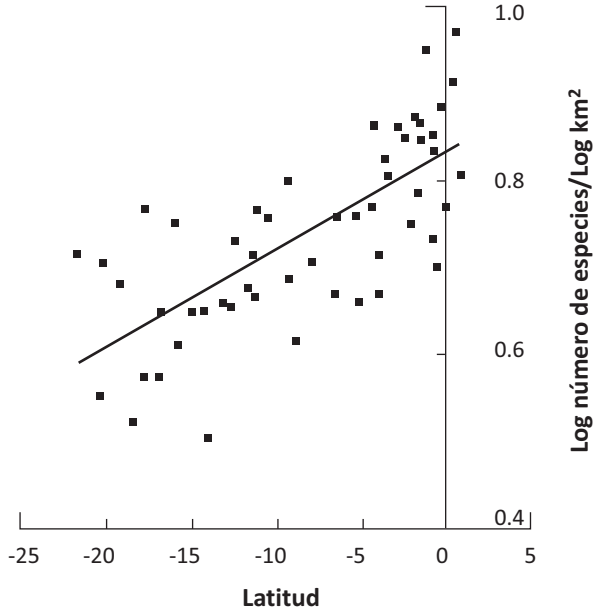


Figura 13.2. Punto medio latitudinal de la primera división política frente al logaritmo del número de especies por el logaritmo del área (R^2 = 0.5154).

Los dos inventarios de Ecuador del 2000 y 2008 (Valencia *et al*. 2000) incluyen 4011 y 4433 especies endémicas respectivamente, es decir, un incremento de 422 especies entre ambos períodos de tiempo. Perú tiene 5581 especies endémicas, de las cuales 3483 fueron evaluadas por León *et al.* (2006). En Ecuador, todas las categorías de la IUCN (excepto No Evaluada, Casi Amenazada y Datos Insuficientes) mostraron un incremento durante el período de ocho años transcurrido entre las evaluaciones, tanto en números absolutos como en porcentajes de especies. Este desarrollo negativo indica que cada vez más especies se encuentran en categorías que requieren acciones de conservación o un monitoreo más cuidadoso.

Subdividimos las categorías de IUCN en una unión de categorías de amenaza (CA) que incluye los taxones Extintos, En Peligro Crítico, En Peligro y Vulnerables, frente a una unión de categorías no amenazadas (CNA) que incluye los taxones que presentan Preocupación Menor, Datos Insuficientes y los No Evaluados. Se espera que la diferencia entre las CA y las CNA en Ecuador sea mayor que en Perú como un efecto de su menor extensión. En la Figura 13.3a, el número de especies por franja altitudinal muestra un claro máximo de CA en los niveles intermedios tanto en Ecuador como en Perú. En Perú, las CNA tienen un máximo en los niveles intermedios, mientras que la relación podría ser casi lineal negativa en Ecuador. Ecuador tiene más especies en CA por franja altitudinal que Perú. Cuando se examina la proporción de CA y CNA en la riqueza total de cada franja altitudinal (Figura 13.3b), el incremento de la altitud hace que las CA sean una parte cada

vez más destacada de la flora. En las zonas de 0-100 m, el 5-10% de las especies son CA, los niveles más elevados por encima del 20% se encuentran a alturas de 1500-3000 m en Ecuador y de 3000-3500 m en Perú. Al utilizar el logaritmo del área, se puede hacer la misma observación general a excepción de la caída más drástica en las franjas altitudinales superiores (Figura 13.3c). Un control combinado elimina la disminución que se observa a altitudes superiores en la figura 3c (Figura 13.3d) y demuestra que las especies amenazadas (CA) se encuentran fundamentalmente en los bosques montanos, la puna y la vegetación de páramo, formaciones que se reducirán considerablemente a causa de los cambios climáticos esperados.

Plantas Amenazadas en un Clima Cambiante

El Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC 2007) predijo que el 20-30% de las especies vegetales estarían en riesgo de extinción ante un incremento moderado de la temperatura de 1.5-2.5 °C. A los niveles actuales, al menos el 15-20% de las especies de Ecuador y Perú presentan ya un cierto riesgo de extinción (Valencia *et al*. 2000; Pitman y Jørgensen 2002; León *et al*. 2006). Las plantas tienen opciones limitadas para responder al cambio climático. Son inmóviles durante gran parte de su ciclo de vida y solo en su fase de distribución como semillas o esporas tienen la oportunidad de moverse y establecerse en diferentes ubicaciones geográficas dentro de su nicho climático de preferencia. Sabemos por los estudios de distribución de plantas en Europa que muchas especies de árboles, incluso 10000 años después de la última glaciación, aún tienen que completar su rango actual de potencial geográfico, es decir, que todavía no han colonizado las áreas más septentrionales que son capaces de alcanzar y en las que serían capaces de mantener poblaciones viables (Svenning y Skov 2004; Svenning *et al.* 2008). En otros casos, las velocidades de migración están a la par con los cambios climáticos o superan lo que se pensaba posible (Cain *et al.* 1998; Clark 1998; Davis y Shaw 2001; Pakeman 2001). Existe mucha documentación sobre los movimientos verticales de la vegetación andina (Hammen 1974; Hooghiemstra 1989) y esto puede hacer que algunos piensen que las plantas se están desplazando lo suficientemente rápido como para que el cambio climático no sea tan catastrófico como se pensaba en un principio. Los cambios que observamos y que se esperan en el futuro son, sin embargo, varias veces más rápidos que los experimentados por las plantas durante los últimos 10 000 años, y cada especie vegetal responderá de forma individualizada (Peters 1990). Las plantas deben 1) ser capaces de detectar el cambio climático y encontrar nuevas áreas que se correspondan con su nicho habitual, es decir, migrar sincronizadamente con los cambios del clima, 2) ser capaces de migrar de forma irregular mediante una dispersión estocástica de larga distancia, 3) estar preadaptadas a la nueva situación, es decir, tener la suficiente plasticidad genética para sobrevivir y quizás incluso prosperar y expandirse en la misma zona donde viven en la actualidad, 4) ser capaces de evolucionar genéticamente hacia formas adaptadas a la nueva situación y sobrevivir en el lugar o 5) extinguirse (Jackson y Overpeck 2000; Pigliucci 2001; Ackerly 2003; Jump y Peñuelas 2005). Las especies que son incapaces de migrar en sincronía con los cambios climáticos pueden necesitar ayuda en forma de migración asistida (Hoegh-Guldberg *et al*. 2008; Hunter 2008).

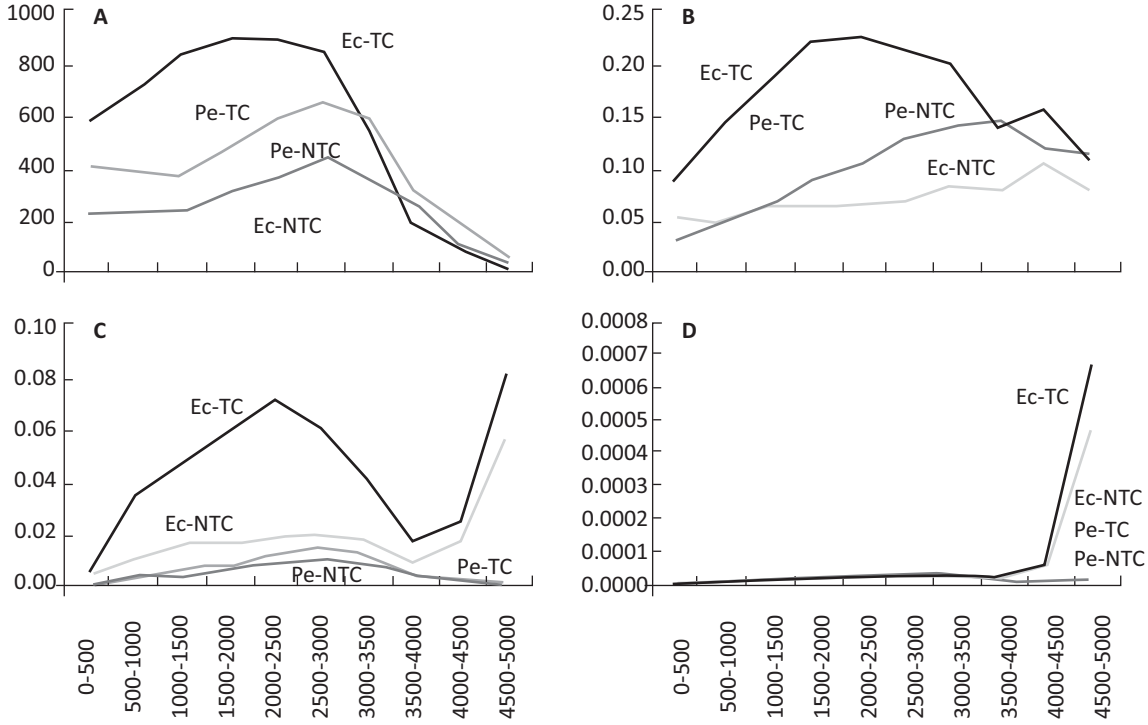


Figura 13.3. A. Número de especies endémicas en la categoría amenazada (CA) y en la categoría no amenazada (CNA) en las franjas altitudinales de Ecuador y Perú.
B. Número de especies endémicas de CA y CNA por el número total de especies en las franjas altitudinales de Ecuador y Perú.
C. Número de especies endémicas CA y CNA por logaritmo del área de las franjas altitudinales de Ecuador y Perú.
D. Número de especies endémicas en CA y CNA por el total de especies y por el logaritmo del área de las franjas altitudinales de Ecuador y Perú.

Recomendaciones

Estamos logrando un mejor conocimiento del conjunto de las especies en la región, de sus rangos de distribución, así como de su estado de amenaza. Sin embargo, el número de especies nuevas que continúan sin ser descubiertas ni descritas es, solo para Ecuador, del orden de una nueva especie cada dos días. En consecuencia, pasará un largo tiempo hasta que tengamos un panorama global exhaustivo y completo.

Monitorear una sola especie indicadora no será suficiente en el futuro, ya que las especies migrarán de forma individualizada (Peters 1990). Será necesario monitorear muchas especies de cada ecosistema para controlar las amenazas y el desarrollo, y tendremos que adquirir el suficiente conocimiento para intervenir a tiempo, ayudando a una especie o a un grupo de especies para que migren a nuevos nichos adecuados (Hoegh-Guldberg *et al*. 2008; Hunter 2008).

Lograr un conocimiento completo de todos los taxones en un tiempo asequible será muy difícil teniendo en cuenta el número de especialistas en taxonomía y el tiempo que se requiere para la elaboración de floras y monografías, a pesar de las buenas intenciones de la Convención de Diversidad Biológica para completar un listado de especies en 2010. La serie Monografías de la Flora Neotrópica tiene un plazo de ejecución de alrededor de 200 años con el ritmo actual de producción. Pasarán muchas décadas antes que tengamos un conocimiento monográfico de la flora y esto hace que ni siquiera se haya comenzado a responder la pregunta sobre cuál es el rango de distribución completo de las especies incluidas en esas monografías. Es necesario tener un conocimiento taxonómico sólido, que en ocasiones puede ser fundamental para el trabajo ecológico o de conservación (Bortolus 2008).

La planificación sistemática de la conservación se basa en la información sobre biodiversidad ya colectada, en un análisis de lo que falta y en el intento de llenar los vacíos (Margules y Pressey 2000). Estamos muy cerca de obtener el primer listado "completo" de las especies vegetales de los cuatro países en cuestión. No siempre tenemos la suficiente información para realizar mapas especializados ni modelos de distribución confiables; la evaluación de las especies de rangos estrechos está aún en sus inicios en Colombia y Bolivia, y sabemos poco sobre las densidades de población y la historia natural a excepción de los árboles de ciertas áreas. Sin embargo, las listas rojas de endemismos de Ecuador y Perú son un buen punto de partida para una mayor investigación de las especies que pasan a estar en riesgo a medida que el clima continúa cambiando. Los esfuerzos para producir una taxonomía estable y confiable, con información de rangos de distribución, densidad de poblaciones y evaluaciones del grado de amenaza, deberían recibir más apoyo, y se necesita con urgencia una comunidad taxonómica activa y en crecimiento que proporcione información confiable de referencia. Los especialistas en taxonomía que trabajan en la resolución de los miles de problemas pueden considerarse también "especies" en peligro y particularmente en los países en cuestión, la falta de expertos en taxonomía no es proporcional a la biodiversidad o a la necesidad de información.

En resumen, el conocimiento de la taxonomía y la distribución debería verse respaldado por:

- Un marco taxonómico continuamente actualizado;
- Modelos de distribución espacial o mapas especializados de cada especie;
- Una estimación espacial de la densidad de población de cada especie; y
- Evaluaciones permanentemente actualizadas de las especies con distribuciones restringidas.

Además, es necesario conocer las siguientes características de las semillas:

- Tiempo de generación;
- Distancia potencial de dispersión; y
- Cantidad potencial de dispersión.

Agradecimientos

Agradecemos a Trisha Distler e Isabel Loza por su ayuda en el uso de ArcMap. Damos las gracias a John-Arvid Grytnes, Sebastian Herzog y a un revisor anónimo por su colaboración para perfeccionar este capítulo.

Literatura Citada

Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* 164(3 Suppl.):S165-S184.

Bernal, R., M. Celis y S. R. Gradstein. 2007. Plant diversity of Colombia catalogued. *Taxon* 56:273.

Bernal, R., S. R. Gradstein y M. Celis. 2006. *Catálogo de las plantas de Colombia, versión preliminar*, vol. 1 (Líquenes–Laxmanniaceae):1-786; vol. 2 (Lecythidaceae–Zygophyllaceae):787-1619. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Bortolus, A. 2008. Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *Ambio* 37:114-118.

Brako, L. y J. L. Zarucchi. 1993. Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 45:i-xi, 1-1286.

Cain, M. L., H. Damman y A. Muir. 1998. Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs* 68:325-347.

Campbell, D. G. 1989. The importance of floristic inventories in the tropics. Pp. 5-30 en *Floristic inventories of tropical countries*, editado por D. G. Campbell y H. D. Hammond. New York: The New York Botanical Garden.

Clark, J. S. 1998. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist* 152:204-224.

Colwell, R. K. y D. C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15:70-76.

Davis, M. B. y R. G. Shaw. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292:673-679.

Distler, T., P. M. Jørgensen, A. Graham, G. Davidse e I. Jiménez. 2009. Determinants and prediction of vascular plant richness across the western Neotropics. *Annals of Missouri Botanical Garden* 96:470-491.

Field, R. E. A. 2005. Global models for predicting woody plant richness from climate: development and evaluation. *Ecology Letters* 86:2263-2277.

Govaerts, R. 2003. How many species of seed plants are there? A response. *Taxon* 52:583-584.

Graham, A. 2009. The Andes: a geological overview from a biological perspective. *Annals of Missouri Botanical Garden* 96:371-385.

Gregory-Wodzicki, K. M. 2000. Uplift history of the central and northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin* 112:1091-1105.

Hammen, T. v. d. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1:3-26.

Henderson, A., S. P. Churchill y J. L. Luteyn. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature* 351:21-22

Hoegh-Guldberg, O., L. Hughes, S. McIntyre, D. B. Lindenmayer, C. Parmesan, H. P. Possingham y C. D. Thomas. 2008. Assisted colonization and rapid climate change. *Science* 321:345-346.

Hooghiemstra, H. 1989. Quaternary and upper-Pliocene glaciations and forest development in the tropical Andes: evidence from a long high-resolution pollen record from the sedimentary basin of Bogota. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 72:11-26.

Hunter, M. L. 2008. Climate change and moving species: furthering the debate on assisted colonization. *Conservation Biology* 21:1356-1358.

IPCC. 2007. *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, editado por S. Soloman, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor y H. L. Miller. Cambridge: Cambridge University Press.

IUCN. 1994. *IUCN Red List Categories.* Gland: IUCN.

IUCN. 2001. *IUCN Red List Categories and Criteria, Version 3.1.* Gland and Cambridge: IUCN.

Jackson, S. T. y J. T. Overpeck. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late quarternary. *Paleobiology* 26:194-220.

Jarvis, A., H. I. Reuter, A. Nelson y E. Guevara. 2008. *Hole-filled seamless SRTM data V4*. International Centre for Tropical Agriculture (CIAT). Disponible en: http://srtm.csi.cgiar.org.

Jiménez, I., T. Consiglio y P. M. Jørgensen. 2009. Estimated plant richness pattern across northwest South America provides similar support for the species-energy and spatial heterogeneity hypotheses. *Ecography* 32:433-448.

Jørgensen, P. M. y S. León-Yánez. 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 75:i-viii, 1-1182.

Jørgensen, P. M. y C. Ulloa Ulloa. 1994. Seed plants of the high Andes of Ecuador – a checklist. *AAU Reports* 34:1-460.

Jump, A. S. y J. Peñuelas. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8:1010-1020.

León, B., J. Roque, C. Ulloa Ulloa, N. Pitman, P. M. Jørgensen y A. Cano. 2006 [2007]. El libro rojo de las plantas endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología* 13:1-965.

Margules, C. R. y R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405:243-253.

Myers, N. 1998. Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *Environmentalist* 8:187-208.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.

O'Brien, E. M. 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25:379-398.

Pakeman, R. J. 2001. Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *Journal of Biogeography* 28:795-800.

Peters, R. L. 1990. Effects of global warming on forests. *Forest Ecology and Management* 35:13-33.

Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

Pitman, N. C. A. y P. M. Jørgensen. 2002. Estimating the size of the world's threatened flora. *Science* 298:989.

Rodríguez-Mahecha, J. V., P. Salaman, P. Jørgensen, T. Consiglio, E. Forno, A. Telesca, L. Suárez, F. Arjona, F. Rojas, R. Bensted-Smith y V. H. Inchausty. 2004. Tumbez–Chóco–Magdalena. Pp. 80-84 en *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered ecoregions*, editado por R. A. Mittermeier, P. Robles-Gil, M. Hoffmann, J. D. Pilgrim, T. M. Brooks, C. G. Mittermeier y G. Fonseca. Ciudad de México: CEMEX.

Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.

Scotland, R. W. y A. H. Wortley. 2003. How many species of seed plants are there? *Taxon* 52:101-104.

Simpson, G. G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13:57-73.

Svenning, J.-C., F. Borchsenius, S. Bjorholm y H. Balslev. 2008. High tropical net diversification drives the New World latitudinal gradient in palm (Arecaceae) species richness. *Journal of Biogeography* 35:394-406.

Svenning, J.-C. y F. Skov. 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7:565-573.

Ulloa Ulloa, C. y P. M. Jørgensen. 1995. *Árboles y arbustos de los Andes del Ecuador*. 2nd ed. Quito: Abya-Yala. 329 pp.

Ulloa Ulloa, C. y D. A. Neill. 2005. *Cinco años de adiciones de la flora del Ecuador*. Loja: Editorial UTPL.

Ulloa Ulloa, C., J. L. Zarucchi y B. León. 2004. Diez años de adiciones a la flora del Perú 1993-2003. *Arnaldoa Edicion Especial Noviembre 2004*:1-242.

Valencia Reyes, R., N. Pitman, S. León-Yánez y P. M. Jørgensen. 2000. *Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador 2000*. Quito: Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. 493 pp.

Weigend, M., A. Cano y E. F. Rodríguez. 2005. New species and new records of the flora in Amotape-Huancabamba zone: endemics and biogeographic limits. *Revista Peruana de Biología* 12:249-274.

Young, K. R., C. Ulloa Ulloa, J. L. Luteyn y S. Knapp. 2002. Plant evolution and endemism in the Andean South America: an introduction. *The Botanical Review* 68:4-21.

Gradientes de Diversidad Vegetal: Patrones y Procesos Locales

Michael Kessler, Jon-Arvid Grytnes, Stephan R.P. Halloy, Jürgen Kluge, Thorsten Krömer, Blanca León, Manuel J. Macía y Kenneth R. Young

Los patrones de diversidad vegetal pueden estudiarse a distintas escalas espaciales que, para mayor comodidad, se pueden dividir en dos categorías superpuestas (Srivastava 1999; Magurran 2004): la diversidad regional (conocida también como diversidad gamma) se refiere al número de especies en extensas regiones geográficas como países o biomas y es analizada por Jørgensen *et al*. en el Capítulo 13. La riqueza local (también conocida como diversidad alfa) se refiere al número de especies que coexisten en áreas de tamaño limitado, normalmente ≤1 ha. Los estudios de diversidad vegetal a ambas escalas están sujetos a diferentes limitaciones metodológicas y revelan aspectos ecológicos diferentes de la configuración de la diversidad vegetal. Ambas metodologías tienen sus características especiales: las listas regionales de especies suelen estar incompletas, especialmente en las regiones tropicales, mientras que los estudios locales tienden a ser mucho más completos. Por otra parte, los inventarios locales cubren solamente una minúscula porción de la superficie del terreno y con frecuencia se llevan a cabo con métodos de muestreo diferentes, haciendo difícil comparar los resultados de los distintos estudios. Además, mientras que a escala local todas las especies vegetales registradas coexisten y por tanto pueden interactuar a nivel ecológico a través de competencia o facilitación. A escala regional muchas especies se encuentran en lugares geográfica o ecológicamente remotos sin que existan interacciones directas. Sin embargo, debido a la dispersión de los individuos entre distintas poblaciones, también pueden producirse interacciones en regiones extensas ambientalmente heterogéneas y no solo al interior de comunidades locales en hábitats relativamente uniformes (Ricklefs 2004). La diversidad alfa y gamma se conectan a través del grado de diferencia entre la composición de las distintas parcelas (diversidad beta).

En este capítulo, revisamos primero de forma breve los patrones de riqueza de especies vegetales a nivel local a lo largo de tres importantes gradientes geográficos y ecológicos (latitud, altitud y cantidad/estacionalidad de la precipitación). No abordamos de forma específica otros gradientes como la disponibilidad de energía o la fertilidad del suelo porque en los Andes tropicales los datos

relevantes son muy escasos. Por tanto, nos centramos en los mecanismos y procesos que determinan e influencian estos patrones, ya que la comprensión de las causas subyacentes es importante para pronosticar las posibles respuestas de las agrupaciones vegetales al cambio climático. Nuestra atención se centra en los hábitats naturales sin perturbaciones antropogénicas o naturales, pero la diversidad también está influenciada por el régimen de perturbaciones del área muestreada.

Patrones

Latitud

La latitud en sí misma no es un factor ecológico que afecte de forma directa a la diversidad vegetal (Hawkins y Diniz-Filho 2004). Más bien, numerosos factores ecológicos que varían con la latitud pueden ser responsables de la creación de patrones latitudinales de diversidad. Los patrones latitudinales de diversidad vegetal en los Andes tropicales se han estudiado principalmente a escala regional (Jørgensen *et al*., Capítulo 13). Por el contrario, existen muy pocos estudios específicos que utilicen parcelas locales para evaluar tendencias latitudinales de diversidad vegetal. En Ecuador, Sklenár y Ramsay (2001) usaron un esquema de muestreo continuo para estudiar la diversidad vegetal y la composición de la comunidad en páramos volcánicos que abarcan unos cuatro grados de latitud, pero este estudio se centró en el efecto del clima, la geología y la topografía, más que en la latitud en sí. Young y León (2007) demostraron que la diversidad de árboles y arbustos era diez veces mayor en la línea de bosque de las áreas tropicales que en la de las zonas subtropicales y latitudes intermedias de los Andes.

Las recopilaciones procedentes de distintos estudios demuestran que la diversidad de plantas leñosas (árboles y lianas) aumenta al disminuir la latitud en hábitats y a altitudes similares, con marcados descensos alrededor de los trópicos de Cáncer y Capricornio (ej., Gentry 1982, 1988, 1995; Phillips y Miller 2002; Willig *et al*. 2003; Macía y Svenning 2005; Schnitzer 2005; Weiser *et al*. 2007). Mientras que los diferentes bosques andinos localizados a una determinada altura son similares en su composición florística a nivel de género y familia, la composición de especies varía mucho de una zona a otra. Los inventarios de epífitas a escala local muestran que en Colombia y Ecuador las tierras bajas presentan la mayor cantidad de especies (Ibisch 1996; Nieder *et al.* 1999; Acebey y Krömer 2001; Krömer y Gradstein 2003; Arévalo y Betancur 2004; Kreft *et al*. 2004; Benavides *et al*. 2005; Krömer *et al*. 2005, 2008). Estas tendencias están provocadas sobre todo por la disminución del número de Araceae y en menor grado de Orchidaceae lejos del ecuador. Por el contrario, los inventarios de epífitas en las áreas montanas (Ibisch 1996; Krömer y Gradstein 2003; Krömer *et al*. 2005) no difieren mucho entre países, por ejemplo, 196 especies encontradas en 10 árboles de dosel y sus inmediaciones en Otonga, Ecuador (Nieder *et al*. 1999), frente a 207 especies en 9 parcelas de árboles de dosel en Mosetenes, Bolivia (Krömer *et al*. 2008). La diversidad de helechos también se mantiene más o menos constante en los bosques húmedos montanos de altitudes similares en las regiones tropicales que se extienden

desde Costa Rica hasta el centro de Bolivia, y solo disminuye notoriamente más al norte y al sur conforme se alcanzan las latitudes subtropicales (Kessler 2001a; Kluge *et al*. 2006; Kessler y Kluge, datos no publicados).

Altitud

Al igual que la latitud, la altitud como tal no ejerce influencia directa sobre las plantas (Körner 2000, 2007). Más bien, lo hacen tanto los factores directamente relacionados con la altura (ej., presión del aire, temperatura) como los que tienen una relación más compleja con ella (superficie disponible, precipitación, etc.), que afectan al crecimiento de las plantas a distintas alturas.

Los patrones altitudinales de riqueza de especies vegetales a nivel local se han estudiado de forma mucho más exhaustiva que los latitudinales. La diversidad de árboles y lianas es constantemente elevada desde las tierras bajas hasta alrededor de los 1500 m, aunque se ha descubierto también un ligero incremento a altitudes intermedias (La Torre-Cuadros *et al*. 2007). Por debajo de los 1500 m, Leguminoseae es la familia arbórea más importante, y Bignoniaceae y Leguminoseae las más importantes en cuanto a lianas (Gentry 1991; Macía *et al*. 2007; Macía 2008). Más arriba, se observa una disminución lineal de la riqueza de especies con la altitud, y la composición florística pasa a estar dominada por familias montanas como Lauraceae, Melastomataceae y Rubiaceae (Gentry 1995; Macía y Fuertes 2008). En el caso de las lianas, Asteraceae se vuelve predominante. Los helechos arbóreos son mucho más abundantes en los bosques de altitudes intermedias, a 1200-1700 m (Gentry 1995). A grandes alturas, por encima de los 3000 m y cerca de la línea de bosque, la composición florística vuelve a cambiar drásticamente y Asteraceae se convierte en una de las familias más importantes junto con Melastomataceae y Myrsinaceae, aunque esta composición de familias puede variar a nivel local. Aquí, las lianas se vuelven escasas (Young 1993). Los bosques montanos más elevados (3000 a >5000 m) tienen una distribución en parches y consisten en manchas monoespecíficas de *Polylepis* spp. (Roseaceae) al sur de Ecuador, pero son más diversos en Colombia con alrededor de 4-6 especies distintas de árboles y pocas lianas.

Centrando la atención en determinadas familias de plantas leñosas o herbáceas, en Bolivia se han descubierto máximos del promedio de riqueza de Acanthaceae a alturas intermedias, mientras que Arecaceae y Melastomataceae presentan una riqueza más o menos constante alrededor de los 1000 m, seguida de fuertes disminuciones a grandes alturas (Kessler 2001b). La riqueza de especies de plantas epífitas muestra generalmente un incremento a alturas intermedias que llega a su máximo a 1500-1700 m (Cleef *et al*. 1984; Wolf 1994; Muñoz y Küper 2001; Krömer *et al*. 2005). Los helechos también presentan estos patrones en forma de U invertida, con valores máximos de riqueza a 1700-1800 m (Kessler 2001a, b; Kessler *et al.* 2001), mientras que la riqueza de las Bromeliaceas alcanza su máximo a 1000-1900 m (Kessler 2001a; Krömer *et al*. 2005, 2006). Arecaceae se desvía de este patrón general al presentar los mayores recuentos locales de especies en las tierras bajas (Ibisch *et al.* 1996; Kessler y Croat 1999). El límite altitudinal superior

documentado en plantas vasculares aumenta desde unos 4800 m en Ecuador hasta 5400 m en el sur de Perú y 5800 m en Bolivia (Halloy 1989; Seimon *et al*. 2007).

Cantidad y Estacionalidad de la Precipitación

A diferencia de los dos factores anteriores, la disponibilidad de agua, ya sea a través de precipitación vertical (lluvia) y horizontal (niebla), o procedente de las aguas subterráneas, afecta de forma directa al crecimiento de las plantas y a la composición de la comunidad. La región de los Andes tropicales contiene la gama completa de condiciones de humedad que experimentan las plantas en el planeta, que van desde el desierto de Atacama, que se ha mantenido prácticamente sin lluvia durante unos 10 millones de años (Placzek *et al*. en prensa), hasta la región perhúmeda del Chocó en Colombia, una de las áreas más húmedas del mundo con una media anual de precipitación de 15 m (Galeano *et al*. 1998). Los patrones de disponibilidad de agua suelen cambiar a la par de otros gradientes ecológicos o geológicos, haciendo difícil distinguir la influencia individual de cada factor. Así, el área occidental de la cuenca del Amazonas experimenta los niveles de precipitación más altos en Ecuador y los valores disminuyen tanto hacia el norte como hacia el sur, aunque con focos locales de altas precipitaciones en la base andina oriental (Killeen *et al*. 2007). La condensación de las nubes suele llegar a su máximo a altitudes intermedias en las montañas tropicales, aunque también pueden encontrarse bosques nublados a bajas altitudes (Gradstein 2006). A pesar de que la humedad muestra algunos gradientes amplios, es altamente heterogénea a una escala mucho menor; en pocos kilómetros o incluso cientos de metros, las condiciones pueden pasar de perhúmedas a semiáridas, y esto se repite en todos los terrenos montañosos.

Hay pocas investigaciones específicamente diseñadas para estudiar la influencia de la disponibilidad de agua en la diversidad y composición de la comunidad vegetal de los Andes tropicales. Sin embargo, toda la información disponible demuestra que la diversidad vegetal total normalmente disminuye cuando se reduce la disponibilidad de agua, a excepción de unas pocas familias adaptadas a la sequía. En el centro de Bolivia, por ejemplo, en tres parcelas casi adyacentes de 1 ha que se diferencian en su disponibilidad de agua, la diversidad vegetal total disminuyó desde el lugar húmedo al seco, aunque algunas familias vegetales, como Bromeliaceae y Cactaceae, mostraron patrones opuestos (Linares-Palomino *et al*. 2008, 2009). Los árboles y lianas tienen una fuerte relación con la disponibilidad de agua, reflejando la precipitación anual y la estacionalidad de la precipitación en todas las escalas geográficas (Gentry 1988; Clinebell *et al*. 1995; Schnitzer 2005). El mismo patrón también fue documentado en las palmeras de toda la región de las Américas en Bjørholm *et al.* (2005), un ejemplo de estudio a gran escala que documenta patrones a escala local. Uno de los patrones de distribución más llamativos que presentan las epífitas es la enorme disminución del número tanto de individuos como de especies en los ambientes más secos. Schimper (1888) ya había supuesto que la humedad del aire era el factor determinante más importante de la diversidad de las plantas epífitas, una sugerencia seguida por Gentry y Dodson (1987), Kessler (2001a), Kreft *et al*. (2004), Küper *et al.* (2004) y Krömer *et al*. (2005),

entre otros. Ecofisiológicamente, esta relación parece estar justificada, ya que la disponibilidad de agua es muy importante para las epífitas (Benzing 1990; Zotz y Hietz 2001). Una diferencia fundamental entre los bosques de tierras bajas y los montanos es que los períodos secos regulares, pero también los eventos periódicos como El Niño, reducen la abundancia y diversidad de epífitas en los bosques amazónicos de tierras bajas. Por el contrario, en los bosques montanos lluviosos, el impacto de los períodos secos se ve mitigado por la "precipitación horizontal", que en los bosques nublados contribuye frecuentemente con un 20% o más al aporte hídrico total (Hölscher *et al*. 2004; Thies *et al*. 2008). La riqueza de especies de helechos a nivel local también está íntimamente ligada a la disponibilidad de agua (León y Valencia 1989; Kessler 2001a).

Procesos

Comprender los procesos ecológicos que determinan estos patrones nos ayudará a pronosticar los impactos potenciales de futuros cambios ambientales y la diversidad vegetal en las regiones no muestreadas, que es importante para identificar las áreas con un alto valor de conservación. Además, para mejorar la comprensión de los factores más importantes de la región, los estudios de los patrones de diversidad de los Andes tropicales, con sus fuertes gradientes ambientales, pueden desempeñar un papel importante en la comprensión de los procesos que están detrás de los patrones globales de diversidad.

Las explicaciones parcialmente interrelacionadas de los patrones de riqueza, que se han analizado recientemente, incluyen cinco grupos de procesos y mecanismos (Grytnes y McCain 2007) (Cuadro 14.1). Como ocurre con los estudios de los patrones, los análisis de los procesos y mecanismos que influyen en los patrones deben distinguir entre las escalas regional y local. Las interacciones ecológicas directas como la competencia y la facilitación se producen a escala local mientras que es más probable que los patrones regionales reflejen los procesos históricos, evolutivos y biogeográficos, aunque la dispersión puede conectar estas escalas y sus procesos (Ricklefs 2004). Varias de las explicaciones, tanto a escala local como regional, involucran factores climáticos, los cuales por tanto permiten sacar conclusiones directas sobre los posibles efectos del cambio climático. Existe un consenso general en que varios de estos factores desempeñan algún papel y que su impacto relativo depende de la escala espacial y temporal, así como del taxón en cuestión, pero aún no está claro cuándo y cómo prevalecen algunos de estos factores (ej., Cornell y Lawton 1992; Gaston y Blackburn 2000; Ricklefs 2004; Shurin y Srivastava 2005). Los diferentes patrones de los Andes tropicales pueden aportar valiosos indicios para entender mejor esta cuestión.

La influencia de la superficie en la riqueza de especies está bien documentada a todas las escalas (Rosenzweig 1995) y ha formado parte de la determinación de los patrones de riqueza de especies a través de diversos mecanismos (ej., Losos & Schluter 2000; Stropp *et al*. 2009; véase Cuadro 14.1). Sin embargo, la superficie por sí sola probablemente no pueda explicar por completo los patrones de riqueza de especies a lo largo de los gradientes latitudinales y altitudinales y por lo general solo modifica los patrones más básicos determinados por factores climáticos y de otra

índole (Rahbek 1995; McCain 2007; Romdal y Grytnes 2007). Por ejemplo, la región del Altiplano de los Andes centrales tiene un área superficial mayor que las vertientes adyacentes, pero mucha menor diversidad vegetal debido a sus bajas temperaturas y su aridez. Así, aunque la superficie siempre debe tomarse en cuenta (o controlarse) al interpretar patrones de riqueza de especies, rara vez se puede pensar que sea su causa principal. Procesos poblacionales como la limitación de la dispersión o los efectos fuente-sumidero pueden potencialmente modificar los patrones de riqueza de especies a escala local (Grytnes *et al*. 2008a), pero no está claro cuán fuerte es su impacto (Kessler 2009). En esencia, no existen estudios que permitan una evaluación cuantitativa de la importancia de los procesos poblacionales en los patrones de riqueza de especies. Estos precisan estudios de la reproducción y dispersión a nivel de población, y aunque tales estudios requieren esfuerzos a largo plazo, son indispensables y urgentes.

Al analizar el resto de los complejos de factores, los modelos nulos son probablemente los más discutidos (Clark 2008). Se ha demostrado que los modelos de efecto de dominio medio (EDM) tienen una estrecha correlación con los patrones de diversidad, especialmente a lo largo de algunos gradientes altitudinales (Kessler 2001b; Colwell *et al*. 2004; McCain 2004), pero el significado y las implicaciones de estos modelos son objeto de acalorados debates en el terreno teórico (Bokma y Mönkkönen 2000; Colwell y Lees 2000; Jetz y Rahbek 2001; Hawkins y Diniz-Filho 2002; Grytnes 2003; Colwell *et al.* 2004; Herzog *et al.* 2005). En su forma más extrema, los modelos EDM pronostican que los patrones de diversidad deberían depender principalmente de los límites superior e inferior del dominio. Esto implicaría que todos los grupos de organismos deberían mostrar patrones muy similares y que se encontrarían patrones muy parecidos al comparar regiones distintas (ej., las vertientes occidental y oriental de los Andes), lo que evidentemente no ocurre, como lo demuestra la amplia gama de patrones de riqueza altitudinal discutidos anteriormente. Sin embargo, el efecto de dominio medio puede ser aún así un factor de modificación (Grytnes *et al.* 2008b). Se ha comprobado con frecuencia que el modelo nulo de Hubbel (2001), que asume que las especies son ecológicamente equivalentes, no aplica a escalas regionales ni a lo largo de gradientes ecológicos pronunciados, donde los modelos de agrupaciones de nichos parecen ser más adecuados (ej., Harms *et al.* 2001; Phillips *et al.* 2003; Tuomisto *et al*. 2003; Jones *et al.* 2006, 2007; Ruokolainen *et al.* 2007). Sin embargo, puede ser importante para mantener una diversidad local elevada cuando el ambiente es homogéneo (Hubbel 2001).

Lo más probable es que los otros dos complejos de factores (clima/productividad e historia/evolución) incluyan los procesos y mecanismos más importantes, por lo que posiblemente deberían recibir más atención de la investigación. Uno de los debates más tradicionales de la investigación de la biodiversidad es en qué medida la diversidad local se ve limitada por los recursos locales (disponibilidad de nicho o energía) en coordinación con las interacciones entre especies (competencia, herbivoría, etc.) o por un grupo limitado de especies a nivel regional (Terborgh y Faaborg 1980; Ricklefs 1987, 2004; Cornell y Karlson 1996; Herzog y Kessler 2006; Jiménez *et al.* 2009). En el último caso, podrían coexistir más especies en un determinado lugar

Cuadro 14.1. Resumen de los procesos y mecanismos potenciales más importantes que pueden determinar o influenciar los patrones de riqueza de especies a nivel regional (reg) y local (loc). "+" indica el nivel al que estos pueden volverse importantes, "-" indica que es improbable que el factor sea de gran importancia a un determinado nivel.

Procesos y Mecanismos	Escala pronosticada de impacto	
	rec	**loc**
1. Superficie		
Fuente principal: Lomolino 2001		
a. Mayor superficie- mayor número de individuos- menor riesgo de extinción- mayor número de especies *("Biogeografía de Islas":* MacArthur y Wilson 1967*).*	**+**	**-**
b. Superficie más pequeña- menor número de individuos- cambios genéticos más rápidos a nivel de población- evolución más rápida de nuevas especies (Losos y Schluter 2000).	**+**	**-**
c. Mayor superficie- mayor número de hábitats- mayor número de especies (Kallimanis *et al*. 2008).	**+**	**+**
d. Mayor cantidad de especies debido a una mayor superficie (véase arriba) - mayor riqueza a nivel local *("Efecto eco":* Rosenzweig y Ziv 1999).	**-**	**+**
e. Superficies de muestreo más amplias- mayor número de especies registradas (Gleason 1922; Rosenzweig 1995).	**+**	**+**
2. Variables climáticas- energía- productividad		
Fuentes principales: Rohde 1992; Mittelbach *et al*. 2001; Rahbek y Graves 2001; Hawkins *et al*. 2003; Willig *et al*. 2003; Currie *et al.* 2004; Evans *et al*. 2005; Mönkkönen *et al*. 2006; Laanisto *et al*. 2008		
a. Más energía- mayor productividad- mayor número de individuos- mayor número de especies *("Hipótesis de Muestreo":* Srivastava y Lawton 1998; Kaspari *et al*. 2000).	**-**	**+**
b. Más energía- mayor productividad- mayor número de individuos- menos riesgos de extinción- mayor número de especies *("Hipótesis del Tamaño de la Población":* Kaspari *et al.* 2000; Hurlbert 2004; Pautasso y Gaston 2005, 2006).	**+**	**+**
c. Más energía- mayor productividad- mayor número de recursos escasos- mayor número de especialistas de posición de nicho *("Hipótesis de Posición de Nicho*": Abrams 1995).	**-**	**+**
d. Más energía- mayor productividad- menor amplitud del nicho concentrándose en los tipos de recursos preferidos- incremento de la coexistencia *("Hipótesis de la Amplitud de Nicho":* Evans *et al.* 2005).	**-**	**+**

Cont. Cuadro 14.1.

Procesos y Mecanismos	Escala pronosticada de impacto	
	rec	**loc**
3. Procesos históricos y evolutivos		
Fuentes principales: Wiens y Donoghue 2004; Ricklefs 2005, Roy y Goldberg 2007; Jablonski *et al*. 2006		
a. En determinadas condiciones, las tasas de especiación pueden ser mayores, aumentando la riqueza de especies *("Hipótesis de los Trópicos como Cuna":* Cardillo 1999).	**+**	**-**
b. En determinadas condiciones, las tasas de extinción pueden ser más altas, reduciendo la riqueza de especies *("Hipótesis de los Trópicos como Museo":* Stebbins 1974).	**+**	**+**
c. Los linajes filogenéticos pueden ser más antiguos en unas áreas que en otras, proporcionando así más tiempo para la diversificación *("Hipótesis Fuera de los Trópicos": Jablonski et al.* 2006; *"Hipótesis del Conservatismo de los Nichos*": Wiens y Donoghue 2004).	**+**	**-**
4. Modelos nulos y teorías neutrales		
Fuentes principales: Gotelli y Graves 1996		
a. Las variaciones en la capacidad de dispersión de las especies, su tamaño poblacional y la tasa de inmigración (o especiación) determinan la composición y la distribución de la abundancia de las especies *("Teoría Neutral de la Biodiversidad y la Biogeografía":* Hubbell 2001*).*	**+**	**+**
b. El emplazamiento aleatorio de las especies con diferentes amplitudes geográficas o ecológicas específicas dentro de un dominio geográfico o ecológico estrecho, conduce a un máximo de riqueza en la parte media del dominio *("Efecto de Dominio Medio* ": Colwell y Hurtt 1994; Colwell *et al*. 2004).	**+**	**-**
5. Dinámicas de población		
a. La dispersión desde hábitats adecuados hacia hábitats menos adecuados puede dar lugar a poblaciones no auto-suficientes especialmente en las áreas rodeadas por numerosos hábitats, como las altitudes intermedias de las montañas *("Efectos Fuente-Sumidero":* Shmida y Wilson 1985; Pulliam 1998; Kessler 2000; Grytnes *et al*. 2008a).	**-**	**+**
b. Las limitaciones en la dispersión pueden restringir el número de especies que se encuentra en una zona o lugar, aunque las condiciones sean potencialmente adecuadas *("Limitación de la Dispersión":* Tilman 1997; Turnbull *et al.* 2000).	**+**	**+**

pero simplemente no estar disponibles dentro del marco histórico y evolutivo de esa región en particular.

Se asume que los ecosistemas con un alto nivel de productividad presentan una gran riqueza de especies, y existen varios mecanismos que podrían constituir el nexo entre estas dos características de los ecosistemas. Estos mecanismos incluyen el número de individuos y la cantidad de nichos y recursos (véase Cuadro 14.1) y todos ellos pronostican una correlación positiva entre el aporte de energía y la riqueza de especies a escala local. Sin embargo, el mayor desafío a la hora de abordar la hipótesis especie-energía es obtener la cuantificación correcta de la productividad a nivel de ecosistema (Waide *et al.* 1999) y de la cantidad de energía utilizada por un determinado grupo focal (Gaston 2000; Chase y Leibold 2002). Recientemente se han realizado importantes avances teóricos y empíricos, al menos en lo que se refiere a árboles, y se esperan importantes puntos de vista en un futuro próximo (Mittelbach *et al.* 2001; Hawkins *et al*. 2007).

En los últimos años se han hecho grandes esfuerzos para generar hipótesis filogenéticas con referencias temporales que permitan la evaluación de las hipótesis evolutivas históricas (Antonelli 2008). Sin embargo, solo se ha incluido una pequeña proporción de las plantas de los Andes tropicales en estos esfuerzos, y en el caso de los grupos con datos disponibles, la interpretación de estos suele verse limitada por un muestreo geográfica o taxonómicamente incompleto o por dificultades en la obtención de estimaciones de edad fidedignas. Por ejemplo, Linder (2008) propuso que las radiaciones de las plantas pueden saturarse (es decir, alcanzar límites estables de riqueza de especies) después de aproximadamente 10 millones de años, y que las radiaciones recientes son típicas de ambientes jóvenes (Plioceno), mientras las radiaciones antiguas son características de regiones que han sido geológica y climáticamente estables a lo largo del Neógeno. Concluyó que "la hiperdiversa flora neotropical es el resultado tanto de las radiaciones antiguas como de las recientes y rápidas". Aunque es intrigante, el estudio de Linder (2008) solo incluyó siete ejemplos neotropicales. Está claro que los nuevos esfuerzos deben centrarse en la generación de un mayor número de hipótesis filogenéticas de las plantas de los Andes tropicales que sean geográfica y temporalmente explícitas. Además, los enfoques analíticos tienen que perfeccionarse para poder distinguir entre hipótesis alternativas. Por ejemplo, en un estudio de caso de ranas neotropicales, Algar *et al.* (2009) concluyen que los procesos filogenéticos solo pueden determinar qué especies se encuentran en una determinada zona, pero no cuántas especies, y que el número de especies en realidad puede estar determinado por procesos ecológicos locales. Sin embargo, para niveles taxonómicos mayores (familias, géneros), existen hipótesis filogenéticas satisfactorias para muchos taxones (http://www.tolweb.org/tree/; http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/welcome.html) y el trabajo reciente se ha traducido en software público y gratuito que permite a los ecólogos hacer uso de la información filogenética disponible (http://www.phylodiversity.net/phylocom/). Está claro que es el momento perfecto para conectar la información ecológica y filogenética.

Conclusiones y Recomendaciones para la Investigación

El conocimiento de los patrones locales de diversidad vegetal de los Andes tropicales sigue siendo fragmentario. Los patrones altitudinales están mejor documentados, mientras que los gradientes latitudinales y de humedad se han descuidado. Para complicar más las cosas, muchos estudios han empleado métodos diferentes (tamaño y forma de la parcela, diferentes grupos de plantas), que hacen difícil comparar los datos de diferentes estudios y regiones. A pesar de estas deficiencias, parece posible llegar a ciertas generalizaciones preliminares aproximadas de los patrones de diversidad vegetal. En las tierras bajas del occidente de la Amazonía, la diversidad vegetal total parece ser mayor alrededor de las latitudes ecuatoriales, disminuyendo hacia latitudes más altas. Por el contrario, en la vertiente andina oriental la riqueza se mantiene más o menos constante en las regiones tropicales del sur hasta los 18°S, y solo entonces disminuye marcadamente. La vertiente andina occidental presenta una alta diversidad local en Colombia y el norte de Ecuador, que disminuye fuertemente más al sur. Probablemente, el recambio florístico de un lugar a otro es elevado en los Andes tropicales, pero se necesitan estudios específicos de diversidad beta a lo largo de los gradientes ambientales. Por debajo de la línea de árboles, la riqueza de especies exhibe complejos patrones latitudinales relacionados con la topografía y su influencia en los regímenes de humedad. La gran riqueza de especies de los páramos ecuatoriales disminuye hacia el norte y hacia el sur a medida que disminuye la humedad. Al sur, hasta alrededor de los 10°S, también se vuelve dominante un gradiente este-oeste, con pastizales nublados diversos al este y un altiplano más pobre, árido o semiárido, en el centro y oeste. A lo largo de los gradientes altitudinales, la diversidad vegetal total parece mostrar un patrón en forma U invertida con un máximo de riqueza alrededor de los 1000-1500 m en las regiones húmedas (Rahbek 1995, 2005) y a mayor altura en las zonas áridas (Lauer 1976). Este patrón parece estar generado principalmente por los taxones herbáceos terrestres y epífitos, mientras que las plantas leñosas muestran una disminución más gradual de la riqueza con la altura. Por encima de la línea de árboles, la desaparición de la competencia arbórea puede producir un fuerte incremento en la riqueza de especies herbáceas y arbustivas, particularmente en los páramos de matas y arbustos. Por último, a excepción de unos pocos taxones especializados, la diversidad vegetal generalmente disminuye al aumentar la aridez. Por lo tanto, estos patrones en general reflejan fielmente los patrones regionales descritos en el Capítulo 13 por Jørgensen *et al*. Sin embargo, solo se han llevado a cabo en helechos comparaciones detalladas de los patrones locales y regionales a lo largo de gradientes altitudinales, donde revelan diferencias pequeñas, pero biológicamente importantes (Kessler *et al*. 2009).

A pesar de la amplia discusión sobre los procesos que determinan los patrones de riqueza, los enfoques más prometedores son, sin duda, los de evolución/historia a escala regional y clima/productividad a escala local. La literatura reciente ofrece hipótesis que ponen a prueba los mecanismos subyacentes, pero los estudios específicos de campo son pocos, porque normalmente no existen árboles filogenéticos completamente resueltos de los grupos de estudio y porque el desarrollo de una medida consistente de la productividad es una tarea difícil. Sin embargo, la

comparación de los patrones predominantes de riqueza con los sustitutos de la productividad puede conducir a conclusiones preliminares acerca de los procesos que impulsan estos patrones. Por ejemplo, las comparaciones entre las vertientes andinas occidentales áridas y las orientales húmedas de Perú pueden ayudar a descifrar el impacto de la disponibilidad de agua en la riqueza de las especies vegetales a nivel local. Como los factores climáticos influencian directamente los niveles de productividad de los ecosistemas, comprender las relaciones causales entre la productividad y la riqueza de especies será fundamental para pronosticar las respuestas de las agrupaciones vegetales al cambio climático (Colwell *et al.* 2008).

Para satisfacer las necesidades de documentación y monitoreo de los niveles de riqueza de especies, y para pronosticar las respuestas al cambio climático, se necesitan tres líneas principales de actividad. En primer lugar, se necesitan estudios adicionales bien diseñados, dirigidos a poner a prueba las hipótesis, mejor si abordan aquellos gradientes ecológicos que han sido descuidados hasta ahora. En segundo lugar, se necesitan redes de parcelas permanentes para monitorear los futuros cambios en la riqueza y composición de la comunidad vegetal para determinar los efectos del cambio climático en las comunidades vegetales. El proyecto GLORIA (www.gloria.ac.at), que se centra en las áreas de altura por encima de la línea de árboles (Halloy *et al*. 2008), y la red extensiva de parcelas de arboles de 1 ha en la Amazonía, son pasos importantes en esta dirección, (www.geog.leeds.ac.uk/projects/rainfor/) y una iniciativa similar muy necesaria (Rainfor-Andes) está a punto de comenzar en los bosques andinos altamente diversos. En tercer lugar, se necesitan estudios experimentales y observacionales bien diseñados de la relación entre la productividad de los ecosistemas y la riqueza de especies a nivel local, con el objetivo de distinguir entre diferentes mecanismos potenciales que pronostiquen a su vez las respuestas al cambio climático (Evans *et al.* 2005). Estos datos también deberían enlazarse con la cada vez más abundante información filogenética.

Literatura Citada

Abrams, P. A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients, what does competition theory predict? *Ecology* 76:2019-2027.

Acebey, A. y T. Krömer. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 3:104-123.

Algar, A. C., J. T. Kerr y D. J. Currie. 2009. Evolutionary constraints on regional faunas: whom, but not how many. *Ecology Letters* 12:57-65.

Antonelli, A. 2008. *Spatiotemporal evolution of Neotropical organisms*. PhD thesis. Gothenburg: Department of Plant and Environmental Sciences, University of Gothenburg.

Arévalo, R. y J. Betancur. 2004. Diversidad de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector suroriental de la serranía de Chiribiquete, Guayana colombiana. *Caldasia* 26:359-380.

Benavides, A. M., A. Duque, J. Duivenvorden, A. Vasco y R. Callejas. 2005. A first quantitative census of vascular epiphytes in rain forests of Colombian Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 14:739-758.

Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge: Cambridge University Press.

Bjørholm, S., J.-C. Svenning, F. Skov, F. y H. Balslev. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography* 14:423-429.

Bokma, F. y M. Mönkkönen 2000. The mid-domain effect and the longitudinal dimension of continents. *Trends in Ecology and Evolution* 15:288-289

Cardillo, M. 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 266:1221-1225.

Chase, J. M. y M. A. Leibold. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416:427-430.

Clark, J. S. 2008. Beyond neutral science. *Trends in Ecology and Evolution* 24:8-15.

Cleef, A. M., O. Rangel, T. van der Hammen y R. Jaramillo. 1984. La Vegetación de las selvas del transecto Buritaca. Pp. 267-407 en *Studies on tropical Andean ecosystems 2*, editado por T. van der Hammen y P. M. Ruíz. Berlín: J. Cramer.

Clinebell, R., O. L. Phillips, A. H. Gentry, N. Stark y H. Zuuring. 1995. Prediction of Neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4:56-90.

Colwell, R. K., G. Brehm, C. L. Cardelús, A. C. Gilman y J. T. Longino. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrotion in the wet tropics. *Science* 322:258-261.

Colwell, R. K. y G. C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist* 144:570-595

Colwell, R. K. y D. C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15:70-76.

Colwell, R. K., C. Rahbek y N. J. Gotelli. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist* 163:E1-E23.

Cornell, H. V. y R. D. Karlson. 1996. Species richness of reef-building corals determined by local and regional processes. *Journal of Animal Ecology* 65:233-241.

Cornell, H. V. y J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61:1-12.

Currie, D. J., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, R. Field, J.-F. Guégan, B. A. Hawkins, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien y J. R. G. Turner. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121-1134.

Evans, K. L., P. H. Warren y K. J. Gaston. 2005. Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews* 80:1-25.

Galeano, G., S. Suárez y H. Balslev. 1998. Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the Pacific coast of Colombia. *Biodiversity and Conservation* 7:1563-1575.

Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.

Gaston, K. J. y T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. London: Blackwell.

Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-84.

Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.

Gentry, A. H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. Pp. 3-42 en *The biology of vines*, editado por F. E. Putz y H. A. Mooney. Cambridge: Cambridge University Press.

Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. Pp. 103-126 in *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, editado por S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn. New York: The New York Botanical Garden.

Gentry, A. H. y C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205-233.

Gleason, H. A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3:158-162.

Gotelli, N. J. y G. R. Graves. 1996. *Null models in ecology*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Gradstein, S. R. 2006. The lowland cloud forest of French Guiana – a liverwort hotspot. *Cryptogamie, Bryologie* 27:141-152.

Grytnes, J. A. 2003. Ecological interpretations of the mid-domain effect. *Ecology Letters* 6:883-888

Grytnes, J. A., J. H. Beaman, T. S. Romdal y C. Rahbek. 2008b. The mid-domain effect matters: simulation analyses of range-size distribution data from Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography* 35:2138-2147.

Grytnes, J. A., E. Heegaard y T. S. Romdal. 2008a. Can the mass effect explain the midaltitudinal peak in vascular species richness? *Basic and Applied Ecology* 9:371-382.

Grytnes, J. A. y C. M. McCain. 2007. Elevational patterns in species richness. Pp. 1-8 en *Encyclopedia of biodiversity*, editado por S. Levin. The Hague: Elsevier.

Halloy, S. R. P. 1989. Altitudinal limits of life in subtropical mountains: what do we know? *Pacific Science* 43:170-184.

Halloy, S. R. P., K. Yager, C. García, S. G. Beck, J. Carilla, A. Tupayachi, J. Jácome, R. I. Meneses, J. Farfán, A. Seimon, T. A. Seimon, P. Rodríguez, S. Cuello y A. Grau. 2008. South America: climate monitoring and adaptation integrated across regions and disciplines. Pp. 86-91 en *Atlas of biodiversity risks – from Europe to the globe, from stories to maps*, editado por J. Settele, L. Penev, T. Georgiev, R. Grabaum, V. Grobelnik, V. Hammen, S. Klotz, M. Kotarac yI. Kühn. Sofia y Moscú: Pensoft.

Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell y R. B. Foster. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89:947-959.

Hawkins, B. A., F. S. Albuquerque, M. B. Araújo, J. Beck, L. M. Bini, F. J. Cabrero-Sañudo, I. Castro-Parga, J. A. F. Diniz-Filho, D. Ferrer-Castán, R. Field, J. F. Gómez, J. Hortal, J. T. Kerr, I. J. Kitching, J. L. León-Cortés, J. M. Lobo, D. Montoya, J. C. Moreno, M. Á. Olalla-Tárraga, J. G.

Pausas, H. Qian, C. Rahbek, M. Á. Rodríguez, N. J. Sanders y P. Williams. 2007. A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology* 88:1877-1888.

Hawkins, B. A. y J. A. F. Diniz-Filho. 2002. The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecology and Biogeography* 11:419-426.

Hawkins, B. A. y J. A. F. Diniz-Filho. 2004. 'Latitude' and geographic patterns inspecies richness. *Ecography* 27:268-272.

Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J.-F. Guègan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter y J. R. G. Turner. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117.

Herzog, S. K. y M. Kessler. 2006. Local vs. regional control of species richness: a new approach to test for competitive exclusion at the community level. *Global Ecology and Biogeography* 15:163-172.

Herzog, S. K., M. Kessler y K. Bach. 2005. The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* 28:209-222.

Hölscher, D., L. Köhler, A. I. J. M. Van Dijk y L. A. Bruijnzeel. 2004. The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology* 292:308-322.

Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press.

Hurlbert, A. H. 2004. Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters* 7:714-720.

Ibisch, P. L. 1996. *Neotropische Epiphytendiversität – das Beispiel Bolivien*. Archiv naturwissenschaftlicher Dissertationen, Band 1. 357 pp.

Ibisch, P. L., A. Boegner, J. Nieder y W. Barthlott. 1996. How diverse are Neotropical epiphytes? An analysis based on the "Catalogue of flowering plants and gymnosperms of Peru". *Ecotropica* 2:13-28.

Jablonski, D., K. Roy y J. W. Valentine. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314:102-106.

Jetz, W. y C. Rahbek. 2001. Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 98:5661-5666.

Jiménez, I., T. Distler y P. M. Jørgensen. 2009. Estimated plant richness patterns across northwest South America provides similar support for the species-energy and spatial heterogeneity hypotheses. *Ecography* 32:433-448.

Jones, M. M., P. Olivas-Rojas, H. Tuomisto y D. B. Clark. 2007. Environmental and neighbourhood effects on tree fern distributions in a Neotropical lowland rain forest. *Journal of Vegetation Science* 18:13-24.

Jones, M. M., H. Tuomisto, D. B. Clark y P. Olivas. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94:181-195.

Kallimanis, A. S., A. D. Mazaris, J. Tzanopoulos, J. M. Halley, J. D. Pantis y S. P. Sgardelis. 2008. How does habitat diversity affect the species-area relationship? *Global Ecology and Biogeography* 17:532-538.

Kaspari, M., S. O'Donnell y J. R. Kercher. 2000. Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* 155:280-293.

Kessler, M. 2000. Upslope-directed mass effect in palms along an Andea elevational gradient: a cause for high diversity at mid-elevations? *Biotropica* 32:756-759.

Kessler, M. 2001a. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 10:1473-1495.

Kessler, M. 2001b. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10:1897-1920.

Kessler, M. 2009. The impact of population processes on patterns of species richness: lessons from elevational gradients. *Basic and Applied Ecology* 10:295-299.

Kessler, M. y T. Croat. 1999. State of knowledge of Bolivian Araceae. *Selbyan* 20:224-234.

Kessler, M., S. K. Herzog, J. Fjeldså y K. Bach. 2001. Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity, and land use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distributions* 7:61-77.

Kessler, M., T. Krömer, J. Kluge, D. N. Karger, A. Acebey, A. Hemp, S. K. Herzog y M. Lehnert. 2009. Elevational gradients of species richness derived from local field surveys versus 'mining' of archive data. Pp. 57-63 en *Data mining for global trends in mountain biodiversity*, editado por E. M. Spehn y C. Körner. Boca Ratón, FL: CRC Press/Taylor and Francis.

Killeen, T. J., M. Douglas, T. Consiglio, P. M. Jørgensen, J. Mejía. 2007. Wet spots and dry spots in the Andean hotspot. *Journal of Biogeography* 34:1357-1373.

Kluge, J., M. Kessler y R. R. Dunn. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* 15:358-371.

Körner, C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution* 15:513-514.

Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.

Kreft, H., N. Köster, W. Küper, J. Nieder, y W. Barthlott. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31:1463-1476.

Krömer, T. y S. R. Gradstein. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* 24:190-195.

Krömer, T., I. Jiménez y M. Kessler. 2008. Diversity and vertical distribution patterns of vascular epiphytes in the Cordillera Mosetenes, Cochabamba, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 23:27-38.

Krömer, T., M. Kessler y S. K. Herzog. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38:183-195.

Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein y A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32:1799-1810.

Küper, W., H. Kreft, J. Nieder, N. Köster y W. Barthlott. 2004. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* 31:1477-1487.

Laanisto, L., P. Urbas y M. Pärtel. 2008. Why does the unimodal species richness productivity relationship not apply to woody sopecies: a lack of clonality or a legacy of tropical evolutionary history. *Global Ecology and Biogeography* 17:320-326.

La Torre-Cuadros, M. de los A., S. Herrando-Pérez y K. R. Young. 2007. Diversity and structural patterns for tropical montane and premontane forests of central Peru, with an assessment of the use of higher-taxon surrogacy. *Biodiversity and Conservation* 16:2965-2988.

Lauer, W. 1976. Zur hygrischen Höhenstufung tropischer Gebirge. Pp. 169-181 en *Neotropische Ökosysteme*. *Biogeographica VII*, editado por O. Schmidthüsen. The Hague: Junk.

León, B. y N. Valencia. 1989. Pteridophytes of Zarate, a forest on the western side of the Peruvian Andes. *Fern Gazette* 13:217-224.

Linares-Palomino, R., V. Cardona, E. I. Hennig, I. Hensen, D. Hoffmann, J. Lendzion, D. Soto, S. K. Herzog y M. Kessler. 2009. Non-woody life form contribution to vascular plant species richness in a tropical American forest. *Plant Ecology* 201:87-99.

Linares-Palomino, R., V. Cardona, D. Soto, S. K. Herzog y M. Kessler. 2008. Tree community patterns along a deciduous to evergreen forest gradient in central Bolivia. *Ecología en Bolivia* 43:1-20.

Linder, P. 2008. Plant species radiations: where, when, why? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 363:3097-3105.

Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10:3-13.

Losos, J. B. y D. Schluter. 2000. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature* 408:847-850

MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. *Monographs in Population Biology no. 1*. Princeton: Princeton University Press.

Macía, M. J. 2008. Woody plants diversity, floristic composition and land use history in the Amazonian rain forests of Madidi National Park, Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 17:2671-2690.

Macía, M. J. y J. Fuertes. 2008. Composición florística y estructura de los árboles en un bosque tropical montano de la Cordillera Mosetenes, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 23:1-14.

Macía, M. J., K. Ruokolainen, H. Tuomisto, J. Quisbert y V. Cala. 2007. Congruence between floristic patterns of trees and lianas in a southwest Amazonian rain forest. *Ecography* 30:561-577.

Macía, M. J. y J.-C. Svenning. 2005. Oligarchic dominance in western Amazonian plant communities. *Journal of Tropical Ecology* 21:613-626.

Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell.

McCain, C. M. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31:19-31

McCain, C. M. 2007. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology* 88:76-86.

Mittelbach, G. G., C. F. Steiner, S. M. Scheiner, K. L. Gross, H. L. Reynolds, R. B. Waide, M. R. Willig, S. I. Dodson y L. Gough. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82:2381-2396.

Mönkkönen, M., J. T. Forsman y F. Bokma. 2006. Energy availability, abundance, energy use and species richness in forest bird communities: a test of the species-energy theory. *Global Ecology and Biogeography* 15:290-302.

Muñoz, A. y W. Küper. 2001. Diversity and distribution of vascular epiphytes along an altitudinal gradient in an Andean cloud forest (Reserva Otonga, Ecuador). Epiphytes and canopy fauna of the Otonga rain forest (Ecuador). Pp. 189–216 en *Results of the Bonn-Quito epiphyte project, funded by the Volkswagen Foundation, Vol. 2*, editado por J. Nieder y W. Barthlott. Norderstedt: Books on Demand.

Nieder, J., S. Engwald y W. Barthlott. 1999. Patterns of Neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20:66-75.

Pautasso, M. y K. J. Gaston. 2005. Resources and global avian assemblage structure in forests. *Ecology Letters* 8:282-289.

Pautasso, M. y K. J. Gaston. 2006. A test of the mechanisms behind avian generalized individuals-area relationships. *Global Ecology and Biogeography* 15:303-317.

Phillips, O. L. y J. S. Miller. 2002. *Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set*. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press.

Phillips, O. L., P. Núñez Vargas, A. Lorenzo Monteagudo, A. Peña Cruz, M.-E. Chuspe Zans, W. Galiano Sánchez, M. Yli-Halla y S. Rose. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91:757-775.

Placzek, C., J. Quade, J. L. Betancourt, P. J. Patchett, J. A. Rech, C. Latorre, A. Matmon, C. Holmgren y N. B. English. 2009. Climate in the dry, central Andes over geologic, millennial, and interannual timescales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96:386-397.

Pulliam, H. R. 1998. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132:652-661 Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.

Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8:224-239.

Rahbek, C. y G. R. Graves. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 98:4534-4539.

Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.

Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15.

Ricklefs, R. E. 2005. Phylogenetic perspectives on patterns of regional and local richness. Pp. 16-40 en *Tropical rainforest: past, present, and future*, editado por E. Bermingham, C. W. Dick y C. Moritz. Chicago: University of Chicago Press.

Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.

Romdal, T. S. y J. A. Grytnes. 2007. An indirect area effect on elevational species richness patterns. *Ecography* 30:440-448.

Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.

Rosenzweig, M. L. y Y. Ziv. 1999. The echo pattern of species diversity: pattern and process. *Ecography* 22:614-628.

Roy, K. y E. E. Goldberg. 2007. Origination, extinction, and dispersal: integrative models for understanding present-day diversity gradients. *American Naturalist* 170:S71-S85.

Ruokolainen, K., H. Tuomisto, M. J. Macía, M. A. Higgins y M. Yli-Halla. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology* 23:13-25.

Schimper, A. F. W. 1888. *Die epiphytische Vegetation Amerikas*. Jena: G. Fischer.

Schnitzer, S. A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Naturalist* 166:262-276.

Seimon, A., S. R. P. Halloy y T. A. Seimon. 2007. Global high-altitude limits for aquatic vascular plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39:340-341.

Shmida, A. y M. W. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12:1-20.

Shurin, J. y D. S. Srivastava. 2005. New perspectives on local and regional diversity: beyond saturation. Pp. 399-417 en *Metacommunities*, editado por M. Holyoak, M. Leibold y R. Holt. Chicago: University of Chicago Press.

Sklenár, P. y P. M. Ramsay. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions* 7:113-124.

Srivastava, D. S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology* 68:1-17.

Srivastava, D. S. y J. H. Lawton. 1998. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *American Naturalist* 152:510-529.

Stebbins, G. L. 1974. *Flowering plants: evolution above the species level*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Stropp, J., H. ter Steege y Y. Malhi. 2009. Disentangling regional and local tre diversity in the Amazon. *Ecography* 32:46-54.

Terborgh, J. W. y J. Faaborg. 1980. Saturation of bird communities in the West Indies. *American Naturalist* 116:178-195.

Tilman, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78:81-92.

Thies, B., T. Nauss y J. Bendix. 2008. Discriminating raining from non-raining clouds at mid-latitudes using Meteosat Second Generation daytime data. *Atmospheric and Chemical Physics* 8:2341-2349.

Tuomisto, H., K. Ruokolainen y M. Yli-Halla. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299:241-244.

Turnbull, L. A., M. J. Crawley y M. Rees. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88:225-238.

Waide, R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday y R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:257-300.

Weiser, M. D., B. J. Enquist, B. Boyle, T. J. Killeen, P. M. Jørgensen, G. Fonseca, M. D. Jennings, A. J. Kerkhoff, T. E. Lacher Jr., A. Monteagudo, M. P. Núñez V., O. L. Phillips, N. G. Swenson y R. Vásquez M. 2007. Latitudinal patterns of range size and species richness of New World woody plants. *Global Ecology and Biogeography* 16:679-688.

Wiens, J. J. y M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19:639-644.

Willig, M. R., D. M. Kaufman y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Reviews of Ecology Evolution and Systematics* 34:273-309.

Wolf, J. H. D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112:15-28.

Young, K. R. 1993. Tropical timberlines: changes in forest structure and regeneration between two Peruvian timberline margins. *Arctic and Alpine Research* 25:167-174.

Young, K. R. y B. León. 2007. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 362:263-272.

Zotz, G. y P. Hietz. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* 52:2067-2078.

Diversidad de Hongos Liquenizados en los Andes Tropicales

Harrie J. M. Sipman

Los líquenes (hongos liquenizados) constituyen un componente diverso de la vegetación natural de los Andes tropicales. No solo a grandes alturas, donde las ramas pueden estar densamente cubiertas por líquenes fruticulosos o foliícolos en las zonas expuestas a la niebla, sino también en las selvas de las estribaciones, donde es posible encontrar más de 100 especies, en su mayoría crustáceas, en un solo árbol.

La investigación de esta biodiversidad aún es muy incompleta. En sus inicios, en el siglo XIX, Nylander (1859, 1861, 1863, 1867) y Müller Argoviensis (1879) principalmente, descubrieron cerca de 1000 especies en la región. Después de 1960, esta cifra se incrementó mucho gracias a los estudios de campo llevados a cabo por liquenólogos expertos y a las revisiones taxonómicas (ej., Hale 1965, 1975, 1976a, 1976b, 1976c; Hafellner 1981; Kurokawa 1962; Lamb 1977, 1978; Esslinger 1989; Nash *et al*. 1995; Ahti 2000). Sin embargo, los trabajos de recolección se concentraron en Ecuador, Colombia y Venezuela, mientras que muchas zonas de Perú y Bolivia están poco representadas en el herbario. A nivel taxonómico, las colecciones existentes también presentan una mayor cantidad de géneros con talos de gran tamaño, especialmente formas de crecimiento folioso y fruticuloso, que pueden ser muestreadas de manera efectiva por personas poco experimentadas. La gran mayoría de los líquenes crustáceos, que con frecuencia solo se distinguen con lupa, están mucho menos documentados y se necesita personal experimentado con un buen conocimiento de la diversidad local para realizar un muestreo representativo.

Una reciente lista de cotejo solo de Colombia (Sipman et al. 2008) contiene 1444 especies. Esta cifra parece no ser excepcional, ya que es similar a una lista de Costa Rica, de 1527 especies, que se encuentra publicada en la web (http://www.biologie.unihamburg.de/checklists/lichens/middle-america/costa-ica_l.htm, 2008). Como las revisiones actuales están encontrando muchas especies nuevas (ej., Lücking *et al*. 2008; Sipman *et al*. 2009), las listas recientes aún parecen bastante incompletas, y se estima que el número de especies que presenta Colombia en la actualidad es de 3000-4000 (Sipman *et al*. 2008). Por tanto, los Andes tropicales en su conjunto deberían

albergar cerca de 5000 especies. Estas especies están clasificadas en unos 300 géneros, pero en la actualidad el número de géneros está aumentando rápidamente porque los nuevos criterios de clasificación están llevando a una gran división de los mismos. Alrededor del 25% de los géneros presenta especies de gran tamaño con formas de crecimiento de tipo folioso o fruticuloso, el resto son crustáceas.

En otras zonas tropicales del mundo también se tiene un conocimiento muy escaso de la diversidad de líquenes. Por tanto, solo se puede comparar los Andes tropicales con las áreas circundantes en base a estimaciones que utilizan el alto recambio en la composición de especies a lo largo de gradientes altitudinales. Por ello es probable que los países andinos, con sus altas montañas, presenten la diversidad más elevada. Es posible que solo Costa Rica tenga un número de especies similar. Brasil es una excepción y quizás también presente una diversidad parecida a la de los Andes tropicales, debido a su gran extensión y a su importante centro de endemismo para líquenes en el sureste. Su lista actual cuenta con 2815 especies (http://www.biologie.unihamburg.de/checklists/lichens/south-america/brazil_l.htm, 2008).

Respecto a otras zonas tropicales similares a las del Nuevo Mundo, solo una lista de Papúa Nueva Guinea presenta una información parecida: 1250 especies (http://www.biologie.unihamburg.de/checklists/lichens/asia/papua-new-guinea_l.htm, 2003). Esto puede indicar que su diversidad es menor como resultado del aislamiento geográfico de la zona. Una comparación con las áreas de montaña extratropicales sugiere que estas zonas tienen una elevada diversidad, pero puede que esto simplemente refleje un conocimiento mucho más profundo en lugar de niveles excepcionales de diversidad. De hecho, se estima que los Alpes europeos, que tienen un relieve ligeramente parecido pero son menos extensos y elevados, albergan unas 4000 especies. Solo en Austria se conocen 2227 especies (http://www.biologie.unihamburg.de/checklists/lichens/europe/austria_l.htm, 2003).

Lücking (2008) utilizó la clasificación fitogeográfica de Takhtajan para investigar la distribución de un grupo bastante bien estudiado, los líquenes foliícolos, y descubrió que el neotrópico constituye la zona más rica del mundo. En los trópicos, los Andes tropicales son superados por la cuenca del Amazonas, las Tierras Altas de Guayana y Centro América. Como el grupo se distribuye principalmente por las tierras bajas, debería verse bien representado en los bosques de las estribaciones de los Andes y el resultado probablemente refleja el escaso estudio de estos bosques.

Entre los grupos de líquenes especialmente bien representados de los Andes tropicales se encuentran los géneros *Heterodermia* (Kurokawa 1962), *Hypotrachyna* (Hale 1975), *Oropogon* (Esslinger 1989), *Parmotrema* (Hale 1965) y *Stereocaulon* (Lamb 1977), por nombrar solo algunos. Los géneros *Leptogium*, *Sticta* y *Usnea* también están bien representados pero aún faltan tratamientos taxonómicos para apreciar su riqueza de especies. Estos grupos pertenecen a los macrolíquenes más importantes y conocidos. La gran mayoría de los líquenes crustáceos no son

adecuados para realizar comparaciones porque ni su taxonomía ni su diversidad suelen conocerse a fondo.

Para obtener información más detallada sobre la distribución de la diversidad de líquenes solo parecen adecuados unos pocos macrolíquenes que han sido mejor colectados y recientemente revisados, y sobre los cuales los conocimientos actuales pueden acercarse a su diversidad real: la familia Cladoniaceae y los géneros *Hypotrachyna* y *Xanthoparmelia* (Cuadro 15.1). Este cuadro muestra la amplia distribución de muchos líquenes. Solo alrededor del 50% de las especies están restringidas al neotrópico, y pocas especies están restringidas a los Andes tropicales, aún cuando esta zona es uno de los dos principales centros de endemismo junto con el sureste de Brasil (Ahti 2000; Sipman *et al*. 2009).

Cuadro 15.1. Número de especies de grupos seleccionados de líquenes (tomados de Nash *et al*. 1995; Ahti 2000; Sipman *et al.* 2009) que demuestran la importancia de los Andes tropicales para la diversidad de líquenes.

Cladoniaceae	Hypotrachyna	Xanthoparmelia	
Presentes en el neotrópico	184	140	77
Restringidas al neotrópico	90	85	46
Presentes en los Andes tropicales	56	78	60
Restringidas a los Andes tropicales	6	11	7

Los Andes tropicales no forman un área de distribución de líquenes claramente delimitada, y muchas especies que tienen en ellos su principal centro de distribución se extienden hasta las montañas de Venezuela y Costa Rica, a veces hasta el Caribe y los Apalaches de América del Norte. Unas pocas especies son comunes a las del sureste de Brasil; esto tiende a ser más habitual en Perú y Bolivia. En los Andes tropicales, la información sobre los géneros *Everniastrum*, *Oropogon* y *Stereocaulon* (Sipman 1992), *Cladonia* (Ahti 2000), *Umbilicaria* (Sipman y Topham 1992), *Xanthoparmelia* (Nash *et al.* 1995) y *Hypotrachyna* (Sipman *et al*. 2009) señala cuatro centros de endemismo: 1. Andes septentrionales, 2. Andes venezolanos + Cordillera Oriental de Colombia, es decir, una zona limitada dentro de 1; 3. Sur de Ecuador + norte de Perú; 4. Perú (+ Bolivia). La escasez de datos de Perú y Bolivia distorsiona sus patrones de distribución.

En resumen, estudios recientes revelaron que los Andes tropicales se encuentran entre los principales centros de diversidad de líquenes del mundo. Gran parte de esta diversidad parece endémica, pero el conocimiento actual es demasiado fragmentario para preparar listas de especies endémicas o delimitar de forma precisa de las zonas donde crecen. Los amplios rangos de distribución de muchas especies sugieren que el efecto del cambio climático global puede compensarse fácilmente por medio de los desplazamientos de las distribuciones de la mayoría de especies. Probablemente este no sea el caso de las especies endémicas. La principal amenaza

parece ser la destrucción del hábitat. La experiencia en las áreas templadas indica que muchas especies de líquenes están restringidas a los bosques con estructura natural y larga historia (ej., Rose y Coppins 2002; Rivas Plata *et al*. 2008), por lo que la deforestación dará lugar a su desaparición.

Literatura Citada

Esslinger, T. L. 1989. Systematics of *Oropogon* (Alectoriaceae) in the New World. *Systematic Botany Monographs* 28:1-111.

Hafellner, J. 1981. Monographie der Flechtengattung *Letrouitia* (Lecanorales, Teloschistineae). *Nova Hedwigia* 35:645-729.

Hale, M. E. 1965. A monograph of *Parmelia* subgenus *Amphigymnia*. *Contributions from the United States National Herbarium* 36:193-358.

Hale, M. E. 1975. A revision of the lichen genus *Hypotrachyna* (Parmeliaceae) in tropical America. *Smithsonian Contributions to Botany* 25:1-73.

Hale, M. E. 1976a. A monograph of the lichen genus *Bulbothrix* Hale (Parmeliaceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 32:1-29.

Hale, M. E. 1976b. A monograph of the lichen genus *Parmelina* Hale (Parmeliaceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 33:1-60.

Hale, M. E. 1976c. A monograph of the lichen genus *Pseudoparmelia* Lynge (Parmeliaceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 31:1-62.

Kurokawa, S. 1962. A monograph of the genus *Anaptychia*. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 6:1- 115.

Lamb, I. M. 1977. A conspectus of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 43:191-355.

Lamb, I. M. 1978. Keys to the species of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 44:209-250.

Lücking, R. 2008. Foliicolous lichenized fungi. *Flora Neotropica Monograph* 103:1-866.

Lücking, R., J. L. Chaves, H. J. M. Sipman, L. Umaña y A. Aptroot. 2008. A first assessment of the ticolichen biodiversity inventory in Costa Rica: the genus *Graphis*, with notes on the genus *Hemithecium* (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae). *Fieldiana, Botany, New Series* 46:1-131.

Müller, J. 1879. Lichenes aequinoctiali-americanici a Cl. Ed. André, annis 1875-1876, praesertim in editioribus Ecuador (E.) et in Nova Granata (N. Gr.) lecti (Les lichens neo-grenadins et ecuadoriens, récoltés par M. Ed. André). *Revue Mycologique* 1:163-171.

Nash III, T. H., C. Gries y J. A. Elix. 1995. A revision of the lichen genus *Xanthoparmelia* in South America. *Bibliotheca Lichenologica* 56:1-157.

Nylander, W. 1859. Lichenes exotici, lichenes in regionibus exoticis quibusdam vigentes exponit synopticis enumerationibus. *Annales des Sciences Naturelles* 11:205-264.

Nylander, W. 1861. Additamentum ad lichenographiam andium boliviensium. *Annales des Sciences Naturelles* 15:365-382.

Nylander, W. 1863. Lichenes. In: Prodromus Florae Novo-Granatensis ou Énumération des plantes de la Nouvelle-Grénade avec description des espèces nouvelles, editado por J. Triana y J. E. Planchon. *Annales des Sciences Naturelles* 19, 20:286-382, 228-279.

Nylander, W. 1867. Lichenes, additamentum. En: Prodromus Florae Novo-Granatensis, editado por J. Triana y J. E. Planchon. *Annales des Sciences Naturelles* 7:301-354 (en repr. 533-586).

Rivas Plata, E., R. Lücking y H. T. Lumbsch. 2008. When family matters: an analysis of Thelotremataceae (lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 17:1319-1351.

Rose, F. y S. Coppins. 2002. Site assessment of epiphytic habitats using lichen indices. Pp. 343-348 en *Monitoring with lichens - monitoring lichens. NATO Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences,* editado por P. L. Nimis, C. Scheidegger, P. A. Wolseley. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Sipman, H. J. M. 1992. The origin of the lichen flora of the Colombian páramos. Pp. 95-109 en *Páramo. An Andean ecosystem under human influence*, editado por H. Balslev y J. L. Luteyn. London: Academic Press.

Sipman, H. J. M., J. A. Elix y T. H. Nash III. 2009. *Hypotrachyna* (Parmeliaceae, Lichenized Fungi). *Flora Neotropica Monograph* 104:1-176.

Sipman, H. J. M., W. Hekking y J. Aguirre-C. 2008. Checklist of lichenized and lichenicolous fungi from Colombia. *Bibliotheca José Jerónimo Triana* 20:1-242.

Sipman, H. J. M. y P. Topham. 1992. The genus *Umbilicaria* (lichenized ascomycetes) in Colombia. *Nova Hedwigia* 54:63-75.

Diversidad de Musgos en los Andes Tropicales

Steven P. Churchill

Los Andes albergan la mayor diversidad de musgos de los trópicos y se encuentran entre las dos o tres regiones más ricas del mundo (Tan y Pócs 2000). Los musgos y hepáticas constituyen un importante grupo vegetal, responsable de la conservación del suelo y el agua en los Andes. La degradación del páramo y la puna húmedos y de los bosques montanos, que altera la funcionalidad de las briofitas, dará como resultado una pérdida acelerada de suelo y agua. Las referencias correspondientes a los países de los Andes tropicales consisten en una visión general de la diversidad (Churchill *et al*. 1995; Churchill 2009), una lista de chequeo (Churchill *et al.* 2000) y un catálogo de la cuenca del Amazonas (Churchill 1998) que incluye los cuatro países de los cuales se ocupa este libro. Los tratamientos florísticos disponibles para el área de estudio incluyen una guía de familias y géneros de briofitas neotropicales (Gradstein *et al.* 2001), y específicamente de musgos, una guía de la Amazonía ecuatoriana (Churchill 1994) y de Colombia (Churchill y Linares C. 1995). Existe más información disponible en el sitio web de los musgos andinos tropicales (Churchill y colaboradores 2009) que está conectada con una base de datos de casi 50 000 colectas (Tropicos 2009).

Diversidad Taxonómica

La diversidad de musgos en los cuatro países se estima en 1298 especies, 334 géneros y 71 familias. Esto representa el 14% de las aproximadamente 9000 especies de musgos a nivel mundial. Las diez familias más diversas (Cuadro 16.1) representan el 66% del total. Pottiaceae, la familia con mayor número de especies, es también la más diversa en géneros (42) y especies endémicas (53). Los diez géneros con mayor número de especies (Cuadro 16.1) representan el 28% del total registrado.

Endemismo y Diversidad

El número de especies endémicas de los cuatro países en conjunto se estima en 405 (31%). El número de especies endémicas exclusivas de un solo país representa el 58% del número total de especies endémicas de los Andes tropicales (Cuadro 16.2); el 42% restante está compartido entre

dos o más países (incluyendo Venezuela). Diecinueve géneros son endémicos y están restringidos a los Andes (Churchill 2009); seis géneros pertenecen a los ecosistemas de puna o páramo y 13 a los ecosistemas de bosques montanos. No existen familias endémicas.

De los cuatro países, Colombia es el más diverso, seguido de cerca por Bolivia, luego Ecuador y Perú (Cuadro 16.2). El número de especies registradas por país oscila entre 777 y 915, mientras que el total regional es 1298. Esto demuestra que muchas especies presentan una amplia distribución. El número de especies restringidas a un solo país constituye el 31% (o 403 especies) de las 1298. El número de especies endémicas por país constituye el 48% de las 405 especies endémicas registradas a nivel regional.

Cuadro 16.1. Las 10 familias y géneros de musgos más diversos en cada uno de los cuatro países andinos.

Familia	Nº de especies	Género	Nº de especies
Pottiaceae	171	*Sphagnum*	60
Bryaceae	126	*Fissidens*	52
Dicranaceae	125	*Campylopus*	48
Pilotrichaceae	107	*Bryum*	41
Bartramiaceae	63	*Zygodon*	30
Sphagnaceae	60	*Macromitrium*	29
Sematophyllaceae	57	*Didymodon*	26
Fissidentaceae	52	*Lepidopilum*	26
Macromitriaceae	46	*Sematophyllum*	25
Orthotrichaceae	46	*Syntrichia*	25
Total	**853**		**362**

Cuadro 16.2. Resumen de la diversidad de musgos en cada uno de los cuatro países andinos.

País	Total especies	Presente en un solo país	Endémicas
Colombia	915	147	60
Ecuador	816	67	43
Perú	777	52	30
Bolivia	909	137	60
Total		**403**	**193**

Ecorregiones y Diversidad

Una división geográfica simple pero importante es aquella entre las tierras altas (páramo, puna, bosque montano, valles secos interandinos) y las tierras bajas (Amazonía, bosque Chiquitano, Chaco, bosques costeros húmedos y secos y subdesierto costero) para los cuatro países. La superficie que ocupan las tierras bajas es la mitad o más que la de las tierras altas. El número de

musgos presentes en las tierras bajas es 309 (18%), aunque solo 55 especies (4%) están restringidas a las tierras bajas; las 254 restantes se extienden hasta los Andes, la mayoría por encima de los 1000 m. El 96% de las 1298 especies de musgos de los cuatro países se encuentran en las tierras altas. Entre las tierras altas, los ecosistemas de bosque montano son los que presentan una mayor diversidad. En Bolivia, por ejemplo, los bosques montanos (Yungas y Tucumano-Boliviano) solo cubren el 8% de la superficie del país, pero presentan el 88% de las hepáticas y el 74% de los musgos registrados en el país (Churchill *et al*. 2009).

Necesidades Futuras

La estimación de la diversidad y endemismo de los musgos expuesta anteriormente es bastante preliminar aún. Se hacen las siguientes evaluaciones sobre los musgos de los Andes tropicales: 1) Se necesitan más trabajos de inventariado en los cuatro países; el nivel de conocimiento en Colombia, Ecuador y Bolivia puede considerarse medio-bajo; en Perú sin embargo es mínimo y existe una amplia necesidad de colectas en los bosques montanos. 2) Se siguen necesitando monografías básicas para alrededor del 40% de los taxones. La disminución general de las revisiones sistemáticas durante las dos últimas décadas representa el mayor impedimento para nuestro conocimiento de la diversidad de los musgos de los Andes tropicales. Se requieren floras descriptivas e ilustradas que puedan satisfacer de forma preliminar la necesidad de claves para los grupos que no han sido revisados. 3) Se necesitan estudios ecológicos para entender mejor el importante papel de las briofitas en el ecosistema, haciendo especial énfasis en los sistemas acuáticos del páramo y de la puna húmeda y en los bosques montanos. 4) Todo lo anterior es importante para la calidad del conocimiento necesario para la conservación. El “desarrollo sostenible” no es una opción viable para los bosques montanos, el páramo y la puna. En su lugar, lo que se requiere es la conservación y regeneración de dichos ecosistemas andinos para asegurar la disponibilidad continua de agua y prevenir la erosión extrema (véase Bradley *et al.* 2006; Vergara *et al.* 2007). Existe la necesidad inmediata de declarar en peligro algunas ecorregiones o ecosistemas, como los bosques montanos, y de brindarles una protección total.

Agradecimientos

Este trabajo recibió el apoyo de las subvenciones de la National Science Foundation (DEB–0542422) y del Fondo Taylor para la Investigación Ecológica a través del Jardín Botánico de Missouri. El autor agradece a M.J. Cano, M.T. Gallego y J.A. Jiménez por aportar datos sobre Pottiaceae. Por último, a R.E. Magill por su ayuda en el desarrollo de la página web de los Andes y la base de datos Tropicos.

Literatura Citada

Bradley, R. S., M. Vuille, H. F. Díaz y W. Vergara. 2006. Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science* 312:1755-1756.

Churchill, S. P. 1994. The mosses of Amazonian Ecuador. *AAU Reports* 35:1-211.

Churchill, S. P. 1998. Catalog of Amazonian mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 85:191-238.

Churchill, S. P. 2009. Moss diversity and endemism of the tropical Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96:434-449.

Churchill, S. P. y colaboradores. 2009. Mosses of the tropical Andes. Disponible en: http://www.tropicos.org/Project/ANBRY.

Churchill, S. P., D. Griffin III y M. Lewis. 1995. Moss diversity of the tropical Andes. Pp. 335-346 en *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, editado por S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn. Bronx: New York Botanical Garden Press.

Churchill, S. P., D. Griffin III y J. Muñoz. 2000. A checklist of the mosses of the tropical Andean countries. *Ruizia* 17:1-203.

Churchill, S. P. y E. L. Linares C. 1995. Prodromus bryologiae novo granatensis. *Biblioteca José Jerónimo Triana* 12:1-924.

Churchill, S. P., N. Sanjinés A y C. Aldana M. 2009. Catálogo de los briofitas de Bolivia: diversidad, distribución y ecología. Santa Cruz de la Sierra: Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercardo y Missouri Botanical Garden.

Gradstein, S. R., S. P. Churchill y N. Salazar Allen. 2001. Guide to the bryophytes of tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 86:1-577.

Tan, B. C. y T. Pócs. 2000. Bryogeography and conservation of bryophytes. Pp. 403-448 en *Bryophyte biology*, editado por A. J. Shaw y B. Goffinet. Cambridge, MA: Cambridge University Press.

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 2009 <http://www.tropicos.org>.

Vergara, W., A. M. Deeb, A. M. Valencia, R. S. Bradley, B. Francou, A. Zarzar, A. Grünwaldt y S. M. Haeussling. 2007. Economic impacts of rapid glacier retreat in the Andes. *Eos* 88:261-268

Insectos de los Andes Tropicales: Patrones de Diversidad, Procesos y Cambio Global

Trond H. Larsen, Federico Escobar e Inge Armbrecht

Los insectos constituyen un componente predominante de la diversidad tanto terrestre como de agua dulce en cuanto a riqueza de especies (comprenden alrededor del 80% de las especies animales conocidas), biomasa animal y funciones ecológicas fundamentales (Samways 2005). Su éxito evolutivo y su diversidad relativamente alta en casi todos los hábitats terrestres los hacen valiosos para entender el origen, distribución y mantenimiento de la biodiversidad, y para el desarrollo de estrategias dirigidas a su conservación (Brown 1991). Los insectos son importantes para el ser humano: unos pocos son perjudiciales, como las plagas agrícolas y los vectores de enfermedad; otros son beneficiosos, como los polinizadores, descomponedores, dispersores de semillas o controladores de plagas (Dourojeanni 1990).

La enorme diversidad de insectos tropicales es un reto para la investigación entomológica, y aún se sabe relativamente poco sobre ellos (Samways 2005). Debido a su inmensa riqueza de especies, normalmente no pueden llevarse a cabo inventarios exhaustivos y la mayoría de los estudios se concentran en grupos taxonómicos seleccionados (Spector 2006). Las comparaciones entre estudios se ven obstaculizadas por el trabajo taxonómico incompleto y las dificultades de identificación. Probablemente menos del 10% de las especies de insectos son conocidas por la ciencia; la mayoría de las estimaciones sugieren que existen 5-10 millones de especies de insectos a nivel mundial (Odegaard 2000), pero otras calculan que existen más de 30 millones de especies (Erwin 1982).

Los Andes tropicales son un punto crítico (*hotspot*) de biodiversidad de plantas y vertebrados a nivel mundial (Myers *et al.* 2000), un patrón que muy seguramente se refleja en los insectos, pero existen pocos datos sobre el (Hernández-Camacho *et al*. 1992; Fandiño-Lozano y van Wyngaarden 2005). Dado que muchos insectos están asociados con plantas, el extremo endemismo vegetal de los Andes tropicales (aproximadamente la mitad de las especies; Myers *et al.* 2000) sugiere un nivel similar de diversidad y endemismo en los insectos. En las regiones montanas, la heterogeneidad extrema en distancias relativamente cortas influye en la distribución, morfología,

fisiología y comportamiento de los insectos (Wolda 1987; Hodkinson 2005). Debido a su sensibilidad a las perturbaciones antropogénicas, la pérdida del hábitat, la polución y el cambio climático, muchos taxones de insectos son utilizados como indicadores del cambio global (Brown 1991; Menéndez 2007). Resumimos aquí los escasos datos existentes sobre los insectos de los Andes tropicales.

Diversidad Alfa y Endemismo

Los insectos muestran una diversidad y endemismo excepcionales en los Andes tropicales, un área que contiene records globales de riqueza de especies y tasas de endemismo en muchos taxones. La región es reconocida como un importante centro de especiación debido a la complejidad de su historia geológica y clima (Hooghiemstra *et al*. 2006). Los Andes son un centro de especiación para insectos que abarcan desde los escarabajos coprófagos de la tribu Phanaeini (Price 2009) hasta las mariposas de la familia Riodinidae (Hall 2005). Aunque muchos grupos de insectos se originaron en las tierras bajas, las evidencias actuales sugieren que las especies recientes son más frecuentes en las regiones montanas y que las especies originarias de los Andes están colonizando las tierras bajas de la Amazonía (Hall 2005).

Perú es el país con mayor diversidad de mariposas a nivel mundial, con 3700 especies descritas (en perspectiva, esto representa más del 20% del total mundial y más de cinco veces el número de especies encontradas en toda América del Norte), seguido por las alrededor de 3200 especies de Colombia y Ecuador (Lamas 1999). Hay más especies concentradas en los bosques nublados de las laderas orientales andinas a altitudes intermedias que en cualquier zona de extensión comparable en Perú, incluso una proporción inusualmente alta de especies endémicas (Rodríguez 1996; Lamas 1999). Las laderas orientales de la Cordillera Oriental de Colombia también albergan las comunidades de mariposas más ricas, con diferencia, de todas las subregiones de los Andes colombianos (Kattán *et al*. 2004). De 658 especies, el 12% son endémicas (Kattán *et al*. 2004), incluyendo géneros muy poco comunes que solo se encuentran en los bosques nublados vírgenes (Balint *et al*. 2006). De 112 especies de mariposas de la tribu Pronophilini (Satyrini) colectadas en las tierras altas del norte de Perú, la mayor tasa de endemismo se encuentra por encima de la línea de bosque (Pyrcz 2004). La mayor diversidad de mariposas del género *Timaeta*, que es endémico de los bosques montanos andinos, se encuentra entre 1500-2000 m en el este de Ecuador (Robbins y Busby 2008).

Las polillas han sido colectadas con una frecuencia mucho menor que las mariposas. Sin embargo, estudios en el sur de Ecuador identifican la región como un punto crítico (*hotspot*) a nivel global por su diversidad de polillas (Brehm *et al*. 2005); en un gradiente entre 1040-3100 m se encontraron 1266 especies de polillas geométridas, la mayor riqueza conocida a nivel mundial para este grupo. El treinta y siete por ciento de estas especies no pudo ser nombrado de forma fiable, siendo probable que una gran proporción de ellas aún no se haya descrito, y la mayoría eran poco comunes (Brehm *et al.* 2005; Hilt *et al.* 2006). Esto representa un sorprendente 6% de toda la fauna de polillas geométridas que se conoce a nivel mundial.

Además de las mariposas, los escarabajos coprófagos y las hormigas son dos de los taxones de insectos más estudiados en los trópicos (Figura 17.1; Jiménez *et al*. 2007; Nichols *et al*. 2007). En Colombia, los ecosistemas montanos han sido identificados como los más prioritarios para la conservación de las hormigas cazadoras (Ponerinae) (Jiménez *et al*. 2007). De las 60 especies de los bosques montanos de la Cordillera Oriental, 8 son endémicas y 24 se consideran una prioridad de conservación en base a su distribución restringida y su vulnerabilidad ante la pérdida de hábitat.

Al igual que en muchos taxones, en las comunidades de escarabajos coprófagos de los Andes predominan las especies poco comunes (Celi *et al*. 2004; Larsen 2004; Hamel-Leigue *et al*. 2008). Se estima que de las 71 especies colectadas entre los 730 y 2210 m en un transecto en Perú, un 14-50% son nuevas para la ciencia (Larsen 2004). De las 30 especies colectadas en los yungas de Cochabamba, Bolivia (1250-1600 m), al menos dos especies no se habían descrito anteriormente y 14 eran endémicas (Hamel-Leigue *et al*. 2008). Veintitrés de las 35 especies de *Cryptocanthon* son endémicas de las zonas por encima de los 1000 m, y la mayoría ellas ha perdido la capacidad de volar, lo que probablemente contribuya a su distribución restringida (Cook 2002).

Los escarabajos son el grupo más abundante de insectos, contando con alrededor del 20% del total de las especies, habiéndose estudiado varias familias adicionales en los Andes (Amat-García 1999; Chalumeau y Brochier 2007). La mayor riqueza de especies de escarabajos tigre en América del Sur se encuentra en las laderas orientales de los Andes, y estas especies tienden a presentar distribuciones muy restringidas (Pearson y Carroll 2001). El páramo ecuatoriano alberga una diversidad excepcionalmente elevada de escarabajos de la familia Carabidae, un 94% de los cuales son endémicos, especialmente en el alto páramo (4100-4400 m) (Moret 2005). De las 204 especies conocidas en el páramo ecuatoriano, 57 fueron descritas recientemente, lo que indica lo poco que aún se conoce sobre las comunidades de insectos montanos. Al igual que los escarabajos coprófagos del género *Cryptocanthon*, muchas de estas especies de altura no vuelan.

La diversidad de macroinvertebrados acuáticos parece ser elevada en los Andes desde Colombia hasta Bolivia (Guevara Cardona *et al*. 2007), con 85 especies en un único estudio por encima de los 2000 m (Sites *et al*. 2003). Las especies muestran capacidades de dispersión muy diferentes, contribuyendo a una variedad de distribuciones, desde las amplias hasta las endémicas (Sites *et al.* 2003). En los altos bosques de robles de Colombia, Amat-García *et al*. (2004) encontraron la comunidad de insectos micófagos más rica que se conoce en el país (48 especies). Las abejas también son muy diversas, especialmente en los bosques nublados. A alturas mayores, por encima de los 2500 m, se encontraron 65 especies en Colombia y 90 especies en Venezuela, Ecuador y Perú (González y Engel 2004).

Además de los insectos, algunos otros estudios han contribuido al conocimiento de la diversidad de invertebrados en los Andes. Diecinueve de las 24 especies de escorpiones encontradas en el corredor andino del sur de Perú son endémicas (Ochoa 2005). En Perú existen setenta y seis géneros y un estimado de 3000 especies de arañas (9% del total global), con alrededor de 50-

80% de especies endémicas de ese país (Rodríguez 1996). La mayoría de las especies endémicas de arañas están restringidas a las áreas montanas por encima de los 1500 m. Los moluscos terrestres muestran un grado de endemismo similar en las laderas orientales de los Andes en comparación con las tierras bajas (Rodríguez 1996).

Gradientes de Riqueza de Especies

Los gradientes latitudinales y altitudinales de riqueza de especies son importantes para comprender los procesos que generan y mantienen la biodiversidad (Willig *et al.* 2003; Hodkinson 2005). La temperatura es uno de varios factores que impulsan los patrones frecuentemente observados de mayor riqueza de especies a bajas latitudes y altitudes; sin embargo, existen muchos otros factores determinantes importantes de los patrones de riqueza de especies (ej., superficie total, historia biogeográfica, disponibilidad de energía, estacionalidad, precipitación), y estos se revisan más detalladamente en otros trabajos (ej., McCoy 1990; Willig *et al.* 2003; Hodkinson 2005; Körner 2007). Muchas comunidades muestran un máximo de riqueza de especies a las altitudes inferiores o intermedias a lo largo de los gradientes altitudinales, especialmente después de ajustar el esfuerzo de muestreo para tomar en cuenta la superficie de muestreo (Rahbek 1995).

Las comunidades de escarabajos coprófagos de las laderas orientales de los Andes muestran una fuerte disminución general de la riqueza de especies en altitudes superiores, descrita por una regresión exponencial (Figura 17.1). En todos los estudios analizados aquí, la menor riqueza de especies se registró a altitudes máximas. Dentro de esta tendencia general, seis estudios de doce encontraron un máximo de riqueza de especies en los sitios de menor altitud, mientras que seis lo presentaban a altitudes intermedias o inferiores. Sin embargo, los seis estudios que no presentaron un máximo de riqueza en los sitios de menor altitud, no muestrearon en las tierras bajas adyacentes, donde se conocen las comunidades de escarabajos coprófagos más diversas (Larsen *et al*. 2006).

La riqueza de especies de escarabajos coprófagos parece mostrar un incremento general en las latitudes inferiores a lo largo de un gradiente que se extiende desde Colombia hasta Bolivia, con un máximo aproximadamente a siete grados al sur del ecuador (Figura 17.2). Sin embargo, para confirmar esta tendencia, se necesitan más datos del norte y centro de Perú. Una tendencia similar se observa en las plantas y otros taxones.

Jacobsen (2004) encontró una disminución aproximadamente lineal de la riqueza de especies de invertebrados acuáticos desde el nivel del mar hasta los 4000 m, con un 50% de reducción de la riqueza de especies de abajo hacia arriba. La diversidad de hormigas en Colombia puede llegar a su máximo entre 900-1700 m, con más especies en los lugares más húmedos (van der Hammen y Ward 2005). Como excepción a estos patrones, la diversidad de polillas a lo largo de un transecto altitudinal en Ecuador no tuvo correlación con la altitud o la temperatura (Brehm *et al*. 2003).

Los líquenes (hongos liquenizados) constituyen un componente diverso de la vegetación natural de los Andes tropicales. No solo a grandes alturas, donde las ramas pueden estar densamente cubiertas por líquenes fruticulosos o foliícolos en las zonas expuestas a la niebla, sino también en las selvas de las estribaciones, donde es posible encontrar más de 100 especies, en su mayoría crustáceas, en un solo árbol.

La investigación de esta biodiversidad aún es muy incompleta. En sus inicios, en el siglo XIX, Nylander (1859, 1861, 1863, 1867) y Müller Argoviensis (1879) principalmente, descubrieron cerca de 1000 especies en la región. Después de 1960, esta cifra se incrementó mucho gracias a los estudios de campo llevados a cabo por liquenólogos expertos y a las revisiones taxonómicas (ej., Hale 1965, 1975, 1976a, 1976b, 1976c; Hafellner 1981; Kurokawa 1962; Lamb 1977, 1978; Esslinger 1989; Nash *et al*. 1995; Ahti 2000). Sin embargo, los trabajos de recolección se concentraron en Ecuador, Colombia y Venezuela, mientras que muchas zonas de Perú y Bolivia están poco representadas en el herbario. A nivel taxonómico, las colecciones existentes también presentan una mayor cantidad de géneros con talos de gran tamaño, especialmente formas de crecimiento folioso y fruticuloso, que pueden ser muestreadas de manera efectiva por personas poco experimentadas. La gran mayoría de los líquenes crustáceos, que con frecuencia solo se distinguen con lupa, están mucho menos documentados y se necesita personal experimentado con un buen conocimiento de la diversidad local para realizar un muestreo representativo.

Una reciente lista de cotejo solo de Colombia (Sipman *et al.* 2008) contiene 1444 especies. Esta cifra parece no ser excepcional, ya que es similar a una lista de Costa Rica, de 1527 especies, que se encuentra publicada en la web (http://www.biologie.unihamburg.de/checklists/lichens/middle-america/costa-ica_l.htm, 2008). Como las revisiones actuales están encontrando muchas especies nuevas (ej., Lücking *et al*. 2008; Sipman *et al*. 2009), las listas recientes aún parecen bastante incompletas, y se estima que el número de especies que presenta Colombia en la actualidad es de 3000-4000 (Sipman *et al*. 2008). Por tanto, los Andes tropicales en su conjunto deberían albergar cerca de 5000 especies. Estas especies están clasificadas en unos 300 géneros, pero en la actualidad el número de géneros está aumentando rápidamente porque los nuevos criterios de clasificación están llevando a una gran división de los mismos. Alrededor del 25% de los géneros presenta especies de gran tamaño con formas de crecimiento de tipo folioso o fruticuloso, el resto son crustáceas.

En otras zonas tropicales del mundo también se tiene un conocimiento muy escaso de la diversidad de líquenes. Por tanto, solo se puede comparar los Andes tropicales con las áreas circundantes en base a estimaciones que utilizan el alto recambio en la composición de especies a lo largo de gradientes altitudinales. Por ello es probable que los países andinos, con sus altas montañas, presenten la diversidad más elevada. Es posible que solo Costa Rica tenga un número de especies similar. Brasil es una excepción y quizás también presente una diversidad parecida a la de los Andes tropicales, debido a su gran extensión y a su importante centro de endemismo para líquenes en el sureste. Su lista actual cuenta con 2815 especies (http://www.biologie.unihamburg.de/checklists/lichens/south-america/brazil_l.htm, 2008).

Respecto a otras zonas tropicales similares a las del Nuevo Mundo, solo una lista de Papúa Nueva Guinea presenta una información parecida: 1250 especies (http://www.biologie.unihamburg.de/checklists/lichens/asia/papua-new-guinea_l.htm, 2003). Esto puede indicar que su diversidad es menor como resultado del aislamiento geográfico de la zona. Una comparación con las áreas de montaña extratropicales sugiere que estas zonas tienen una elevada diversidad, pero puede que esto simplemente refleje un conocimiento mucho más profundo en lugar de niveles excepcionales de diversidad. De hecho, se estima que los Alpes europeos, que tienen un relieve ligeramente parecido pero son menos extensos y elevados, albergan unas 4000 especies. Solo en Austria se conocen 2227 especies (http://www.biologie.unihamburg.de/checklists/lichens/europe/austria_l.htm, 2003).

Lücking (2008) utilizó la clasificación fitogeográfica de Takhtajan para investigar la distribución de un grupo bastante bien estudiado, los líquenes foliícolos, y descubrió que los neotrópicos constituyen la zona más rica del mundo. En los trópicos, los Andes tropicales son superados por la cuenca del Amazonas, las Tierras Altas de Guayana y Centro América. Como el grupo se distribuye principalmente por las tierras bajas, debería verse bien representado en los bosques de las estribaciones de los Andes y el resultado probablemente refleja el escaso estudio de estos bosques.

Entre los grupos de líquenes especialmente bien representados de los Andes tropicales se encuentran los géneros *Heterodermia* (Kurokawa 1962), *Hypotrachyna* (Hale 1975), *Oropogon* (Esslinger 1989), *Parmotrema* (Hale 1965) y *Stereocaulon* (Lamb 1977), por nombrar solo algunos. Los géneros *Leptogium*, *Sticta* y *Usnea* también están bien representados pero aún faltan tratamientos taxonómicos para apreciar su riqueza de especies. Estos grupos pertenecen a los macrolíquenes más importantes y conocidos. La gran mayoría de los líquenes crustáceos no son adecuados para realizar comparaciones porque ni su taxonomía ni su diversidad suelen conocerse a fondo.

Para obtener información más detallada sobre la distribución de la diversidad de líquenes solo parecen adecuados unos pocos macrolíquenes que han sido mejor colectados y recientemente revisados, y sobre los cuales los conocimientos actuales pueden acercarse a su diversidad real: la familia Cladoniaceae y los géneros *Hypotrachyna* y *Xanthoparmelia* (Cuadro 15.1). Este cuadro muestra la amplia distribución de muchos líquenes. Solo alrededor del 50% de las especies están restringidas a los neotrópicos, y pocas especies están restringidas a los Andes tropicales, aún cuando esta zona es uno de los dos principales centros de endemismo junto con el sureste de Brasil (Ahti 2000, Sipman *et al*. 2009).

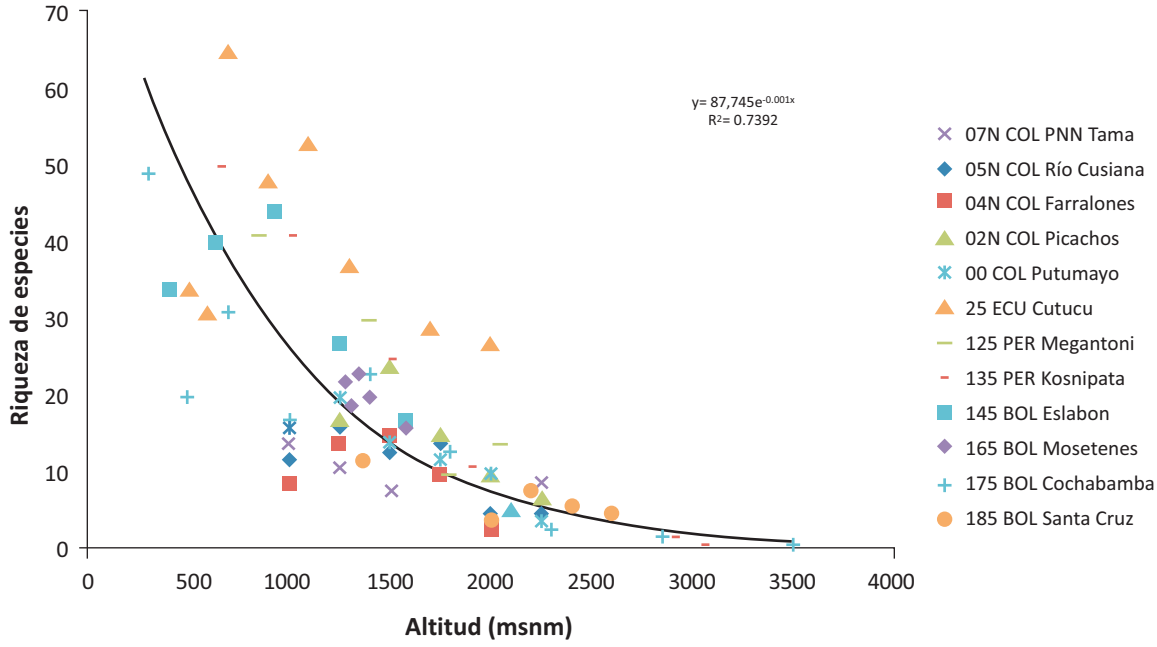


Figura 17.1. Gradientes de riqueza de especies de escarabajos coprófagos en 12 transectos altitudinales en las laderas orientales de los Andes tropicales. La regresión exponencial se ajustó a los datos agrupados. Cada entrada de leyenda indica los grados latitudinales norte/sur, la abreviatura del país y el nombre del sitio. Todos los datos de Colombia (COL) son de Escobar *et al*. (2005); los de Ecuador (ECU), de Celi *et al*. (2004); los de Perú (PER): Megantoni de Larsen (2004), Kosñipata de Larsen (datos no publicados); los de Bolivia (BOL): Eslabón de Spector (datos no publicados), Mosetenes de Hamel-Leigue *et al.* (2008), Cochabamba y Santa Cruz de Genier (datos no publicados).

Tamaño de la Distribución y Recambio de Especies

Las distribuciones restringidas de muchas especies en los Andes tropicales (Molau 2004) convierten a estos en un centro global de endemismo y en una prioridad para la conservación (Myers *et al*. 2000). Mientras que existen pocos datos para describir la distribución completa de la mayoría de las especies de insectos, el rango altitudinal es relativamente fácil de medir. Los tamaños de los rangos altitudinales generalmente son más pequeños en los trópicos que en las regiones templadas, principalmente porque las especies tropicales tienen un rango de tolerancia fisiológica más estrecho (Janzen1967; McCain 2009). Esto también parece cumplirse en los insectos. Por ejemplo, todas las especies de mariposas Satyrini estudiadas en el norte de Perú mostraron rangos altitudinales de menos de 550 m (Pyrcz 2004). Larsen (2004 y datos no publicados) encontró que el 80% de las distintas especies de escarabajos coprófagos a lo largo de un transecto entre 290-3500 m ocupaba un rango altitudinal de menos de 300 m. Los escarabajos coprófagos también muestran un alto recambio altitudinal en Colombia (Escobar *et al*. 2005), Bolivia (Hamel-Leigue

et al. 2008) y Ecuador (Celi *et al*. 2004). Los rangos altitudinales estrechos no necesariamente contribuyen al endemismo y la vulnerabilidad si la especie tiene una amplia distribución latitudinal en los Andes. Sin embargo, el recambio latitudinal también es alto en los escarabajos coprófagos, oscilando entre un 69% de especies compartidas con hábitats parecidos a menos de 100 km de distancia (Larsen 2004) hasta un 33% de especies compartidas con hábitats parecidos a 360 km de distancia (Hamel-Leigue *et al.* 2008).

La ampliación altitudinal de la regla de Rapoport, que pronostica que las especies de altura muestran distribuciones altitudinales más amplias, parece no cumplirse sistemáticamente, según los pocos estudios que han investigado esto en los insectos andinos. Jacobsen (2003) encontró un mayor recambio de especies de macroinvertebrados acuáticos a altitudes superiores. Las mariposas y los carábidos tienden a mostrar un endemismo especialmente elevado en altitudes superiores (Pyrcz 2004; Moret 2005). Por otra parte, Escobar *et al*. (2005) encontraron un mayor número de especies de escarabajos coprófagos con una distribución restringida a altitudes inferiores, aunque este estudio tomó en cuenta un rango altitudinal relativamente estrecho (1000-2250 m). Otro patrón, llamado regla de Bergmann, que pronostica un mayor tamaño corporal en las especies de climas fríos (incluidas las de altura), tampoco parece cumplirse en los insectos andinos, al menos no en las polillas geométridas (Brehm y Fiedler 2004).

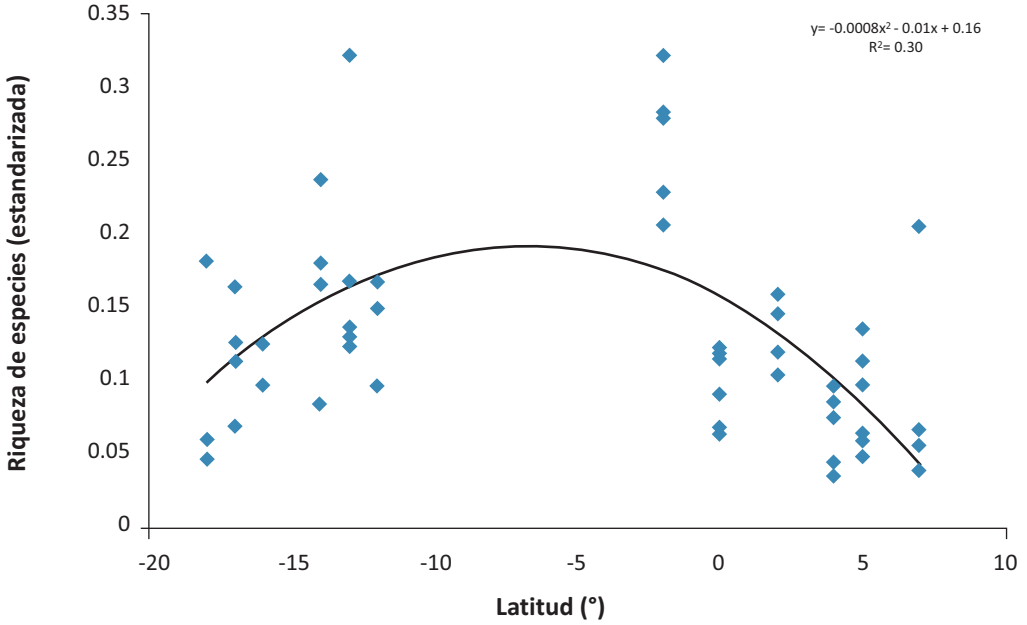


Figura 17.2. Gradiente latitudinal de riqueza de especies de escarabajos coprófagos (los mismos 12 transectos que en la Figura 17.1), mostrando una regresión polinómica. Para controlar la influencia de la altitud, estandarizamos la riqueza de especies categorizando los puntos de datos (sitios) en siete bandas altitudinales entre 410-2300 m. Para cada banda altitudinal, calculamos la riqueza estandarizada de especies a cada latitud muestreada como la proporción de la riqueza total de especies observada en la banda altitudinal completa.

Reemplazo Parapátrico de Especies

Una gran variedad de taxones muestra distribuciones de especies definidas, no solapadas (o ligeramente solapadas) entre sus congéneres y otras especies estrechamente relacionadas (ej., Figura 17.3). Este patrón, conocido como parapatría, se observa normalmente en los gradientes altitudinales donde se concentra una gama relativamente amplia de condiciones ambientales en un espacio geográfico pequeño. El reemplazo altitudinal o segregación entre especies es importante para comprender los procesos que estructuran las comunidades ecológicas, y se cree que en la mayoría de los casos se debe principalmente a la competencia (ej., Terborgh y Weske 1975; Terborgh 1977; Herzog *et al*. 2009; pero véase Cadena 2007). El reemplazo de especies a lo largo de los gradientes altitudinales parece ser muy común en los insectos de los Andes tropicales y ha sido observado en escarabajos coprófagos (Figura 17.3; Medina *et al.* 2002; Larsen 2004), mariposas de la familia Riodinidae (Hall 2005), mariposas de la subfamilia Satyrinae (Pyrcz 2004), flebótomos (Le Pont *et al*. 1990), tricópteros (Guevara Cardona *et al*. 2007) y otros macroinvertebrados acuáticos (Jacobsen 2003). Este elevado nivel de parapatría afianza también a los Andes como centro de especiación de América del Sur.

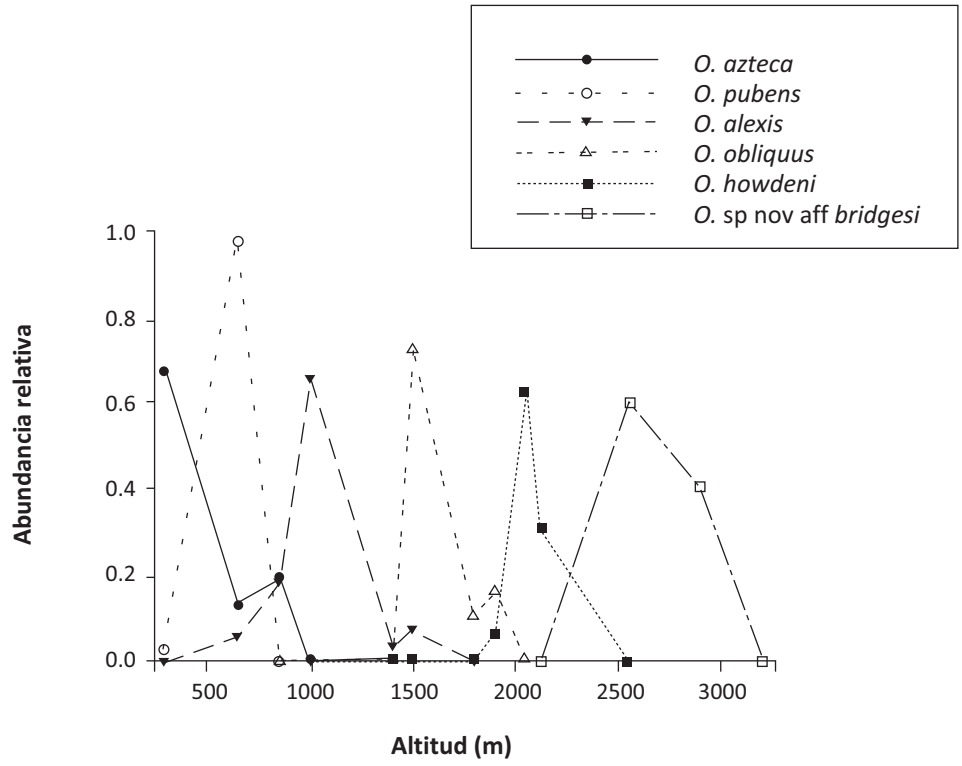


Figura 17.3. Segregación parapátrica altitudinal de congéneres del género de escarabajo coprófago *Ontherus* en Perú. Datos de Larsen (2004).

Estacionalidad

Muchos insectos tropicales muestran fuertes cambios en su abundancia asociados a los cambios estacionales de precipitación y humedad (Wolda 1988). Entender los patrones estacionales es importante para determinar las dinámicas ecológicas, así como para interpretar la importancia que tienen para la conservación los inventarios y estudios de monitoreo, los cuales pueden verse involuntariamente sesgados por el tiempo de muestreo (DeVries *et al.* 1999). Muy pocos estudios han investigado la estacionalidad de los insectos andinos. En Ecuador, las polillas de la familia Arctiidae mostraron poca estacionalidad mientras que las polillas geométridas duplicaron su abundancia de la estación húmeda a la seca (Hilt *et al*. 2007). Sin embargo, solo unas pocas especies experimentaron fuertes cambios en su abundancia y la mayoría estuvo presente en fase adulta todo el año. La riqueza y abundancia de especies de escarabajos coprófagos en un sitio fueron independientes de la precipitación durante todo el año (Escobar y de Ulloa 2000). Los macroinvertebrados de los cursos de agua parecen ser más ricos en especies y abundantes durante la estación seca, lo que probablemente tenga relación con la inestabilidad asociada a las inundaciones propias de la estación húmeda (Jacobsen y Encalada 1998).

Uso del Suelo y Alteración del Hábitat

Aunque las especies de insectos rara vez se encuentran en peligro de extinción por la sobreexplotación como ocurre con muchos vertebrados, con frecuencia se ven amenazadas por la pérdida de hábitat o los agroquímicos. En general, los insectos tropicales tienden a ser ecológicamente más especializados que los de las zonas templadas (Dyer *et al.* 2007). Dado que las especies tropicales con frecuencia se encuentran en un solo tipo de hábitat, pueden ser especialmente sensibles al uso del suelo y la pérdida de hábitat (Nichols *et al.* 2007). Los ecosistemas andinos se ven muy amenazados por el rápido cambio en los patrones de uso de suelo, así como por una larga historia de ocupación (Suárez *et al*., Capítulo 9). Por ejemplo, el 69% de los bosques andinos de Colombia ha sido talado (Etter *et al*. 2006).

La respuesta de los escarabajos coprófagos al uso del suelo ha sido relativamente bien estudiada en los Andes tropicales. En general, la riqueza, diversidad, abundancia y biomasa de escarabajos coprófagos disminuyen fuertemente en respuesta a alteraciones que incluyen los pastizales, el maíz, el café, las plantaciones de árboles, los bosques secundarios, etc. (ej., Escobar 2004; Horgan 2005). Los hábitats más maduros y estructuralmente más complejos suelen albergar el mayor número de especies e individuos, siguiendo un gradiente de sucesión de la vegetación (Escobar y de Ulloa 2000; Larsen 2004). Los pastizales y hábitats abiertos albergan muy pocas especies e individuos y obstaculizan la dispersión de las especies de bosque (Escobar y de Ulloa 2000); 8 de 22 especies de un estudio nunca ingresaron a los pastizales (Medina *et al*. 2002).

Otros taxones, como las polillas geométridas y las hormigas, también muestran una mayor diversidad al aumentar la madurez de la vegetación sucesional, la complejidad estructural y la

proximidad a los bosques intactos (Bustos y Ulloa-Chacon 1996; Hilt *et al*. 2006). La presencia de árboles en los sistemas de pastizales permite el doble de especies de hormigas y muchas más especies de escarabajos estafilínidos que los pastizales sin árboles (Rivera *et al.* 2008; Sanabria *et al.* 2008). Los bosques maduros de Ecuador albergan las especies menos comunes de polillas de la familia Arctiidae, mientras que las especies comunes suelen presentar distribuciones amplias (Hilt y Fiedler 2005). Las mariposas de los bosques de *Polylepis* de Bolivia muestran una mayor riqueza ante niveles intermedios de alteración del hábitat, una tendencia observada con frecuencia en las mariposas (Quinteros *et al*. 2006).

Dado que la biomasa vegetal y la estructura de la vegetación favorecen la diversidad de insectos, los sistemas agroforestales tienen la capacidad de albergar un número significativo de especies andinas y pueden utilizarse para restaurar parcialmente la biodiversidad en las áreas degradadas (Schroth *et al.* 2004). Por ejemplo, el policultivo de café orgánico de sombra alberga comunidades de hormigas mucho más parecidas a las del bosque natural que a las de las plantaciones de café sin sombra, y ambos tipos de plantaciones de café presentan más hormigas que los pastizales (Perfecto y Vandermeer 1996; Armbrecht *et al*. 2005). El café y los sistemas agroforestales también podrían permitir la dispersión de las especies de bosque a través del paisaje (Perfecto 2003). Desafortunadamente, los sistemas de café están siendo intensificados cada vez más o están siendo talados para la introducción de ganado, lo que conduce a una considerable pérdida de biodiversidad (Philpott *et al*. 2008).

Los macroinvertebrados acuáticos son utilizados con frecuencia en los estudios destinados a la evaluación y monitoreo de la biodiversidad, debido a su sensibilidad ante las alteraciones y a su facilidad de muestreo. La riqueza de especies de invertebrados en los cursos de agua de altura en los Andes de Bolivia se vio reducida por el drenaje ácido de las minas y las aguas residuales (Jacobsen y Marin 2008; Van Damme *et al.* 2008). La sedimentación provocada por la construcción de carreteras en Bolivia causó una pérdida de 6 veces la riqueza y 200 veces la abundancia de los invertebrados acuáticos (Fossati *et al.* 2001).

A pesar de la existencia algunos patrones generales, la respuesta de las especies a los cambios en el uso del suelo depende mucho del contexto y también de la región geográfica y la altitud. Por ejemplo, una respuesta que contrasta con la pérdida de escarabajos coprófagos en los pastizales andinos se observó en México, donde las especies de escarabajos coprófagos, presumiblemente de origen holártico y afrotropical, dominaron y fueron capaces de prosperar en hábitats de pastizales deforestados (Escobar *et al*. 2007). A pesar de la aparente contradicción con la regla de Rapoport, las especies de altura pueden ser más resilientes al uso del suelo y a la alteración del hábitat porque algunas son capaces de utilizar una mayor variedad de hábitats. Larsen (2004) encontró que el 32% de todas las especies de escarabajos coprófagos entre 730-2210 m se encontraban en un solo tipo de hábitat, pero que las especies a mayores alturas eran menos específicas de hábitat, posiblemente a causa de la menor competencia y la reducida repartición de recursos en las comunidades con menos especies.

Las especies de escarabajos coprófagos de altura adaptadas a los pastizales parecían muy poco afectadas por la perturbación del hábitat y expandieron su distribución hacia abajo a los hábitats de pastizales de reciente creación (Larsen, datos no publicados). Las especies de tierras bajas adaptadas a las zonas alteradas abiertas también se han expandido hacia arriba a los pastizales (Escobar y de Ulloa 2000). Sin embargo, las especies de escarabajos coprófagos de los bosques situados a altitudes inferiores e intermedias parecen las más sensibles a la pérdida de hábitat (Medina *et al*. 2002; Larsen, datos no publicados). Por ejemplo, las plantaciones de árboles a altitudes superiores albergaban muchas especies procedentes de los bosques adyacentes, mientras que las plantaciones de árboles a altitudes inferiores del mismo transecto no, mostrando un 60% de disminución (Medina *et al.* 2002). Aunque las especies de altura pueden ser intrínsecamente menos sensibles a la pérdida de hábitat que las de las tierras bajas, se prevé que las especies de altura sean las más vulnerables al cambio climático (Chen *et al.* 2009), un tema que se discute en la siguiente sección.

Cambio Climático

A pesar de los muchos análisis existentes acerca de los impactos del cambio climático en los ecosistemas y la biodiversidad del planeta, prácticamente ninguno ha hablado de las consecuencias para los Andes tropicales y ninguno ha tomado en consideración a los insectos andinos. Esto es especialmente alarmante dado que se pronostica que los ectotermos tropicales, como los insectos, sean aún más sensibles al cambio climático que sus homólogos de zonas templadas (Deutsch *et al.* 2008). Para empeorar las cosas, se pronostica que los cambios climáticos serán más importantes en los Andes que en las tierras bajas (Bradley *et al.* 2006). En los trópicos, los desplazamientos hacia arriba son más probables que los desplazamientos hacia los polos, debido al ligero gradiente latitudinal de temperatura (Colwell *et al.* 2008).

Las evidencias disponibles, casi todas provenientes del taxón de insectos mejor estudiado, las mariposas, sugieren que el cambio climático ya ha alterado fuertemente las distribuciones de las especies de insectos, causando retracciones de su distribución y extinciones (Parmesan y Yohe 2003; Root *et al.* 2003; Thomas *et al.* 2006). En Gran Bretaña, el aumento de las temperaturas está haciendo que las mariposas y otros taxones se trasladen hacia los polos y hacia arriba (Hickling *et al.* 2006). Se espera que se produzcan extinciones de especies en las montañas debido principalmente a la pérdida de especies de altura que no tienen lugares más arriba a los que trasladarse (extinciones en cimas de montaña) y a la pérdida local de especies en la porción inferior de su rango altitudinal (Wilson *et al*. 2007), aunque existen también algunas otras amenazas generadas por el clima (véase Larsen *et al*., Capítulo 3, y Aguirre *et al.*, Capítulo 4).

Las comunidades de mariposas en España se han desplazado hacia arriba un promedio de 293 m entre 1967-1973 y 2004-2005 (Wilson *et al*. 2007). Las especies de polillas de una montaña de Borneo han ascendido un promedio de 67 m desde 1965 hasta 2007, lo que representa una de las primeras evidencias del desplazamiento de la distribución de los insectos montanos

tropicales (Chen *et al*. 2009). Los ectotermos tropicales están respondiendo a los cambios en el clima porque presentan un estrecho rango de tolerancia fisiológica y viven en su óptico térmico o cerca de él (Deutsch *et al.* 2008). Evidencias anecdóticas sugieren que dos especies de escarabajo de los Andes ecuatorianos podrían haber migrado hacia arriba debido al cambio de temperatura (Onore y Bartolozzi 2008), pero esto es en gran parte una conjetura, y no conocemos ningún dato sobre los insectos andinos y el cambio climático.

El cambio climático y la pérdida de hábitat actúan simultáneamente y algunas veces sinérgicamente al ejercer su impacto sobre la diversidad de insectos (Franco *et al.* 2006). Las mariposas están cambiando sus asociaciones de hábitat (Davis *et al.* 2006) y las especies generalistas parecen adaptarse más rápidamente que las especialistas al cambio climático mediante la incursión en áreas recientemente adecuadas (Warren *et al*. 2001; Menéndez *et al.* 2006). Esto sugiere que el alto porcentaje de los especialistas de hábitat que se encuentran en los trópicos será especialmente susceptible al cambio climático. Por ejemplo, el aumento de las temperaturas está haciendo a los ectotermos de los bosques tropicales (en este caso, las lagartijas) susceptibles a la invasión de especies de zonas abiertas (Huey *et al.* 2009).

La pérdida de hábitat intensifica los efectos del cambio climático de varias maneras. Obstaculiza la dispersión y redistribución de especies que de otra forma podrían adaptarse al cambio climático (Root *et al.* 2003; Travis 2003). Esto es especialmente importante en la interfaz Andes-Amazonía, donde se espera que muchas especies se vean forzadas a ascender para adaptarse al cambio del clima, pero esto puede depender de la presencia de corredores de hábitat intactos (Larsen *et al*., Capítulo 3). Sin embargo, en los Andes solo existen unos pocos corredores de hábitat intactos que se extienden desde las tierras bajas hasta la línea de árboles o más arriba y estos se encuentran en su mayoría al interior de unas cuantas áreas protegidas (Hole *et al.*, Capítulo 2). El establecimiento de nuevas áreas protegidas a lo largo de los gradientes altitudinales y de precipitación puede ayudar a mantener rutas de escape para las especies que responden al cambio climático. Implementar estrategias de manejo de riesgos y promover sistemas agrícolas adaptativos puede ayudar también a amortiguar los impactos negativos del cambio climático en los ecosistemas andinos (IAASTD 2009; véase también Hole *et al.*, Capítulo 2).

A escala local, la deforestación hace que las condiciones se vuelvan más cálidas y secas. Dado que los insectos como los escarabajos coprófagos están fisiológicamente constreñidos a un rango estrecho de temperatura y humedad y dado que se sabe que buscan los hábitats más húmedos y densamente forestados cuando el clima está inusualmente caliente y seco (Davis *et al*. 2000; Duncan y Byrne 2000), el incremento de la temperatura y la disminución de la humedad, asociadas a la pérdida de hábitat, pueden intensificarse con el cambio climático y afectar a todas las especies excepto las más tolerantes.

Consecuencias Ecológicas de la Alteración

El cambio climático, la pérdida del hábitat y otras alteraciones antropogénicas están causando extinciones en cascada mediante la modificación de las interacciones entre especies y las dinámicas tróficas (Tylianakis *et al*. 2008; Brook 2009; Aguirre *et al.*, Capítulo 4). El cambio climático puede interferir con las interacciones entre especies tanto a nivel espacial como temporal. Por ejemplo, los cambios en el calendario fenológico de los vegetales pueden hacer que las plantas huésped no estén disponibles para algunos insectos activos estacionalmente (Tylianakis *et al*. 2008). Especies que coexisten naturalmente, como las mariposas y las plantas, también pueden dejar de coincidir espacialmente debido a desplazamientos desiguales de su distribución (Schweiger *et al.* 2008), especialmente si los ectotermos se ven afectados por el cambio climático más rápidamente que las especies de las que dependen.

Una revisión de los impactos del cambio global, incluyendo el cambio climático, muestra que una amplia gama de interacciones entre especies de insectos está siendo afectada, incluyendo la polinización, dispersión de semillas, descomposición, predación, herbivoría e infección por patógenos (Tylianakis *et al*. 2008). La alteración de estos procesos puede tener efectos en cascada dentro de todo el ecosistema, conduciendo a más extinciones y a la pérdida de servicios ecosistémicos vitales para los seres humanos (Kremen 2005; Botes *et al*. 2006). En los Andes, los servicios mediados por insectos, como la polinización, la dispersión de semillas y el entierro de estiércol, podrían verse fácilmente alterados por la pérdida de hábitat y los cambios en la temperatura y humedad (Kessler y Krömer 2000; Horgan 2005). Dado que la distribución de los insectos, incluyendo las especies invasivas y las plagas, está regulada principalmente por la temperatura, el cambio climático podría tener severas consecuencias económicas para la agricultura en los Andes y podría alterar las dinámicas relacionadas con las enfermedades y la salud humana (Etter y van Wyngaarden 2000; Jacobsen 2007; Dangles *et al.* 2008).

Prioridades de Investigación y Conservación

La escasez de investigación sobre los insectos de los Andes tropicales y el contexto de vulnerabilidad descrito anteriormente, dan lugar a una serie de prioridades que incluyen:

- Inventarios de los taxones de insectos poco estudiados, sobre todo estudios que utilicen métodos estandarizados para comparar los patrones de varios taxones;
- Monitoreo a largo plazo de las comunidades de insectos, especialmente a lo largo de gradientes altitudinales y a altitudes superiores, donde las especies pueden ser especialmente vulnerables;
- Identificación de áreas y hábitats de los Andes tropicales prioritarios para la conservación en base a la diversidad, endemismo y nivel de amenaza de los insectos;
- Comprender los patrones de biodiversidad desde las escalas locales hasta las regionales;
- Determinar los gradientes altitudinales de diversidad y recambio de especies frente a los latitudinales;

- Identificar en múltiples taxones las respuestas regionales y altitudinales dependientes del contexto al uso del suelo y al cambio climático;
- Implementar estrategias alternativas de uso del suelo, centrándose en la agroecología, que maximizan la conservación de la diversidad de insectos;
- Adoptar estrategias para mitigar los impactos del cambio climático en los insectos, tales como incrementar la conectividad del paisaje y la protección del hábitat a lo largo de los gradientes altitudinales;
- Determinar los mecanismos subyacentes a la respuesta de los insectos al cambio global;
- Identificar los rasgos de las especies propensas a la extinción (extraer generalizaciones es especialmente importante en el caso de los insectos ya que no todas sus especies pueden ser evaluadas);
- Comprender la influencia sinérgica de la pérdida de hábitat y el cambio climático;
- Evaluar las consecuencias ecológicas en cascada del cambio climático y de la pérdida de hábitat sobre la biodiversidad (especialmente debido a cambios en las dinámicas tróficas) y el ser humano (pérdida de servicios ecosistémicos como la polinización, el control de plagas y la regulación de las enfermedades);
- Avanzar en la taxonomía, entrenar parataxónomos e incrementar la disponibilidad de claves de especies fáciles de usar (esto es especialmente importante para facilitar las comparaciones entre estudios que de otra manera incluirían muchas morfoespecies).

Agradecimientos

Agradecemos a Finbarr Horgan y Gunnar Brehm por sus valiosos comentarios, que mejoraron este capítulo.

Literatura Citada

Amat-García, E. C., G. D. Amat-García y L. G. Henao-M. 2004. Taxonomic and ecologic diversity of mycophagic entomofauna in a high Andean forest of the eastern Colombian mountain range. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 28:223-231.

Amat-García, G. 1999. The scaraboid-passalid beetles (Coleoptera: Passalidae) of Colombia. 6. Their relationship to the landscape of the Eastern Cordillera of Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 23:163-170.

Armbrecht, I., L. Rivera e I. Perfecto. 2005. Reduced diversity and complexity in the leaflitter ant assemblage of Colombian coffee plantations. *Conservation Biology* 19:897-907.

Balint, Z., P. Boyer, H. W. Dahners, J. A. Salazar-Escobar y K. Kertesz. 2006. Comments on the systematics and natural history of *Aveexcrenota*, a genus of rare Andean eumaeine Lycaenidae (Lepidoptera). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 52:331-352.

Botes, A., M. A. McGeoch, H. G. Robertson, A. van Niekerk, H. P. Davids y S. L. Chown. 2006. Ants, altitude and change in the northern Cape Floristic Region. *Journal of Biogeography* 33:71-90.

Bradley, R. S., M. Vuille, H. F. Díaz y W. Vergara. 2006. Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science* 302:1755-1756.

Brehm, G. y K. Fiedler. 2004. Bergmann's rule does not apply to geometrid moths along an elevational gradient in an Andean montane rain forest. *Global Ecology and Biogeography* 13:7-14.

Brehm, G., L. M. Pitkin, N. Hilt y K. Fiedler. 2005. Montane Andean rain forests are a global diversity hotspot of geometrid moths. *Journal of Biogeography* 32:1621-1627.

Brehm, G., D. Süssenbach y K. Fiedler. 2003. Unique elevational diversity patterns of geometrid moths in an Andean montane rainforest. *Ecography* 26:456-466.

Brook, B. W. 2009. Global warming tugs at trophic interactions. *Journal of Animal Ecology* 78:1-3.

Brown, K. S. 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. Pp. 349-404 en *The conservation of insects and their habitats*, editado por N. M. Collins y J. A. Thomas. London: Academic Press.

Bustos-H., J. y P. Ulloa-Chacon. 1996. Myrmecofauna and perturbation in a Neotropical cloud forest (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biologia Tropical* 44-45:259-266.

Cadena, C. D. 2007. Testing the role of interspecific competition in the evolutionary origin of elevational zonation: an example with *Buarremon* brush-finches (Aves, Emberizinae) en the Neotropical mountains. *Evolution* 61:1120-1136.

Celi, J., E. Terneus, J. Torres y M. Ortega. 2004. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) diversity in an altitudinal gradient in the Cutucu Range, Morona Santiago, Ecuadorian Amazon. *Lyonia* 7:37-52.

Chalumeau, F. y B. Brochier. 2007. *Chiasognathinae of the Andes: taxonomy, ethology, biogeography.* Hradec Králové: Taita Publisher.

Chen, I. C., H. J. Shiu, S. Benedick, J. D. Holloway, V. K. Cheye, H. S. Barlow, J. K. Hill y C. D. Thomas. 2009. Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:1479-1483.

Colwell, R. K., G. Brehm, C. L. Cardelus, A. C. Gilman y J. T. Longino. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.

Cook, J. 2002. A revision of the Neotropical genus *Cryptocanthon* Balthasar (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopterists Bulletin* 56:3-96.

Dangles, O., C. Carpio, A. R. Barragan, J. L. Zeddam y J. F. Silvain. 2008. Temperature as a key driver of ecological sorting among invasive pest species in the tropical Andes. *Ecological Applications* 18:1795-1809.

Davies, Z. G., R. J. Wilson, S. Coles y C. D. Thomas. 2006. Changing habitat associations of a thermally constrained species, the silver-spotted skipper butterfly, in response to climate warming. *Journal of Animal Ecology* 75:247-256.

Davis, A. L. V., S. L. Chown, M. A. McGeoch y C. H. Scholtz. 2000. A comparative analysis of metabolic rate in six *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeidae) from southern Africa: further caveats when inferring adaptation. *Journal of Insect Physiology* 46:553-562.

Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak y P. R. Martin. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:6668-6672.

DeVries, P. J., T. R. Walla y H. F. Greeney. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society* 68:333-353.

Dourojeanni, M. J. 1990. Entomology and biodiversity conservation in Latin America. *American Entomologist* 36:88-93.

Duncan, F. D. y M. J. Byrne. 2000. Discontinuous gas exchange in dung beetles: patterns and ecological implications. *Oecologia* 122:452-458.

Dyer, L. A., M. S. Singer, J. T. Lill, J. O. Stireman, G. L. Gentry, R. J. Marquis, R. E. Ricklefs, H. F. Greeney, D. L. Wagner, H. C. Morais, I. R. Diniz, T. A. Kursar y P. D. Coley. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448:696-699.

Erwin, T. L. 1982. Tropical forests their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin* 36:74-75.

Escobar, F. 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology* 17:123-136.

Escobar, F. y P. C. de Ulloa. 2000. Space and time distribution along a succesional gradient of coprofagous coleopterans (Scarabaeinae, Aphodiinae) in a tropical montane forest, Nariño Colombia. *Revista de Biologia Tropical* 48:961-975.

Escobar, F., G. Halffter y L. Arellano. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* 30:193-208.

Escobar, F., J. M. Lobo y G. Halffter. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography* 14:327-337.

Etter, A., C. McAlpine, K. Wilson, S. Phinn y H. Possingham. 2006. Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agriculture Ecosystems and Environment* 114:369-386.

Etter, A. y W. van Wyngaarden. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *Ambio* 29:432-439.

Fandiño-Lozano, M. y W. van Wyngaarden. 2005. *Prioridades de conservación biológica para Colombia*. Bogotá: Grupo ARCO. 188 pp.

Fossati, O., J. G. Wasson, C. Hery, G. Salinas y R. Marin. 2001. Impact of sediment releases on water chemistry and macroinvertebrate communities in clear water Andean streams (Bolivia). *Archiv für Hydrobiologie* 151:33-50.

Franco, A. M. A., J. K. Hill, C. Kitschke, Y. C. Collingham, D. B. Roy, R. Fox, B. Huntley y C. D. Thomas. 2006. Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology* 12:1545-1553.

González, V. H. y M. S. Engel. 2004. The tropical Andean bee fauna (Insecta: Hymenoptera: Apoidea), with examples from Colombia. *Entomologische Abhandlungen (Dresden)* 62:65-75.

Guevara Cardona, G., G. Reinoso Florez y F. Villa Navarro. 2007. Caddisfly larvae (Insecta: Trichoptera) of the Coello River basin in central Colombia. *Trichopteron* 24:8-12.

Hall, J. P. W. 2005. Montane speciation patterns in *Ithomiola* butterflies (Lepidoptera: Riodinidae): are they consistently moving up in the world? *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 272:2457-2466.

Hamel-Leigue, A. C., S. K. Herzog y D. J. Mann. 2008. Composition and species richness of a dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) community in the lower Yungas of Cordillera Mosetenes, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 23:39-49.

Hernández-Camacho, J., R. Ortiz-Quijano, T. Walschburger y A. Hurtado- Guerra. 1992. Estado de la biodiversidad en Colombia. Pp. 41-238 en *La diversidad biológica en Iberoamérica I*, editado por G. Halffter. Xalapa: Instituto de Ecología, A.C.

Herzog, S. K., S. R. Ewing, K. L. Evans, A. Maccormick, T. Valqui, R. Bryce, M. Kessler y R. MacLeod. 2009. Vocalizations, distribution, and ecology of the Cloud-forest Screech-Owl (*Megascops marshalli*). *Wilson Journal of Ornithology* 121:240-252.

Hickling, R., D. B. Roy, J. K. Hill, R. Fox y C. D. Thomas. 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* 12:450-455.

Hilt, N., G. Brehm y K. Fiedler. 2006. Diversity and ensemble composition of geometrid moths along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. *Journal of Tropical Ecology* 22:155-166.

Hilt, N., G. Brehm y K. Fiedler. 2007. Temporal dynamics of rich moth ensembles in the montane forest zone in southern Ecuador. *Biotropica* 39:94-104.

Hilt, N. y K. Fiedler. 2005. Diversity and composition of Arctiidae moth ensembles along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. *Diversity and Distributions* 11:387-398.

Hodkinson, I. D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews* 80:489-513.

Hooghiemstra, H., V. M. Wijninga y A. M. Cleef. 2006. The paleobotanical record of Colombia: implications for biogeography and biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:297-324.

Horgan, F. G. 2005. Effects of deforestation on diversity, biomass and function of dung beetles on the eastern slopes of the Peruvian Andes. *Forest Ecology and Management* 216:117-133.

Huey, R. B., C. A. Deutsch, J. J. Tewksbury, L. J. Vitt, P. E. Hertz, H. J. A. Pérez y T. Garland. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 276:1939-1948.

IAASTD. 2009. *Agriculture at a crossroads. International assessment of agricultural knowledge, science and technology for development: Latin America and the Caribbean (LAC) report*. Washington, DC: Island Press.

Jacobsen, D. 2003. Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes. *Archiv für Hydrobiologie* 158:145-167.

Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology* 49:1293-1305.

Jacobsen, D. 2007. Low oxygen pressure as a driving factor for the altitudinal decline in taxon richness of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 154:795-807.

Jacobsen, D. y A. Encalada. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Archiv für Hydrobiologie* 142:53-70.

Jacobsen, D. y R. Marin. 2008. Bolivian Altiplano streams with low richness of macroinvertebrates and large diel fluctuations in temperature and dissolved oxygen. *Aquatic Ecology* 42:643-656.

Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist* 101:233-249.

Jiménez, E., F. H. Lozano-Zambrano, J. Rodríguez y D. P. Ramírez. 2007. Conservación de hormigas cazadoras: rareza y endemismo. Pp. 407-421 en *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*, editado por F. H. Lozano-Zambrano y E. Jiménez. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Kattan, G. H., P. Franco, V. Rojas y G. Morales. 2004. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography* 31:1829-1839.

Kessler, M. y T. Krömer. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology* 2:659-669.

Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.

Kremen, C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8:468-479.

Lamas, G. 1999. Perú: país de mariposas. *Rumbos* 14:6. Disponible en: http://www.rumbosonline.com/articles/14-06-specialbutterfly.htm.

Larsen, T. H. 2004. Dung beetles / escarabajos peloteros. Pp. 77-84, 185-192 en *Peru: Megantoni. Rapid Biological Inventories Report*, editado por C. Vriesendorp, L. Rivera Chávez, D. Moskovits y J. Shopland. Chicago: The Field Museum.

Larsen, T. H., A. Lopera y A. Forsyth. 2006. Extreme trophic and habitat specialization by Peruvian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopterists Bulletin* 60:315-324.

Le Pont, F., J. Mouchet y P. Desjeuz. 1990. Geographical and ecological distribution of anthropophilic sandflies (Diptera: Psychodidae) in Bolivia on a transect Andes-Amazonia. *Annales de la Societe Entomologique de France* 26:159-172.

McCain, C. M. 2009. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be 'higher' in the tropics. *Ecology Letters* 12:550-560.

McCoy, E. D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58:313-322.

Medina, C. A., F. Escobar y G. H. Kattan. 2002. Diversity and habitat use of dung beetles in a restored Andean landscape. *Biotropica* 34:181-187.

Menéndez, R. 2007. How are insects responding to global warming? *Tijdschrift voor Entomologie* 150:355-365.

Menéndez, R., A. G. Megias, J. K. Hill, B. Braschler, S. G. Willis, Y. Collingham, R. Fox, D. B. Roy y C. D. Thomas. 2006. Species richness changes lag behind climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 273:1465-1470.

Molau, U. 2004. Mountain biodiversity patterns at low and high latitudes. *Ambio* 13:24-28.

Moret, P. 2005. The carabid beetles of the paramo ecosystem in the Andes of Ecuador: taxonomy, ecology and biogeograpy (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Quito: Pontificia Universidad Católica del Ecuador. 306 pp.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.

Nichols, E., T. Larsen, S. Spector, A. L. Davis, F. Escobar, M. Favila y K. Vulinec. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137:1-19.

Ochoa, J. A. 2005. Distribution patterns of scorpions of the Andean region of southern Peru. *Revista Peruana de Biologia* 12:49-68.

Odegaard, F. 2000. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society* 71:583-597.

Onore, G. y L. Bartolozzi. 2008. Description of the larvae of *Sphaenognathus (Chiasognathinus) gaujoni* (Oberthur, 1885) and *S. (C.) xerophilus* Bartolozzi, and Onore, 2006 (Coleoptera: Lucanidae), with observations about their altitudinal range extension. *Memoirs on Biodiversity* 1:399-406.

Parmesan, C. y G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.

Pearson, D. L. y S. S. Carroll. 2001. Predicting patterns of tiger beetle (Coleoptera: Cicindelidae) species richness in northwestern South America. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36:25-136.

Perfecto, I. 2003. Conservation biology and agroecology: de un pájaro las dos alas. *Endangered Species Update* 20:133-145.

Perfecto I. y J. Vandermeer. 1996. Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 108:577-582.

Philpott, S. M., W. J. Arendt, I. Armbrecht, P. Bichier, T. V. Dietsch, C. Gordon, R. Greenberg, I. Perfecto, R. Reynoso-Santos, L. Soto-Pinto, C. Tejeda-Cruz, G. Williams-Linera, J. Valenzuela y J. M. Zolotoff. 2008. Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: review of the evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology* 22:1093-1105.

Price, D. L. 2009. Phylogeny and biogeography of the dung beetle genus *Phanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology* 34:137-150.

Pyrcz, T. W. 2004. Pronophiline butterflies of the highlands of Chachapoyas in northern Peru: faunal survey, diversity and distribution patterns (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Genus (Wroclaw)* 15:455-622.

Quinteros, R., L. A. Paz-Soldan, C. F. Pinto, L. F. Aguirre, O. Ruíz y D. Tacachiri. 2006. Influence of human activities on butterfly communities of *Polylepis besseri* forests of Cochabamba - Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 20:43-64.

Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness – a uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.

Rivera, L. F., M. Botero Gómez, S. Escobar Ramírez e I. Armbrecht. 2008. Diversidad de hormigas en sistemas ganaderos. Pp. 227-244 en *Ganadería del futuro: investigación para el desarrollo*, editado por E. Murgueitio, C. Cuartas y J. Naranjo. Cali: Fundación CIPAV.

Robbins, R. K. y R. C. Busby. 2008. Phylogeny, taxonomy, and sympatry of *Timaeta* (Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini): an Andean montane forest endemic. *Tijdschrift voor Entomologie* 151:205-233.

Rodríguez, L. O. 1996. *Diversidad biológica del Peru: zonas prioritarias para su conservación*. Lima: Proyecto FANPE GTZ-INRENA. 191 pp.

Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig y J.A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57-60.

Samways, M. J. 2005. *Insect diversity conservation*. Cambridge: Cambridge University Press.

Sanabria, C., I. Ambrecht y C. Gutiérrez-Chacon. 2008. Staphylinid diversity (Coleoptera: Staphylinidae) in five productive systems in the Colombian Andes. *Revista Colombiana de Entomologia* 34:217-223.

Schroth, G., G. A. Fonseca, C. A. Harvey, C. Gascón, H. L. Vasconcelos y A. M. N. Izac. 2004. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Washington, DC: Island Press.

Schrumpf, M., G. Guggenberger, C. Valarezo y W. Zech. 2001. Tropical montane forest soils, development and nutrient status along an altitudinal gradient in the South Ecuadorian Andes. *Die Erde* 132:43-59.

Schweiger, O., J. Settele, O. Kudrna, S. Klotz y I. Kuhn. 2008. Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species. *Ecology* 89:3472-3479.

Sites, R. W., M. R. Willig y M. J. Linit. 2003. Macroecology of aquatic insects: a quantitative analysis of taxonomic richness and composition in the Andes mountains of northern Ecuador. *Biotropica* 35:226-239.

Spector, S. 2006. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *Coleopterists Bulletin* 60:71-83.

Terborgh, J. 1977. Bird species-diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58:1007-1019.

Terborgh, J. W. y J. S. Weske. 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56:562-576.

Thomas, C. D., A. M. A. Franco y J. K. Hill. 2006. Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology and Evolution* 21:415-416.

Travis, J. M. J. 2003. Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 270:467-473.

Tylianakis, J. M., R. K. Didham, J. Bascompte y D. A. Wardle. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363.

Van Damme, P. A., C. Hamel, A. Ayala y L. Bervoets. 2008. Macroinvertebrate community response to acid mine drainage in rivers of the high Andes (Bolivia). *Environmental Pollution* 156:1061-1068.

van der Hammen, T. y P. S. Ward. 2005. Ants from the Ecoandes expedition: diversity and distribution. *Studies on Tropical Andean Ecosystems* 6:239-248.

Warren, M. S., J. K. Hill, J. A. Thomas, J. Asher, R. Fox, B. Huntley, D. B. Roy, M. G. Telfer, S. Jeffcoate, P. Harding, G. Jeffcoate, S. G. Willis, J. N. Greatorex-Davies, D. Moss y C. D. Thomas. 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414:65-69.

Willig, M. R., D. M. Kaufman y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:273-309.

Wilson, R. J., D. Gutiérrez, J. Gutiérrez y V. J. Monserrat. 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13:1873-1887.

Wolda, H. 1987. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of the Linnean Society* 30:313-323.

Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:1-18.

Patrones de Diversidad y Endemismo en las Aves de los Andes tropicales

Sebastian K. Herzog y Gustavo H. Kattan

En los Andes de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, desde el pie de monte (500 m) hasta la línea de nieve, existen más de 2000 especies de aves, cerca del 22% de todas las especies conocidas. Casi 600 de ellas (28%) no se encuentran en ningún otro lugar de la Tierra. La porción septentrional de los Andes tropicales, que se extiende desde la depresión de Huancamba en Perú hasta la Cordillera de Mérida en Venezuela, alberga un número de especies de aves similar al de la cuenca del Amazonas, aún cuando su superficie es 14 veces menor (Kattan *et al.* 2004). A escala continental, la riqueza de especies de aves se correlaciona con la complejidad topográfica y la diversidad de ecosistemas, que son mayores en los Andes. La riqueza de especies en cuadrículas latitud-longitud de 1° x 1° es 30-250% mayor en los Andes (llegando a un máximo de 850 especies) que en la cuenca del Amazonas (Rahbek y Graves 2001). Los Andes tropicales son geológicamente recientes: se estima que los bosques nublados andinos evolucionaron durante los últimos 20 millones de años (Sempere *et al*. 2005) y la rica avifauna de la región está sometida a radiación y especiación activas desde el Mioceno (Fjeldså y Rahbek 1997). Por tanto, impactos humanos a gran escala como la transformación del paisaje y el cambio climático no solo son una amenaza para la diversidad y singularidad de la avifauna de la región, sino también para los procesos evolutivos que han generado y mantenido esta diversidad.

La riqueza de los taxones superiores también es excepcional en los Andes tropicales. De los 28 órdenes y 96 familias actualmente reconocidos como nativos de América del Sur (Remsen *et al*. 2009), 25 órdenes (89%) y 75 familias (78%) se encuentran en los Andes. Si excluimos tres órdenes y nueve familias de aves marinas, la representación se eleva a 100% y 86%, respectivamente. Una referencia taxonómica reciente sobre las aves del planeta (Dickinson 2003) reconoció 194 familias, 36% de las cuales se encuentran en los Andes tropicales.

Del total mundial de 218 Áreas de Endemismo de Aves (EBA, por sus siglas en inglés; Stattersfield *et al.* 1998; BirdLife International 2003), 47 (22%) están situadas en la porción continental de América del Sur, y 24 de ellas (51%) están parcial o totalmente localizadas en los Andes tropicales desde Bolivia hasta la Cordillera de Mérida en Venezuela. Un total de 355 especies de distribución

restringida (cuyas áreas de reproducción no sobrepasan los 50000 km^2) distribuidas en 43 familias (45% de todas las familias de América del Sur) se encuentran en los Andes tropicales (366 especies cuando se incluye la Cordillera de Mérida) (Cuadro 18.1), lo que corresponde al 62% de todas las especies de distribución restringida de la porción continental de América del Sur (http://www.birdlife.org/datazone/). El predominio de las especies de distribución restringida es un fenómeno generalizado en las áreas montañosas del norte de la región neotropical (Renjifo *et al.* 1997). Además de los elevados niveles de endemismo, las avifaunas de montaña también son únicas en cuanto a sus roles ecológicos, como queda evidenciado por la riqueza de aves nectarívoras y plantas polinizadas por aves (Renjifo *et al.* 1997; Krömer *et al*. 2006).

Las aves son probablemente el grupo de organismos mejor conocido en cuanto a su taxonomía, historia natural, biogeografía, ecología y conservación. Numerosos estudios han analizado los patrones de diversidad de las aves de los Andes tropicales a escalas locales y regionales, pero no se ha publicado hasta la fecha ninguna revisión exhaustiva de los patrones geográficos de riqueza de especies y endemismo de las aves de los Andes tropicales. En este capítulo sintetizamos los conocimientos actuales sobre dichos patrones en la región y presentamos de forma breve las hipótesis más destacadas sobre los factores causales que subyacen a los patrones más importantes. Finalmente, señalamos los principales vacíos de conocimiento que necesitan abordarse en futuros estudios. Utilizamos indistintamente términos como “diversidad de especies” y “riqueza de especies” para el número de especies presente en una determinada unidad de superficie. Los análisis de las especies de distribución restringida están basados en información extraída de las hojas de datos de especies de 2009 de BirdLife International (http://www.birdlife.org/datazone/).

Riqueza de Especies y Patrones Espaciales de Diferenciación

La diversidad de especies puede dividirse en tres componentes que se definen a diferentes escalas espaciales (Schluter y Ricklefs 1993). La diversidad alfa se refiere al número de especies en una muestra o lugar (también llamada diversidad dentro del hábitat), mientras que la diversidad beta es el recambio espacial de la composición de especies entre varias muestras o lugares (también llamada diversidad entre hábitats). La diversidad gamma es la diversidad total de especies en todas las muestras o en una determinada región o paisaje. La excepcional riqueza ornitológica de los Andes tropicales es un reflejo de la alta diversidad beta o recambio espacial de la composición de especies a todas las escalas espaciales (desde la local hasta la regional). Aunque las diversidades alfa son relativamente bajas en los Andes tropicales en comparación con las de la cuenca del Amazonas (véase más adelante), las diversidades beta y gamma son extraordinariamente altas (Fjeldså 1994; Stotz 1998; Rahbek y Graves 2001; Kattan *et al.* 2004; McKnight *et al.* 2007; Melo *et al.* 2009): conforme nos alejamos de un punto de origen, la composición de especies en los Andes tropicales cambia mucho más rápido de lo que lo hace en la cuenca del Amazonas.

Los patrones de riqueza de especies observados varían según la escala espacial o resolución del análisis (ej., parcelas locales frente a cuadrículas latitud-longitud de 1° x 1°) (Rahbek y Graves

Cuadro 18.1. Distribución por familias de las 366 especies de distribución restringida (especies cuyas áreas de reproducción no sobrepasan los 50 000 km^2) en los Andes tropicales, comparadas con el número total de especies por familia en la porción continental de América del Sur, en todas las islas situadas hasta los 1200 km de distancia de sus orillas en los océanos Atlántico y Pacífico y en varias islas del Mar Caribe (véase Remsen *et al*. 2009). Se incluyen 11 especies de distribución restringida endémicas de la Cordillera de Mérida.

Familia	Nº de especies de distribución restringida Andes tropicales	Nº Total de especies América del Sur	Porcentaje de especies de distribución restringida
Trochilidae (Colibríes o picaflores)	57	254	22.4
Furnariidae (Horneros y trepatroncos)	43	283	15.2
Thraupidae (Tangaras)	38	195	19.5
Emberizidae (Semilleros y gorriones)	33	162	20.4
Grallariidae (Hormigueros terrestres: tororois o gralarias)	25	49	51.0
Tyrannidae (Atrapamoscas)	25	348	7.2
Rhinocryptidae (Tapaculos)	20	53	37.7
Psittacidae (Parabas o guacamayos, pericos y loros)	19	126	15.1
Cotingidae (Cotingas)	9	58	15.5
Thamnophilidae (Hormigueros)	9	217	4.1
Cracidae (Pavas)	8	43	18.6
Troglodytidae (Cucaracheros)	8	47	17.0
Strigidae (Buhos)	7	43	16.3
Parulidae (Reinitas)	6	36	16.7
Odontophoridae (Codornices o perdices)	5	14	35.7
Picidae (Carpinteros)	5	82	6.1
Turdidae (Zorzales)	4	32	12.5
Tinamidae (Perdices o tinamúes)	4	45	8.9
Rallidae (Pollas y gallinas de agua)	4	46	8.7
Ramphastidae (Tucanes)	3	33	9.1
Fringillidae (Jilgueros y eufonias)	3	34	8.8
Columbidae (Palomas o torcazas y tórtolas)	3	48	6.3
Podicipedidae (Zambullidores)	2	9	22.2
Capitonidae (Toritos)	2	14	14.3
Vireonidae (Verderonoes o chivís)	2	24	8.3
Pipridae (Saltarines o bailarines)	2	47	4.3
Accipitridae (Águilas y gavilanes)	2	54	3.7
Icteridae (Oropéndolas o tojos y chamones o tordos)	2	60	3.3
Semnornithidae (Compás)	1	1	100.0
Cinclidae (Mirlos)	1	2	50.0
Melanopareiidae (Pecholunas)	1	4	25.0
Nyctibiidae (Guajojos o bienparados)	1	6	16.7
Formicariidae (Hormigueros terrestres: tovacas y gallitos)	1	11	9.1
Corvidae (Urracas)	1	15	6.7
Trogonidae (Trogones o auroras y quetzales)	1	17	5.9
Galbulidae (Jacamares)	1	18	5.6
Cuculidae (Cuclillos)	1	21	4.8
Cardinalidae (Picogordos, pirangas y guayaberos)	1	22	4.5
Apodidae (Vencejos)	1	23	4.3
Falconidae (Halcones)	1	24	4.2
Tityridae (Tityras)	1	26	3.8
Caprimulgidae (Chotacabras y guarda o atajacaminos)	1	30	3.3
Bucconidae (Chacurús o bobos y monjitas)	1	35	2.9
Incertae Sedis*	1	—	—

* Especie con posición taxonómica incierta en relación a la familia

2000) y la extensión espacial examinada (ej., gradientes altitudinales parciales frente a gradientes completos; McCain 2005, 2009). Los enfoques metodológicos para estudiar los patrones de riqueza de especies también varían desde los estudios de campo a nivel local (ej., Kessler *et al.* 2001) hasta los análisis regionales de metadatos (ej., Kattan y Franco 2004; Herzog *et al*. 2005b) y los análisis continentales en base a cuadrículas que utilizan la interpolación y extrapolación de datos de presencia de especies procedentes de una amplia gama de fuentes primarias (ej., Rahbek y Graves 2000, 2001). Estas diferentes metodologías pueden producir resultados distintos porque se basan en supuestos diferentes y presentan distintos sesgos.

Patrones de Hábitat

En general, la riqueza de especies de aves se correlaciona positivamente con la complejidad del hábitat y la precipitación. Sitios de bosque húmedo en los Andes colombianos a 1800 m albergan más de 130 especies (Kattan *et al*. 1994; Naranjo 1994), mientras que los pastizales antropogénicos a la misma altitud presentan menos de 80 especies (Munves 1975). A su vez, los bosques húmedos (siempreverdes) tienden a presentar más especies por unidad de superficie que los bosques secos estacionales. Por ejemplo, Schmitt *et al.* (1997) reportaron 50 especies reproductivas a 1500 m en un valle árido de los Andes bolivianos, mientras que existe al menos el doble de especies en los bosques húmedos montanos situados a la misma altitud y latitudes similares (Herzog *et al.* 2005a). En las selvas muy húmedas de la vertiente pacífica de Colombia a 1000 m, se han registrado 271 especies en 80 ha (Hilty 1997). En algunos casos, sin embargo, la precipitación excesiva puede llevar a una reducción de la riqueza de especies de aves (Herzog 2008).

Los bosques andinos alterados o degradados por el ser humano se caracterizan con frecuencia por una menor diversidad de aves que los bosques cercanos no alterados ecológicamente análogos (Aben *et al.* 2008). Las comunidades de aves de los bosques andinos se ven igualmente afectadas por la fragmentación del hábitat, que ha reducido la riqueza de especies en un 30% en dos bosques nublados colombianos (Kattan *et al*. 1994; Renjifo 1999). Los bosques secundarios bien maduros, por otra parte, pueden albergar una mayor riqueza de especies de aves que los bosques primarios similares (O'Dea y Whittaker 2007), y los estados iniciales e intermedios de la sucesión de los bosques pueden ser pobres en especies pero presentar especies únicas (G.H. Kattan, datos no publicados).

Patrones Altitudinales a Escalas Locales

El conocimiento actual sobre los patrones altitudinales de diversidad de las aves de los Andes tropicales a escalas locales deriva en gran parte de una cantidad sorprendentemente reducida de estudios empíricos, procedentes especialmente de la vertiente andina oriental de Perú y Bolivia (Terborgh 1977; Graham 1990; Patterson *et al.* 1998; Kessler *et al*. 2001; Herzog *et al*. 2005a). A lo largo de transectos completos de bosque húmedo que se extienden desde el pie de monte y las tierras bajas amazónicas adyacentes hasta la actual línea de bosque o la línea de árboles, la

riqueza de especies tiende a disminuir con la altitud de forma continua y lineal (Terborgh 1977; Patterson *et al.* 1998). Herzog *et al*. (2005a) encontraron algunas desviaciones de este patrón en los Yungas muy húmedos de Cochabamba, Bolivia, donde la diversidad de aves llega a su máximo alrededor de los 1000 m y se mantiene bastante constante desde alrededor de los 1800 m hasta la línea de bosque. Sin embargo, la altitud (como variable sustitutiva de la temperatura y la productividad del ecosistema) constituye el mejor indicador individual de la riqueza de especies. La avifauna amazónica de los bosques de *terra firme* en esta región es pobre debido a su aislamiento parcial en el extremo suroeste de los bosques húmedos de tierras bajas (Herzog *et al.* 2005a), lo que explica el desplazamiento hacia arriba del máximo de diversidad.

En contraste con las vertientes totalmente cubiertas por bosques húmedos, la regla general en los valles interandinos con sombra de lluvia parece ser un máximo de diversidad aviar en algún punto de altitud intermedia (Naranjo 1994; Stiles y Bohórquez 2000; Kessler *et al*. 2001). Estos valles, con frecuencia muy escarpados, están truncados en su extremo altitudinal inferior y se caracterizan por presentar bosque seco estacional en las partes inferiores de las laderas, bosque siempreverde bastante seco en las partes superiores de las laderas y bosque semideciduo en la transición entre ambas. En dos valles de Bolivia con estas características, la localización del máximo de diversidad aviar oscila entre 2500 m y 3000 m, según las condiciones ecoclimáticas locales (Kessler *et al*. 2001). También es evidente una relación en forma de U invertida entre la riqueza de especies y la altitud cuando solo se toman en cuenta los bosques secos estacionales de Bolivia, con un máximo de riqueza de especies alrededor de los 1000-1200 m (basado en datos de Herzog y Kessler 2006).

Los patrones de diversidad de aves en la vertiente occidental de los Andes centrales, mucho más seca, son aún menos conocidos. En el suroeste de Perú, una amplia sección de altitud intermedia puede ser tan árida que no presente ninguna especie de ave reproductora residente, y la riqueza de especies (y la abundancia) llega a su máximo a una altitud excepcionalmente elevada de unos 3500 m (Pearson y Pearson Ralph 1978).

A pesar de estos diferentes patrones altitudinales de diversidad de las aves, las principales causas de estos son las mismas. Mediante un meta-análisis global de los transectos altitudinales, McCain (2009) encontró una sólida confirmación de que las condiciones climáticas actuales son las principales impulsoras de la diversidad aviar. La temperatura en combinación con la disponibilidad de agua fueron factores particularmente importantes (McCain 2009), dando lugar a gradientes de diversidad aviar creciente desde las altitudes con condiciones frías y secas hasta aquellas con condiciones cálidas y húmedas.

Patrones Altitudinales a Escalas Espaciales Mayores

Solo conocemos dos estudios que examinaron los patrones de diversidad altitudinal a escala regional y continental (Rahbek 1997; Kattan y Franco 2004). Ambos tienen en cuenta el efecto

de la superficie en la riqueza de especies: el aumento de la riqueza de especies con el incremento de la superficie es una de las reglas fundamentales de la ecología (Lawton 1999). Dado que la superficie de las bandas altitudinales disminuye marcadamente al ascender desde las tierras bajas del Pacífico o de la Amazonía hasta el páramo o la puna, las comparaciones de la riqueza regional de especies a diferentes altitudes deberían tener en cuenta este efecto. Después de controlar la superficie, Rahbek (1997) descubrió que la riqueza de especies de aves en América del Sur tiene su máximo en la parte superior del pie de monte alrededor de los 1000 m, disminuyendo un 14% en las tierras bajas y aproximadamente un 86% por encima de la línea de árboles (4500 m). Sin embargo, al restringir este análisis a los cuatro países de los Andes tropicales considerados aquí, la riqueza de especies se mantuvo básicamente constante desde las tierras bajas hasta los 1500 m, formando una meseta a altitudes inferiores en lugar de una U invertida, a partir de la cual la diversidad disminuía significativamente hacia la línea de árboles (véase figura 2C en Rahbek 1997).

Kattan y Franco (2004) examinaron los patrones altitudinales de diversidad en ocho regiones de los Andes colombianos y en las cadenas montañosas periféricas. Sin controlar la superficie, la riqueza de especies disminuía de forma lineal con la altura en las laderas externas que están directamente conectadas con las tierras bajas adyacentes, mientras que las laderas andinas internas se caracterizaban por una relación con ligera forma de U invertida entre la riqueza de especies y la altitud, con máximos de diversidad entre los 1000 m y 2000 m. Después de controlar la superficie, surgió un patrón distinto: de forma similar a los resultados de Rahbek (1997), la riqueza de especies se mantuvo básicamente constante desde las tierras bajas hasta los 2600 m, formando una meseta desde las altitudes inferiores hasta las intermedias, desde donde disminuía significativamente hacia la línea de árboles.

Patrones Latitudinales

Aunque el gradiente latitudinal de riqueza de especies es el más reconocido históricamente en la ecología y uno de sus patrones de diversidad mejor documentados (Rohde 1992; Rosenzweig 1995; Willig *et al*. 2003), los patrones latitudinales de diversidad de aves de los Andes tropicales han sido en su mayoría descuidados. Solo conocemos cuatro publicaciones que se refieren específicamente al tema, tres de las cuales examinaron un gradiente latitudinal bastante limitado (370-530 km). Poulsen y Krabbe (1997, 1998) encontraron una riqueza de especies (diversidad alfa) básicamente constante a lo largo de dos transectos trans-ecuatoriales del bosque nublado (3000-3350 m) de las laderas andinas oriental y occidental de Ecuador. Herzog (2008) comparó tres lugares en la parte inferior del bosque de los Yungas bolivianos (1150-1600 m), descubriendo una riqueza de especies casi idéntica en dos de ellos y una riqueza un 28% menor en el tercero, lo que podría ser atribuible a las variaciones en las características del hábitat y en los niveles de precipitación. Sin embargo, todos los estudios reportaron un recambio considerable en la composición de especies (diversidad beta) y en la estructura de la comunidad, a pesar de la limitada extensión de los gradientes. A una escala mucho menor, Kattan *et al.* (2006) descubrieron

un recambio significativo en la composición de especies entre lugares situados a la misma altitud en cuencas vecinas de los Andes colombianos.

Las comparaciones entre los valores de la diversidad alfa de gradientes latitudinales más extensos son problemáticas debido a las diferencias en los métodos de campo, el esfuerzo de muestreo, la superficie y rango altitudinal empleados en los diferentes estudios. Por ejemplo, las casi 50 especies registradas por Remsen (1985) en un bosque nublado boliviano (3300 m) no son comparables a las 83-92 especies en cinco bosques nublados de los Andes occidentales de Ecuador (Poulsen y Krabbe 1997) por todas las razones expuestas. Sin embargo, un estudio de otra zona de bosque nublado en Bolivia (Herzog *et al.* 2005a) es mucho más parecido al de Poulsen y Krabbe (1997). En el mismo rango altitudinal (3000-3350 m), fueron registradas 76 especies en Bolivia en aproximadamente la mitad de la superficie y con un doble esfuerzo de muestreo, un valor que es similar al de la riqueza de especies encontrada por Poulsen y Krabbe (1997) en cinco lugares de los Andes occidentales de Ecuador (65-80 especies), pero inferior a la diversidad alfa de los bosques nublados de los Andes occidentales de Ecuador. Sin más estudios de campo, no puede confirmarse si esto refleja una verdadera señal latitudinal de la disminución de la diversidad alfa con el aumento de la latitud.

Fjeldså *et al.* (1999: figura 2) no encontraron un patrón altitudinal de diversidad gamma en las aves altoandinas que tienen poblaciones reproductoras por encima de los 2500 m. Se muestra una versión actualizada de la figura 2 de Fjeldså *et al.* (1999) en la Figura 18.1. La riqueza de especies en las cuadrículas latitud-longitud de 15´ x 15´ es más alta en la vertiente andina oriental desde el norte de Ecuador hasta el centro de Bolivia, donde disminuye bruscamente al sur de 18°S, con tres máximos evidentes: en Ecuador justo al sur del ecuador (sureste de Quito, 265 especies), en el norte de Perú en el área Tabaconas Namballe justo al sur de la frontera con Ecuador (257) y en el centro de Bolivia, en el Parque Nacional Carrasco (253). En la vertiente occidental de los Andes, la diversidad gamma es mayor alrededor del ecuador.

Factores Ambientales Responsables de los Patrones de Diversidad Gamma

Como ocurre en el caso de la distribución altitudinal de la riqueza de especies de aves (McCain 2009), los patrones de diversidad gamma (cuadrículas latitud-longitud de 1° x 1°) en las aves de América del Sur se explican en gran parte por el clima actual, concretamente por la precipitación y la disponibilidad de energía (Rahbek y Graves 2001; Rahbek *et al*. 2007), aunque la superficie (Rosenzweig 1995), la historia regional y evolutiva (Ricklefs 2004), así como las interacciones entre el clima y la historia evolutiva (Rahbek y Graves 2001) pueden también desempeñar algún papel. Sin embargo, hasta hace poco no había quedado claro que la influencia predominante del clima no es homogénea en todos los grupos de especies. Rahbek *et al*. (2007) descubrieron que la disponibilidad de agua y energía solo explica los patrones de diversidad de las especies con distribuciones geográficas más amplias, pero no de las que tienen distribuciones de extensión intermedia o pequeña. Dado que las especies ampliamente distribuidas aportan la mayor cantidad de puntos de datos, enmascaran los patrones de las especies de distribución restringida, que

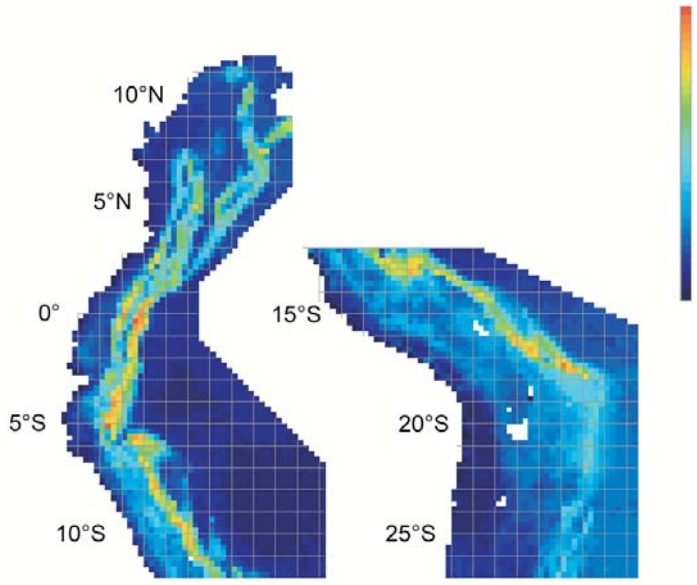


Figura 18.1. Riqueza de especies de aves altoandinas que tienen poblaciones reproductoras por encima de los 2500 m en cuadrículas latitud-longitud de 15´ x 15´. El color rojo indica riqueza de especies máxima (265 especies justo al sur del ecuador). Figura proporcionada por J. Fjeldså en noviembre 2009 (datos derivados de la base de datos distribucional del Museo Zoológico, Universidad de Copenhague).

contribuyen poco al total de los datos. Los patrones de riqueza de las especies de distribución restringida parecen estar influenciados por la complejidad topográfica y la diversidad de ecosistemas (Rahbek *et al.* 2007).

Endemismo: Conceptos y Patrones

El concepto de endemismo ha sido utilizado de diferentes formas en la literatura sobre biogeografía y conservación, pero generalmente se refiere a las especies cuyas distribuciones geográficas presentan una extensión espacial restringida. Las especies con distribuciones relativamente pequeñas constituyen un componente importante de la biodiversidad y de su conservación porque son naturalmente vulnerables a la transformación del hábitat y al cambio climático. El término endemismo ha sido aplicado a los *endemismos políticos*, es decir, a las especies cuyas distribuciones están confinadas a las fronteras de un determinado país (o especies *casi endémicas* cuando gran parte de la distribución de una especie está confinada a un solo país). El término también ha sido utilizado para referirse a las especies restringidas a una región biogeográfica como los Andes. Stotz *et al*. (1996) dividieron el neotrópico en regiones zoogeográficas (dividiendo los Andes tropicales en “Andes del norte” y “Andes centrales”), y las aves que solo se encuentran en una de esas regiones fueron consideradas especies zoogeográficamente *endémicas*. Young *et al.* (2009) también utilizaron este término para referirse a 115 especies restringidas al suroeste de la cuenca del Amazonas en el este de Perú y norte de Bolivia.

Las especies endémicas también se definen como especies de distribución restringida cuyas áreas de reproducción a nivel mundial no sobrepasan los 50000 km^2 (Stattersfield *et al*. 1998). Stattersfield *et al.* (1998) identificaron además las Áreas de Endemismo de Aves (EBA, por sus siglas en inglés), que abarcan las áreas de reproducción solapadas de al menos dos especies de distribución restringida. Un enfoque similar para definir áreas de endemismo en América del Sur, aunque sin un límite del tamaño de la distribución, fue utilizado por Cracraft (1985), quien identificó 33 áreas de endemismos aviares, incluyendo seis en los Andes. Sin embargo, el conocimiento sobre la distribución y la taxonomía a nivel de especie de las aves neotropicales ha mejorado tanto durante los últimos 25 años que no comentaremos más sobre las áreas de endemismo de Cracraft.

En los estudios macroecológicos, el endemismo suele expresarse a través de dos medidas cuantitativas diferentes. Primero, el cuartil inferior de los rangos de distribución (*lower range-size quartile*) de un ensamblaje de especies (el 25% de las especies con las distribuciones globales más pequeñas; Gaston 1994) se considera que es "endémico", y se estudia la distribución espacial de la diversidad de estas especies "endémicas". Segundo, el índice de rareza del rango de distribución (*range-size rarity index*) se calcula como el inverso de la media del tamaño de la distribución de todas las especies juntas en una determinada unidad de análisis (Williams y Humphries 1994; Fjeldså *et al.* 1999), lo que constituye una medida de la comunidad o de un conjunto de especies en su totalidad.

Patrones de Endemismo a Gran Escala

El endemismo de aves es más elevado en los Andes tropicales que en cualquier otro lugar de la parte continental de América del Sur, ya que casi dos tercios de las especies de distribución restringida del continente se encuentran en ellos. Los Andes del norte y centrales, como los definieron Stoltz *et al.* (1996), albergan números de especies zoográficamente endémicas más elevados (alrededor de 220 especies cada uno) que cualquier otra región zoogeográfica neotropical. Esto es en parte el resultado de la forma peculiar de los rangos de distribución de muchas aves andinas. Estos rangos, que se extienden a modo de estrechas bandas altitudinales a lo largo de gradientes latitudinales bastante amplios, favorecen el aislamiento de las poblaciones y los procesos de especiación (Graves 1985, 1988; Brumfield y Remsen 1996; Johnson 2002).

Se puede argumentar que los Andes tropicales casi al completo constituyen una gran área de endemismo. Latitudinalmente, las áreas de endemismo elevado, como se determinó en un análisis del número de especies del cuartil inferior en cuadrículas latitud-longitud de 15´ x 15´, están distribuidas de forma bastante constante y uniforme desde la Sierra Nevada de Santa Marta, en el norte de Colombia, hacia el sur hasta el centro de Bolivia (figura 4 de Fjeldså y Irestedt 2009; véase también figura 1B de Fjeldså *et al.* 2005).

Según Fjeldså e Irestedt (2009), se pueden identificar siete áreas mayores de máximo endemismo en los Andes tropicales, que se superponen en distinto grado con 12 de las 24 EBA de los Andes

tropicales (Cuadro 18.2). Las otras 12 EBA cubren gran parte de la superficie restante de los Andes tropicales, siendo la mayor excepción el Altiplano de Bolivia y sur de Perú, que tiene niveles de endemismo muy bajos. Las principales EBA con mayor número de especies de distribución restringida son: (1) El Chocó en el oeste de Colombia y centro-oeste de Ecuador (EBA 041, 49 especies andinas de distribución restringida); (2) Cordillera Oriental de los Andes de Colombia (EBA 038, 34 especies andinas de distribución restringida); Región Tumbes en el oeste de Ecuador y noroeste de Perú (EBA 045, 30 especies andinas de distribución restringida). A estas les siguen la Sierra Nevada de Santa Marta, la Cordillera de Mérida, los altos Andes peruanos, las vertientes interandinas colombianas y las cordilleras del noreste peruano, cada una de las cuales alberga 20-22 especies de distribución restringida.

Young *et al.* (2009) identificaron tres áreas de endemismo en el suroeste de la cuenca del Amazonas del este de Perú y norte de Bolivia, todas ellas en los Andes: sur de Huánuco y centro de Cusco en Perú y los Yungas superiores del norte de Bolivia. Coinciden, al menos en parte, con cuatro EBA andinas (cordilleras del noreste de Perú, pie de monte de los Andes orientales de Perú, Yungas inferiores de Bolivia y Perú, Yungas superiores de Bolivia y Perú), pero gracias a la alta resolución espacial de su estudio, Young *et al.* (2009) pudieron identificar qué porciones de cada EBA probablemente alberguen el mayor número de especies endémicas. Además, algunas zonas de las dos áreas de endemismo peruanas no se solapan con ninguna EBA, incluyendo gran parte del área del sur de Huánuco. En el área de endemismo del centro de Cusco, el suroeste de la Cordillera de Vilcabamba y la región a lo largo del río Mapacho-Yavero al este de Cusco no coinciden con ninguna EBA.

Patrones Altitudinales (a Escala Local) de Endemismo

A lo largo de los gradientes altitudinales, el endemismo expresado tanto por el cuartil inferior de los rangos de distribución como por el índice de rareza del rango de distribución, generalmente aumenta con la altura y llega a su máximo cerca de la actual línea de bosque y, en Perú y Bolivia, en los parches de bosques de *Polylepis* frecuentemente aislados y situados por encima de la línea de bosque (Graves 1985, 1988; Fjeldså y Kessler 1996; Kessler *et al.* 2001; Fjeldså 2002; Fjeldså e Irestedt 2009). Esto probablemente sea una consecuencia de una topografía más fragmentada y un clima más severo a altitudes mayores, que dan lugar a un riesgo más elevado de extinción local estocástica, a poblaciones más dispersas y aisladas y por consiguiente a tasas más rápidas de diferenciación de las poblaciones (Kessler *et al.* 2001). Fjeldså y Irestedt (2009) indicaron además que las zonas de la línea de árboles y la línea de bosque desempeñan un papel especial en los procesos de diversificación (véase también Graves 1985, 1988), que subraya la importancia de la conservación de las áreas de línea de bosque. El endemismo disminuye bruscamente en los hábitats de la puna adyacente, donde la mayoría de las especies son de amplia distribución (Fjeldså y Kessler 1996), especialmente en el Altiplano de Bolivia y sur de Perú (véase figura 2 en Fjeldså *et al*. 1999 y figura 4 en Fjeldså e Irestedt 2009); no se ha analizado si este patrón aplica también al páramo de los Andes septentrionales. Por tanto, las áreas de endemismo elevado normalmente no coinciden con las áreas con gran riqueza de especies.

Cuadro 18.2. Comparación cualitativa del grado de solapamiento espacial entre siete puntos críticos de endemismo (tomados de la figura 4 en Fjeldså e Irestedt 2009) y 12 Áreas de Endemismo de Aves (EBA; Stattersfield *et al.* 1998; BirdLife International 2003) en los Andes tropicales (de norte a sur). La figura 4 en Fjeldså e Irestedt (2009) está basada en el cuartil inferior de los rangos de distribución de todas las especies de aves reproductoras de América del Sur, con una resolución espacial de celdas latitud-longitud de 15´ x 15´ (729-775 km^2). Véase en el texto la definición de EBA.

Puntos críticos del endemismo	Área de endemismo de aves	Grado de superposición
Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia	Sierra Nevada de Santa Marta (EBA 036)	Muy alto
Cordillera de Mérida, Venezuela	Cordillera de Mérida (EBA 034)	Muy alto
Vertiente pacífica desde el sur del departamento de Cali, Colombia, hasta el norte de Quito, Ecuador	Chocó (EBA 041)	Moderado
Vertiente andina oriental en el ecuador, Ecuador	Andes orientales Ecuador-Perú (EBA 044)	Bajo
Sur de Ecuador (provincias de Loja y Zamora Chinchipe) y zona adyacente de Perú (Cordillera del Cóndor hasta el norte del departamento de Cajamarca y el este de Piura)	Páramo de los Andes centrales (EBA 043) Andes orientales Ecuador-Perú (EBA 044) Región Tumbes (EBA 045) Sur de los Andes centrales (EBA 046) Valle del Marañón (EBA 048)	Muy bajo Bajo Muy bajo Muy bajo Muy bajo
Cordillera Vilcabamba al norte de Cusco, Perú	Altos Andes de Perú (EBA 051) Pie de monte de los Andes orientales de Perú (EBA 053)	Muy bajo Muy bajo
Yungas superiores de Bolivia (desde la Cordillera de Apolobamba hasta la Cordillera de Tiraque)	Yungas superiores de Bolivia y Perú (EBA 055) Altos Andes de Bolivia y Argentina (EBA 056)	Alto Muy bajo

Por el contrario, al tomar aquellas especies restringidas a los Andes como nuestra medida del endemismo (algunas de las cuales tienen distribuciones bastante amplias), la riqueza de especies endémicas llega a su máximo a altitudes intermedias y disminuye tanto hacia las altitudes superiores como hacia las inferiores (Kattan y Franco 2004).

Factores Ambientales Responsables de los Patrones de Endemismo

Los patrones de endemismo son esencialmente patrones de diversidad de especies con distribuciones geográficas pequeñas. En base al índice de rareza del rango de distribución, Fjeldså *et al.* (1999) demostraron que las áreas de máximo endemismo de los Andes se caracterizan por una gran estabilidad ecoclimática, es decir, son áreas donde las condiciones topográficas particulares

moderan los impactos de las condiciones climáticas extremas. Se cree que dicha moderación orográfica de los extremos climáticos ha proporcionado refugios a las especies durante los ciclos climáticos del Pleistoceno, lo que sugiere que muchas especies endémicas constituyen poblaciones relictas que sobrevivieron a los anteriores períodos de cambio climático en esas áreas estables (Fjeldså *et al.* 1999). Por tanto, estas mismas áreas pueden ser importantes objetivos de conservación frente al actual cambio climático antropogénico.

Como se mencionó anteriormente, Rahbek *et al.* (2007) determinaron que los patrones de diversidad gamma de las especies de América del Sur con rangos de distribución pequeños a moderados (los primeros tres cuartiles de los rangos de distribución) parecen estar influenciados por la complejidad topográfica (medida como el rango altitudinal de cada cuadrícula) y, en menor grado, por la diversidad de ecosistemas, más que por factores climáticos como la precipitación o la disponibilidad de energía. Así, los paisajes topográfica y ecológicamente complejos son propicios para la continuidad histórica de las poblaciones locales. Sin embargo, Rahbek *et al.* (2007) no tomaron en cuenta la complejidad climática. En la vertiente oriental de los Andes del sur de Perú y Bolivia, la complejidad climática (rango de precipitación y, en menor grado, rango de temperatura) explica mejor los patrones de diversidad de las especies del primer y segundo cuartil que la complejidad topográfica para las mismas cuadrículas latitud-longitud de 1° x 1°, utilizadas por Rahbek *et al.* (2007) (S.K. Herzog *et al*., datos no publicados). Por tanto, aún es necesario llegar a una conclusión sobre si la fuerza impulsora de los patrones de endemismo es la complejidad topográfica o la climática.

Vacíos de Conocimiento: Desafíos para Futuras Investigaciones

Aunque las aves probablemente constituyen el grupo de organismos mejor conocido en los Andes, nuestro conocimiento es aún bastante incompleto. La sistemática de las aves actualmente está cambiando mucho y aún no ha sido resuelta (véase Remsen *et al.* 2009). Es improbable que los cambios taxonómicos alteren los patrones de diversidad, pero pueden llevar a un refinamiento de los detalles de los patrones geográficos de endemismo, sobre todo a grandes escalas espaciales. Un número sustancial de aves neotropicales que se consideraban politípicas y ampliamente distribuidas, recientemente han sido divididas taxonómicamente y algunas de sus subespecies se elevaron al nivel de especie (ej., Brumfield y Remsen 1996; Krabbe y Schulenberg 1997; García-Moreno y Fjeldså 1999; Isler *et al.* 2007), algunas de las cuales son ahora consideradas especies de distribución restringida (ej., *Atlapetes melanolaemus* y *A. rufinucha*). Los patrones de endemismo están también influenciados por las especies recientemente descubiertas, que están siendo constantemente descritas en los Andes tropicales y que por lo general tienen distribuciones restringidas (ej., O'Neill *et al.* 2000; Cuervo *et al.* 2005; Herzog *et al*. 2008). De hecho, lo más probable es que las especies que aún no se han descubierto tengan distribuciones pequeñas, restringidas a ciertas cadenas montañosas o a regiones que son poco (o nada) estudiadas. En todo caso, aunque las nuevas especies con frecuencia son descubiertas en lugares poco estudiados, normalmente se encuentran dentro de áreas ya reconocidas por su elevado endemismo (ej., Fjeldså 2000) y tienden a reforzar los patrones de endemismo que se conocen.

Existen amplias zonas de los Andes que aún no se han estudiado, dando como resultado un conocimiento incompleto de la distribución de muchas especies. Las primeras investigaciones en dichas zonas suelen dar lugar a numerosos registros de distribución nuevos (ej., Herzog *et al*. 1999; MacLeod *et al*. 2005). Las especies de distribución restringida constituyen un buen ejemplo de ello: Stattersfield *et al*. (1998) consideraron que las 24 EBA que están, al menos en parte, localizadas en los Andes tropicales albergan 385 especies de distribución restringida. Después de poco más de 10 años, se sabe que 96 de estas (25%) tienen rangos de distribución de más de 50 000 km^2, en algunos casos mucho mayor, y por lo tanto ya no califican como especies de distribución restringida. Aunque esto no influye en la validez de las propias EBA, ni cuestiona el concepto de las EBA, demuestra lo mucho que queda por aprender sobre las aves andinas.

El conocimiento actual de los patrones de diversidad altitudinales a nivel local está basado en una cantidad muy pequeña de estudios, casi todos en gradientes forestales (excluyendo los pastizales de puna y páramo), por lo que las variaciones regionales del patrón son poco conocidas. El mayor obstáculo para mejorar nuestro conocimiento son las dificultades logísticas para acceder a gradientes altitudinales completos bastante bien conservados, desde la línea de árboles hasta las estribaciones y tierras bajas adyacentes. Los factores y mecanismos que dan lugar a los patrones altitudinales de diversidad están aún en debate, especialmente en lo referente al efecto de una diversidad máxima en el medio de un gradiente altitudinal (efecto de dominio medio) (ej., Colwell *et al*. 2004, 2005, 2009; Hawkins *et al*. 2005; Zapata *et al.* 2005; Kerr *et al.* 2006; McCain 2009). Para profundizar nuestro conocimiento sobre los mecanismos subyacentes a los patrones de diversidad observados, se necesitan más estudios cuantitativos que utilicen sólidos métodos de muestreo a lo largo de gradientes altitudinales completos o casi completos, abarcando una variedad de condiciones ecoclimáticas (ej., de seco a húmedo) (McCain 2009). Al estudio de los patrones latitudinales le ha ido mucho peor que a los altitudinales en los Andes tropicales, porque no existe ningún análisis cuantitativo exhaustivo de los patrones latitudinales a gran escala.

Se necesitan estudios de las estructuras poblacionales históricas (filogeografía; ej., Cadena *et al*. 2007) para identificar las zonas que presentan los linajes con mayor persistencia entre los mosaicos de hábitat de los Andes tropicales, siendo esto especialmente importante en el contexto del cambio climático. Finalmente, aún sin estar directamente relacionados con los patrones de biodiversidad, la historia natural, los requerimientos ecológicos, las interacciones ecológicas interespecíficas (véase Aguirre *et al.* Capítulo 4) y las capacidades de dispersión de la mayoría de las especies son muy poco conocidos, haciendo difícil pronosticar con exactitud las distribuciones actuales de las especies y sus respuestas a los cambios ambientales y a la perturbación del hábitat. Esto es importante porque los factores ecológicos locales determinan de manera significativa la composición de las comunidades y los patrones de riqueza de las especies (ej., Herzog y Kessler 2006; McCain 2009).

Agradecimientos

Agradecemos a J. Fjeldså, quien además nos facilitó amablemente la Figura 18.1, y a M. Kessler por sus comentarios en este capítulo.

Literatura Citada

Aben, J., M. Doerenbosch, S. K. Herzog, A. J. P. Smolders y G. Van der Velde. 2008. Human disturbance affects a deciduous forest bird community in the Andean foothills of central Bolivia. *Bird Conservation International* 18:363-380.

BirdLife International. 2003. *BirdLife's online World Bird Database: the site for bird conservation*. Version 2.0. Cambridge: BirdLife International. Disponible en: http://www.birdlife.org (accessed 16/6/2009)

Brumfield, R. T. y J. V. Remsen, Jr. 1996. Geographic variation and species limits in *Cinnycerthia* wrens of the Andes. *Wilson Bulletin* 108:205-227.

Cadena, D. A., J. Klicka y R. E. Ricklefs. 2007. Evolutionary differentiation in the Neotropical montane region: Molecular phylogenetics and phylogeography of *Buarremon* brush-finches (Aves, Emberizidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44:993-1016.

Colwell, R. K., N. J. Gotelli, C. Rahbek, G. L. Entsminger, C. Farrell y G. R. Graves. 2009. Peaks, plateaus, canyons, and craters: the complex geometry of simple mid-domain effect models. *Evolutionary Ecology Research* 11:355-370.

Colwell, R. K., C. Rahbek y N. J. Gotelli. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist* 163:E1-E23.

Colwell, R. K., C. Rahbek y N. J. Gotelli. 2005. The mid-domain effect: there's a baby in the bathwater. *American Naturalist* 166:E149-E154.

Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36:49-84.

Cuervo, A. M., C. D. Cadena, N. Krabbe y L. M. Renjifo. 2005. *Scytalopus stilesi*, a new species of tapaculo (Rhinocryptidae) from the Cordillera Central of Colombia. *Auk* 122:445-463.

Dickinson, E. C. (ed.). 2003. *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world*. London: Christopher Helm.

Fjeldså, J. 1994. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* 3:207-226.

Fjeldså, J. 2000. The relevance of systematics in choosing priority areas for global conservation. *Environmental Conservation* 27:67-75.

Fjeldså, J. 2002. *Polylepis* forests – vestiges of a vanishing ecosystem in the Andes. *Ecotropica* 8:111-123.

Fjeldså, J., M. D. Álvarez, J. M. Lazcano y B. León. 2005. Illicit crops and armed conflict as constraints on biodiversity conservation in the Andes region. *Ambio* 34:205-211.

Fjeldså, J. y M. Irestedt. 2009. Diversification of the South American avifauna: patterns and implications for conservation in the Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96:398-409.

Fjeldså, J. y M. Kessler. 1996. *Conserving the biological diversity of Polylepis woodlands of the highlands of Peru and Bolivia – a contribution to sustainable natural resource management.* Copenhagen: NORDECO.

Fjeldså, J., E. Lambin y B. Mertens. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22:63-78.

Fjeldså, J. y C. Rahbek. 1997. Species richness and endemism in South American birds: implications for the design of networks of nature reserves. Pp. 466-482 en *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*, editado por W. F. Laurance y R. O. Bierregaard. Chicago: University of Chicago Press.

García-Moreno, J. y J. Fjeldså. 1999. Re-evaluation of species limits in the genus *Atlapetes* based on mtDNA sequence data. *Ibis* 141:199-207.

Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. London: Chapman and Hall.

Graham, G. L. 1990. Bats versus birds: comparisons among Peruvian volant vertebrate faunas along an elevational gradient. *Journal of Biogeography* 17:657-668.

Graves, G. R. 1985. Elevational correlates of speciation and intraspecific geographic variation in plumage in Andean birds. *Auk* 102:556-579.

Graves, G. R. 1988. Linearity of geographic range and its possible effect on the population structure of Andean birds. *Auk* 105:47-52.

Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz-Filho y A. E. Weis. 2005. The mid-domain effect and diversity gradients: is there anything to learn? *American Naturalist* 166:E140-E143.

Herzog, S. K. 2008. First ornithological survey of Cordillera Mosetenes, with a latitudinal comparison of lower Yungas bird communities in Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 23:59-71.

Herzog, S. K., J. Fjeldså, M. Kessler y J. A. Balderrama. 1999. Ornithological surveys in the Cordillera Cocapata, depto. Cochabamba, Bolivia, a transition zone between humid and dry intermontane Andean habitats. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 119:162-177.

Herzog, S. K. y M. Kessler. 2006. Local versus regional control on species richness: a new approach to test for competitive exclusion at the community level. *Global Ecology and Biogeography* 15:163-172.

Herzog, S. K., M. Kessler y K. Bach. 2005a. The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography* 28:209-222.

Herzog, S. K., M. Kessler y J. A. Balderrama. 2008. A new species of tyrannulet (Tyrannidae: *Phyllomyias*) from Andean foothills in northwest Bolivia and adjacent Peru. *Auk* 125:265-276.

Herzog, S. K., R. Soria Auza y A. B. Hennessey. 2005b. Patrones ecorregionales de la riqueza, endemismo y amenaza en la avifauna boliviana: prioridades para la planificación ecorregional. *Ecología en Bolivia* 40(2):27-40.

Hilty, S. L. 1997. Seasonal distribution of birds at a cloud forest locality, the Anchicayá Valley, in western Colombia. *Ornithological Monographs* 48:321-343.

Isler, M. L., P. R. Isler y B. M. Whitney. 2007. Species limits in antbirds (Thamnophilidae): the Warbling Antbird (*Hypocnemis cantator*) complex. *Auk* 124:11-28.

Johnson, N. K. 2002. Leapfrogging revisited in Andean birds: geographical variation in the Tody-tyrant superspecies *Poecilotriccus ruficeps* and *P. luluae*. *Ibis* 144:69-84.

Kattan, G. H., H. Alvarez-López y M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8:138-146.

Kattan, G. H. y P. Franco. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography* 13:451-458.

Kattan, G. H., P. Franco, V. Rojas y G. Morales. 2004. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography* 31:1829-1839.

Kattan, G., P. Franco, C. A. Saavedra, C. Valderrama, V. Rojas, D. Osorio y J. Martínez. 2006. Spatial components of bird diversity in the Andes of Colombia: implications for designing a regional reserve system. *Conservation Biology* 20:1203-1211.

Kerr, J. T., M. Perring y D. J. Currie. 2006. The missing Madagascan mid-domain effect. *Ecology Letters* 9:149-159.

Kessler, M., S. K. Herzog, J. Fjeldså y K. Bach. 2001. Diversity and endemism of plants and birds along two gradients of elevation, humidity, and human land-use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distributions* 7:61-77.

Krabbe, N. y T. S. Schulenberg. 1997. Species limits and natural history of *Scytalopus* tapaculos (Rhinocryptidae), with descriptions of the Ecuadorian taxa, including three new species. *Ornithological Monographs* 48:47-88.

Krömer, T., M. Kessler y S. K. Herzog. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38:183-195.

Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177-192.

MacLeod, R., S. Ewing, S. K. Herzog, K. Evans, R. Bryce y A. Maccormick. 2005. First ornithological inventory and conservation assessment for the Yungas forests of the Cordilleras Cocapata and Mosetenes, Cochabamba, Bolivia. *Bird Conservation International* 15:361-382.

McCain, C. M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86:366-372.

McCain, C. M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 18:346-360.

McKnight, M. W., P. S. White, R. I. McDonald, J. F. Lamoreux, W. Sechrest, R. S. Ridgely y S. N. Stuart. 2007. Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biology* 5:e272.

Melo, A. S., T. F. L. V. B. Rangel y J. A. F. Diniz-Filho. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography* 32:226-236.

Munves, J. 1975. Birds of a highland clearing in Cundinamarca, Colombia. *Auk* 92:307-321.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.

Naranjo, L. G. 1994. Composición y estructura de la avifauna del Parque Regional Natural Ucumarí. Pp. 305-325 en *Ucumarí: un caso típico de la diversidad biótica andina*, editado por J. O. Rangel. Pereira, Colombia: Corporación Autónoma Regional de Risaralda.

O'Dea, N. y R. J. Whittaker. 2007. How resilient are Andean montane forest bird communities to habitat degradation? *Biodiversity and Conservation* 16:1131-1159.

O'Neill, J. P., D. F. Lane, A. W. Kratter, A. P. Capparella y C. Fox Joo. 2000. A striking new species of barbet (Capitoninae: *Capito*) from the eastern Andes of Peru. *Auk* 117:569-577.

Patterson, B. C., D. F. Stotz, S. Solari, J. W. Fitzpatrick y V. Pacheco. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography* 25:593-607.

Pearson, O. P. y C. Pearson Ralph. 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* 18:1-97.

Poulsen, B. O. y N. Krabbe. 1997. The diversity of cloud forest birds on the eastern and western slopes of the Ecuadorian Andes: a latitudinal and comparative analysis with implications for conservation. *Ecography* 20:475-482.

Poulsen, B. O. y N. Krabbe. 1998. Avifaunal diversity of five high-altitude cloud forests on the Andean western slope of Ecuador: testing a rapid assessment method. *Journal of Biogeography* 25:83-93.

Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *American Naturalist* 149:875-902.

Rahbek, C., N. J. Gotelli, R. K. Colwell, G. L. Entsminger, T. F. L. V. B. Rangel y G. R. Graves. 2007. Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 274:165-174.

Rahbek, C. y G. R. Graves. 2000. Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 267:2259-2265.

Rahbek, C. y G. R. Graves. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 98:4534-4539.

Remsen, J. V. Jr. 1985. Community organization and ecology of birds of high elevation humid forest of the Bolivian Andes. *Ornithological Monographs* 36:733-756.

Remsen, J. V., Jr., C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, T. S. Schulenberg, F. G. Stiles, D. F. Stotz y K. J. Zimmer. 2009. *A classification of the bird species of South America*. Version 06/12/2009. American Ornithologists' Union. http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html

Renjifo, L. M. 1999. Composition changes in a sub-Andean avifauna after long-erm forest fragmentation. *Conservation Biology* 13:1124-1139.

Renjifo, L. M., G. P. Servat, J. M. Goerck, B. A. Loiselle y J. G. Blake. 1997. Patterns of species composition and endemism in the northern Neotropics: a case for conservation of montane avifaunas. *Ornithological Monographs* 48:577-594.

Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15.

Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.

Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.

Schluter, D. y R. E. Ricklefs. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. Pp. 1-10 en *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, editado por R. E. Ricklefs y D. Schluter. Chicago: University of Chicago Press.

Schmitt, C. G., D. C. Schmitt y J. V. Remsen, Jr. 1997. Birds of the Tambo area, an arid valley in the Bolivian Andes. *Ornithological Monographs* 48:701-716.

Sempere, T., D. Picard y O. Plantard. 2005. Assessing and dating Andean uplift by phylogeography and phylochronology: early Miocene emergence of Andean cloud forest. Pp. 663-665 en *6th International Symposium on Andean Geodynamics, extended abstracts*. Barcelona: SAG 2005.

Stattersfield A. J., M. J. Crosby, A. J. Long y D. C. Wege. 1998. *Endemic bird areas of the world: Priorities for biodiversity conservation*. *BirdLife Conservation Series No. 7.* Cambridge: BirdLife International.

Stiles, F. G. y C. I. Bohórquez. 2000. Evaluando el estado de la biodiversidad: el caso de la avifauna de la serranía de Las Quinchas, Boyacá, Colombia. *Caldasia* 22:61-92.

Stotz, D. F. 1998. Endemism and species turnover with elevation in montane avifaunas in the Neotropics: implications for conservation. Pp. 161-180 en *Conservation in a changing world*, editado por G. M. Mace, A. Balmford y J. R. Ginsberg. Cambridge, MA: Cambridge University Press.

Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. Chicago: University of Chicago Press.

Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58:1007-1019.

Williams, P. H. y C. J. Humphries. 1994. Biodiversity, taxonomic relatedness and endemism in conservation. Pp. 269-287en *Systematics and conservation evaluation*, editado por P. L. Forey, C. J. Humphries y R. I. Vane-Wright. Oxford: Clarendon Press.

Willig, M. R., D. M. Kaufman y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:273-309.

Young, B. E., I. Franke, P. A. Hernández, S. K. Herzog, L. Paniagua, C. Tovar y T. Valqui. 2009. Using spatial models to predict areas of endemism and gaps in the protection of Andean slope birds. *Auk* 126:554-565.

Zapata, F. A., K. J. Gaston y S. L. Chown. 2005. The mid-domain effect revisited. *American Naturalist* 166:E144-E148.

Diversidad de Pequeños Mamíferos en los Andes Tropicales: Visión General

José Luis Mena, Sergio Solari, Juan Pablo Carrera, Luis F. Aguirre y Humberto Gómez

Los Andes tropicales constituyen una de las regiones más importantes del mundo en cuanto a diversidad y endemismo de mamíferos (Mittermeier *et al.* 1998; Ceballos y Ehrlich 2006; Schipper *et al*. 2008). Sin embargo, aún falta mucho por conocer sobre la taxonomía y distribución de la mayoría de las especies y se necesitan revisiones en la mayoría de los grupos (Gardner 2007). De hecho, en América del Sur siguen descubriéndose muchas especies nuevas de mamíferos y la mayoría de las especies descritas en los últimos años proceden de los Andes tropicales y Brasil (Patterson 2000; Reeder *et al*. 2007).

Los pequeños mamíferos (murciélagos y roedores) son el grupo más diverso y constituyen más de la mitad del total de la diversidad de mamíferos en cualquier zona del mundo. Estos influyen en la estructura, la composición y la dinámica de los ecosistemas a través de procesos naturales como la polinización, la dispersión y depredación de semillas, la dispersión de micorrizas, la insectivoría y además son alimento para los depredadores (Steiner 1981; Mangan y Adler 2002; Muchhala y Jarrín-V. 2002; Naranjo *et al.* 2003; DeMattia *et al.* 2004; Vieira y de Moraes 2006; Walker *et al.* 2007; Williams-Guillén *et al.* 2008; Napolitano *et al*. 2008). Asimismo, mamíferos pequeños como los murciélagos son buenos indicadores de la alteración del hábitat (Wilson *et al.* 1996; Medellín *et al.* 2000; Solari *et al.* 2002; Castro-Luna *et al*. 2007). De igual manera, los pequeños mamíferos han sido especialmente útiles en el estudio de los gradientes altitudinales, sobre todo porque forman agrupaciones bien definidas (en contraste con los mamíferos de talla mediana y grande) a lo largo de dichos gradientes (Patterson *et al.* 1998; Lomolino 2001; Mena y Vázquez-Domínguez 2005).

Presentamos aquí una visión general del conocimiento actual de los patrones de diversidad y endemismo de los pequeños mamíferos en los Andes tropicales de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia: marsupiales (Didelphimorphia: Didelphidae y Paucituberculata: Caenolestidae), lagomorfos (Lagomorpha: Leporidae), roedores (Rodentia: Abrocomidae, Caviidae, Cricetidae, Ctenomyidae, Echimyidae, Heteromyidae y Sciuridae), musarañas (Soricomorpha: Soricidae) y murciélagos

(Chiroptera: Emballonuridae, Furipteridae, Molossidae, Mormoopidae, Natalidae, Noctilionidae, Phyllostomidae, Thyropteridae y Vespertilionidae). Estos países poseen una diversidad realmente notable. Por ejemplo, Perú es el quinto país con mayor diversidad de mamíferos y Ecuador está catalogado como el noveno país más diverso a pesar que su superficie es mucho menor que la de otros países megadiversos como Brasil o México (Tirira 2007).

Con la finalidad de evaluar y caracterizar la diversidad de pequeños mamíferos de la región, realizamos una revisión de bibliografía (prestando especial atención a los estudios de los gradientes altitudinales), de los registros de especímenes de las colecciones de los museos de EEUU que están presentes en los portales de datos del Sistema de Información de la Red de Mamíferos (Mammal Networked Information System-MaNIS) (http://manisnet.org/portals.html) y de los informes no publicados a los que tuvimos acceso. Los estudios de los gradientes altitudinales debían cubrir al menos el 70% del gradiente altitudinal disponible para ser incluidos y se clasificaron como locales o regionales (McCain 2007b), representando la diversidad alfa o gamma, respectivamente. Se evaluaron en base al grupo de estudio (murciélagos o pequeños mamíferos no voladores), la proporción muestreada del gradiente altitudinal completo, la riqueza de especies y la localización geográfica general (véase Cuadro 19.1). Seguimos a Wilson y Reeder (2005) como referencia taxonómica.

Diversidad y Distribución

Al menos 411 especies de pequeños mamíferos de los Andes tropicales habitan por encima de los 800 m. Los marsupiales están representados por 39 especies, las musarañas por 7, los murciélagos por 166, los roedores por 198 y los lagomorfos por 1. En cuanto a la diversidad en los países, 28 especies de mamíferos (6.2%) son endémicos de Colombia, la mayoría de ellos roedores y musarañas (Alberico y Rojas-Díaz 2002), pero un reciente análisis biogeográfico de los murciélagos añadió 5 especies endémicas, algunas de ellas restringidas a los Andes (Mantilla-Meluk *et al*. 2009). En Ecuador, 38 especies son reconocidas como endémicas (Tirira 2007), aunque este número está disminuyendo gracias a los trabajos de campo exhaustivos y las revisiones taxonómicas de las vecinas Colombia y Perú (Mantilla-Meluk y Baker 2008; Pacheco *et al.* 2009).

La mayoría de las especies endémicas de pequeños mamíferos no voladores de Ecuador (una zarigüeya-musaraña, 2 musarañas y 26 roedores) se colectaron en las laderas andinas y en los altos Andes (1500-4000 m) (Voss 2003; Tirira 2007). Por otro lado, la mayoría de los endemismos peruanos (cinco géneros y 65 especies) están restringidos a los Yungas de la vertiente andina oriental (39 especies), seguidos por las selvas tropicales de tierras bajas (14 especies) (Pacheco *et al*. 2009). En Bolivia un género y 17 especies son endémicas, siendo la zona del Altiplano la que presenta el máximo grado de endemismo a nivel regional (seguida de los Yungas), en donde destacan los roedores debido a su gran diversidad (Salazar-Bravo *et al.* 2002).

Distribución altitudinal de las Especies

Entre los marsupiales de la familia Caenolestidae, las zarigüeyas-musaraña (equivalentes o ecomorfos de las musarañas) del género *Caenolestes* están restringidas a los Andes septentrionales por encima de los 2000 m (Lunde y Pacheco 2003), mientras que el género *Lestoros* está restringido a las tierras altas del sur de Perú y noroeste de Bolivia (Brown 2004). Por otro lado, las musarañas de orejas cortas (género *Cryptotis*) están restringidas a los Andes desde Colombia hasta el norte de Perú por encima de los 1000 m (Eisenberg 1989; Eisenberg y Redford 1999; Gardner 2007), siendo uno de los grupos menos conocidos entre los pequeños mamíferos neotropicales (Gardner 2007), especialmente en lo que concierne a su taxonomía, distribución y ecología.

Dos grupos de roedores están asociados con las altitudes superiores de los Andes tropicales. En los Andes septentrionales, la diversidad de la tribu Ichthyomyini alcanza su máximo en las laderas andinas, con nueve especies pertenecientes a cuatro géneros (Voss 1988): *Chibchanomys* (por encima de los 2400 m), *Anotomys* (2900-4000 m), *Ichthyomys* (300-2700 m) y *Neusticomys* (hasta los 3700 m). Por el contrario, los géneros *Galenomys* (tribu Phyllotini), *Necromys* (tribu Akodontini), *Chinchillula*, *Neotomys y Punomys* están restringidos a la puna del Altiplano del sur de Perú y oeste de Bolivia (Pearson 1951; Reig 1986). El género *Thomasomys* es también un taxón rico en especies, endémico de los bosques nublados de los Andes tropicales desde Venezuela hasta Bolivia (Nowak 1999; Voss 2003). Aparentemente, el centro de diversidad de este género con al menos siete especies se encuentra en el este de Ecuador, donde pueden existir varias especies simpátricas (Voss 2003).

Los roedores son los únicos pequeños mamíferos que viven a más de 4000 m: Abrocomidae (1 especie), Caviidae (2), Cricetidae (14) y Ctenomyidae (3). El género de roedores *Punomys* solo presenta registros en lugares por encima de los 4000 m (Pacheco y Patton 1995; Eisenberg y Redford 1999). La baja presión parcial de oxígeno y las bajas temperaturas ambientales de las zonas de altura ofrecen una serie de desafíos fisiológicos a los animales endotérmicos. En efecto, los camélidos sudamericanos y algunos roedores (*Chinchilla* spp. y *Cavia porcellus*) de los altos Andes están adaptados a la hipoxia de las alturas gracias a su hemoglobina, que presenta una alta afinidad por el oxígeno (Ostojic *et al.* 2002; Storz 2007). Anteriores observaciones indican que los roedores altoandinos toleran concentraciones de oxígeno atmosférico muy bajas, pero los datos disponibles no permiten un análisis de los límites altitudinales de su distribución (Morrison 1964; McNab 2002). Por otro lado, las especies de tierras bajas pueden verse limitadas por la baja presión barométrica que existe a grandes altitudes, aunque las especies de las tierras altas pueden tener dificultades para distribuirse en tierras más bajas, pero por causas no relacionadas con las presiones barométricas altas (McNab 2002).

Existen pocas especies montanas de murciélagos, aunque entre ellas destacan especies de nectarívoros (*Anoura aequatoris*, *A. fistulata*, *A. latidens*, *A. luismanueli*), frugívoros (*Carollia manu*, *Stunira aratathomasi*, *S. bogotensis*, *S. nana*, *Platyrrhinus ismaeli*) e insectívoros (*Eptesicus andinus*, *Histiotus humboldti*, *Mimon koepckeae*, *Mormopterus phrudus*). La reducida riqueza de

Cuadro 19.1. Conjuntos de datos altitudinales de la diversidad de pequeños mamíferos en los Andes tropicales. La cobertura altitudinal del muestreo es el porcentaje muestreado del gradiente disponible (PMNV= pequeños mamíferos no voladores).

Localización	País	Diversidad	Límite altitudinal inferior	Límite altitudinal superior	Cobertura altitudinal del muestreo (%)	Taxón	Especies	Pico de riqueza	Referencia
La Libertad (vertiente occidental)	Perú	Gamma	8	3962	99	PMNV	19	2800-3100	Osgood (1914)
Suroeste de Perú	Perú	Alfa	0	4500	98	PMNV	20	4000	Pearson y Ralph (1978)
Manu (vertiente oriental)	Perú	Gamma	340	3450	95	PMNV	65	<400	Solari *et al.* (2006
Manu (vertiente oriental)	Perú	Gamma	340	3450	95	Murciélagos	92	<400	Solari *et al.* (2006)
Vertiente oriental (8° a 17°S)	Perú	Gamma	0	3200	91	Murciélagos	101	<400	Graham (1983)
Cordillera Oriental	Colombia	Gamma	350	4000	90	Murciélagos	42	1600-1900	Bejarano-Bonilla *et al.* (2007)
SO Chocó	Colombia	Gamma	500	3500	85	Murciélagos	36	1400	Fawcett (no publicado - 1994)
Cordillera Central	Colombia	Gamma	120	3160	75	Murciélagos	39	500-600	Muñoz (1990, 1993)
Carrasco (vertiente oriental)	Bolivia	Gamma	500	3500	70	Ambos	54	300-600	Vargas y Patterson (2007)
Yanachaga (Vertiente oriental)	Perú	Gamma	300	2800	68	Ambos	98	300-600	Vivar (2006)
Vertientes orientales	Ecuador	Gamma	600	3000	67	Murciélagos	67	600-1200	Carrera (no publicado - 2003)
Lima (vertiente occidental)	Perú	Gamma	0	4400	67	PMNV	21	2400-2800	Datos no publicados
Vilcabamba (vertiente oriental)	Perú	Gamma	850	3350	66	PMNV	22	?	Emmons *et al.* (2001) y Solari *et al.* (2001)
Cordillera Oriental	Colombia	Gamma	326	2640	55	Murciélagos	29	600-1500	Tamsitt (1965)
Apurimac (vertiente oriental)*	Perú	Alfa	805	3500	53	Ambos	60	805	Pacheco *et al.* (2007)
Abiseo (vertiente oriental)	Perú	Gamma	2100	3850	45	PMNV	14	2100-3200	Leo y Romo (1992)
Cordillera Oriental	Colombia	Gamma	2200	3750	45	Ambos	42	?	Sanchez *et al.* (2004)
Sabana, Cordillera Oriental	Colombia	Gamma	2500	3600	31	Murciélagos	10	2600	Tamsitt *et al.* (1964)
SO Chocó	Colombia	Gamma	870	1950	30	Murciélagos	28	900-1100	Alberico y Orejuela (1982) y Cadena *et al.* (1998)
Cordillera Central	Colombia	Gamma	2500	3500	25	PMNV	15	Riqueza constante	Gomez-Valencia (no publicado - 2006)
Cordillera Oriental	Colombia	Gamma	2300	3100	22	PMNV	13	?	Lopez-A. y Montenegro-D. (1993)
Cordillera Oriental	Colombia	Gamma	1900	2600	17	PMNV	15	?	Gomez-Laverde (1994)

especies y el endemismo poco desarrollado de las comunidades andinas de murciélagos contrastan con los patrones mostrados por la fauna simpátrica de roedores, que es diversa y fuertemente endémica en el Altiplano (véase Figura 19.1) y marcadamente zonal en la vertiente oriental (Patterson *et al*. 1998). Existen pocos registros de especies de murciélagos por encima de los 3500 m, con la probable excepción de *Histiotus montanus* (por encima de los 4000 m; Graham 1983; Gardner 2007). Koopman (1978) indicó que no se han encontrado murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae por encima de los 3800 m. Una de las especies que presenta registros a mayor altura es el vampiro común *Desmodus rotundus* (hasta los 3680 m) (Quintana y Pacheco 2007). En Costa Rica, LaVal (2004) encontró evidencias del desplazamiento ladera arriba de *D. rotundus,* aparentemente como resultado del calentamiento global; esto no se ha verificado en los Andes tropicales.

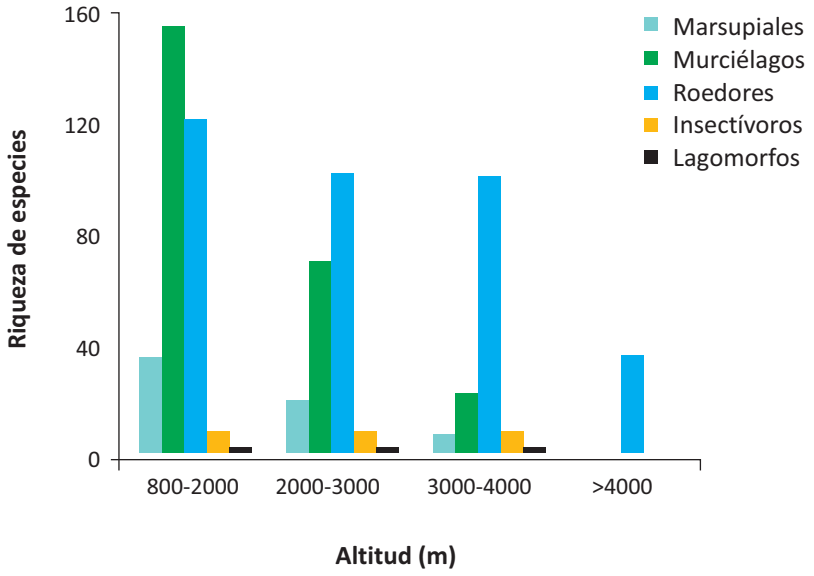


Figura 19.1. Riqueza de especies de mamíferos a intervalos altitudinales en los Andes tropicales (Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia), incluyendo tanto la vertiente oriental como la occidental.

El rol biogeográfico de los Andes

Los altos Andes han desempeñado un papel fundamental como "islas" donde los roedores sigmodontinos (Cricetidae) experimentaron largos períodos de aislamiento que condujeron a una diversificación de este grupo, lo opuesto a lo acontecido en las tierras bajas, donde no se evidenció un proceso de diversificación similar (Reig 1986). En efecto, el número de especies de roedores de los Andes refuerza la hipótesis de que el aislamiento geográfico ha sido la causa más importante

de la diversificación de estos mamíferos (Patton y Smith 1992). Aunque Koopman (1978) no encontró evidencias del papel biogeográfico de los murciélagos en los Andes y llegó a la conclusión que las distribuciones de los murciélagos refuerzan poco la hipótesis de la vicarianza, últimamente se han reportado patrones similares a los de los sigmodontinos en los géneros *Sturnira*, *Platyrrhinus* y *Carollia* (Patterson *et al*. 1992; Ditchfield 2000; Pacheco *et al*. 2004; Velazco y Patterson 2008; Mantilla-Meluk *et al*. 2009).

La Puna y el Páramo

Los roedores de la puna de Bolivia y Perú presentan más géneros (al menos 16) y especies (al menos 34) que los roedores de la puna de Colombia, Ecuador y Perú (al menos 8 géneros y 16 especies). Esta diferencia probablemente sea el resultado de los tres factores que más han favorecido la diversificación de la puna (Reig 1986): la puna es más antigua que el bioma de páramo (efecto histórico), presenta una mayor heterogeneidad ambiental (efecto ecológico) y tiene una extensión mayor y más continua, especialmente en el amplio Altiplano (efecto espacial). En efecto, algunos estudios señalan que existe una subdivisión biogeográfica a lo largo del margen oriental de la cuenca del lago Titicaca, con puna xerofítica al oeste y puna húmeda al este. La zona seca de las tierras altas de la cuenca del Titicaca se caracteriza por la presencia de *Phyllotis osilae osilae*, *Auliscomys boliviensis*, *Punomys lemminus*, *Akodon andinus*, *A. berlepschii*, *A. boliviensis*, *A. subfuscus arequipae*, *Necromys amoenus*, *Chroeomys jelskii pulcherrimus* y *Galea musteloides* (Pacheco y Patton 1995; Ramírez *et al*. 2007); mientras que la puna húmeda de la Cordillera Oriental, por otra parte, se caracteriza por la presencia de *Phyllotis osilae phaeus*, *Punomys kofordi*, *Chreomys jelskii cruceri*, *Auliscomys pictus*, *Oxymicterus paramensis*, *Akodon puer* y *Akodon subfuscus subfuscus* (Pacheco y Patton 1995). Un análisis reciente de Ramírez *et al.* (2007) indica que las agrupaciones de pequeños mamíferos de la puna húmeda tienen mayor similitud con las del páramo que con las de la puna xerofítica.

Gradiente Altitudinal de Diversidad de los Pequeños Mamíferos

La Escala de los Andes Tropicales

Los datos existentes sobre la amplitud del rango altitudinal de las especies que se encuentran a más de 800 m demuestra que la riqueza de pequeños mamíferos generalmente disminuye con la altura en los Andes tropicales (Figura 19.1, pequeños mamíferos no voladores: R= 0.84, P< 0.0001; murciélagos: R^2= 0.99, P< 0.0001). Lomolino (2001) pronosticó que la diversidad gamma (la riqueza total de una banda altitudinal completa) debería variar de forma directa con la superficie total de cada banda altitudinal, llegando a su máximo en aquellas zonas que tienen superficies más amplias (como las tierras bajas amazónicas). Por lo tanto, y dado que en los Andes tropicales la superficie disminuye con la altura, la influencia de la superficie en esta relación debería tenerse en cuenta (véase Rahbek 1997). Sin embargo, McCain (2007b) encontró evidencias de que la superficie y las limitaciones espaciales (efecto de dominio medio) constituyen fuentes

de error en lugar de mecanismos subyacentes a los patrones de diversidad de los mamíferos. De hecho, las tierras bajas amazónicas presentan más especies que la puna y el páramo, lo que se ha explicado como una consecuencia de los factores climáticos, edáficos, espaciales (área) e históricos (Voss y Emmons 1996; Patton *et al.* 1997, 2000). Sin embargo, especialmente a altitudes intermedias y elevadas (puna, páramo y yungas), los Andes tropicales son más ricos en niveles taxonómicos superiores como las tribus y géneros (ver las secciones anteriores).

Las tribus de roedores Akodontini, Phyllotini y Thomasomyini (Cricetidae: Sigmodontinae) presentan una mayor riqueza de especies a altitudes intermedias (Figura 19.2), un patrón que no se observa en marsupiales y murciélagos. Un reciente análisis del endemismo de los mamíferos (la mayoría roedores) en la vertiente oriental de Bolivia y Perú, mostró una estrecha banda altitudinal con un número elevado de especies endémicas (con distribuciones totalmente limitadas al área en cuestión) que se encuentra justo debajo de la línea de árboles de los bosques de los Yungas Superiores (Pacheco *et al.* 2007). Sin embargo, es importante destacar que estos niveles de endemismo a altitudes intermedias deberían verificarse, sobre todo por lo poco que se sabe sobre la distribución de las especies, porque los especímenes pueden estar mal identificados (véase más adelante) y por la escasez de síntesis taxonómicas.

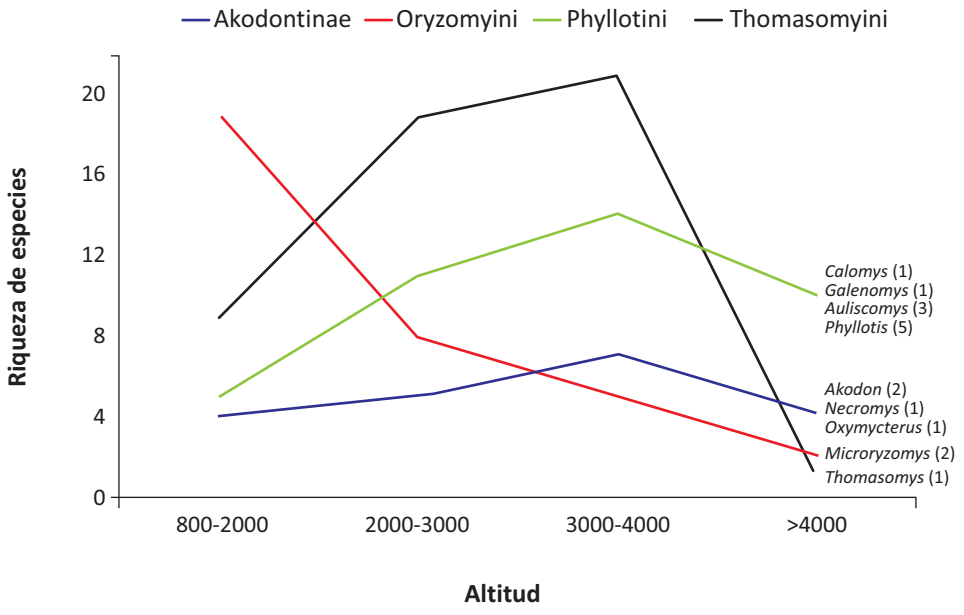


Figura 19.2. Riqueza de especies de las tribus de la subfamilia Sigmodontinae según la altitud en la vertiente occidental de los Andes tropicales (número de especies entre paréntesis). El mismo patrón se registró en la vertiente oriental (los datos no se muestran).

Escala Local y Regional

Nuestra revisión bibliográfica revela que los gradientes de la vertiente oriental de los Andes han recibido una mayor atención: 14 de los 22 estudios/lugares (Cuadro 19.1). La mayoría de los estudios de los Andes tropicales presentan un muestreo altitudinal incompleto (o cubren solo la parte intermedia o superior del gradiente), y la mayoría se caracterizan por un muestreo insuficiente en cada lugar de estudio. Asimismo, los estudios que muestrean solo parte de un gradiente altitudinal ofrecen con frecuencia resultados erróneos al excluir del análisis el extremo inferior (tierras bajas) o superior (tierras altas) de las montañas, así que no son prácticos para identificar patrones altitudinales. McCain (2007b) demostró lo difícil que es obtener datos de gradientes altitudinales completos que se extiendan desde las tierras bajas hasta las cumbres de las montañas.

En cuanto al muestreo insuficiente, la mayoría de los estudios sobre murciélagos, por ejemplo, están condicionados a las redes de niebla que se establecen a nivel del suelo (a pesar de la disponibilidad de otros métodos, como la búsqueda de refugios o el uso de técnicas de ecolocación), y por lo tanto los resultados están parcializados hacia las especies de sotobosque, mientras que las especies de dosel y de áreas abiertas quedan poco representadas. Asimismo, sospechamos que los errores de identificación de los especímenes constituyen un sesgo potencial, especialmente en la bibliografía antigua (aunque solo incluimos un estudio "antiguo" de gradientes, véase Cuadro 19.1). En realidad, se necesita actualizar estas series de datos tomando como base la taxonomía actual.

Pequeños Mamíferos No Voladores

En general, existen pocos estudios que incluyen el gradiente completo, tanto en las vertientes orientales como en las occidentales. Registramos solo tres estudios con más del 70% del gradiente muestreado (Cuadro 19.1). Un estudio en la vertiente oriental peruana, en el Parque Nacional Manu, muestra una disminución de la riqueza de especies con la altitud (Figura 19.3; R^2= 0.82, P= 0.0001). Este resultado contrasta notablemente con el patrón de un máximo de riqueza de pequeños mamíferos no voladores a altitudes intermedias (McCain 2005). Manu presenta agrupaciones particulares de roedores, restringidas a bandas altitudinales con reemplazo a nivel de especies, géneros e incluso tribus (Patterson *et al.* 1998). Existe un patrón similar de disminución de la riqueza de especies con la altitud tanto en Yanachaga (Figura 19.3), Perú, con el 68% del gradiente muestreado (R^2= 0.48, P= 0.0001) como en el Parque Nacional Carrasco en Bolivia (Vargas y Patterson 2007; datos originales no disponibles). El Parque Nacional Manu de Perú (340-3675 m) se ha convertido en el área protegida más estudiada de los Andes tropicales con más de 20 años de investigaciones sobre mamíferos (Pacheco *et al*. 1993; Patterson *et al*. 1998; Solari *et al.* 2006), pero no se han realizado trabajos similares en otros países tropicales (véase más adelante). No existen estudios de gradientes altitudinales completos en Bolivia, Ecuador o Colombia. No tomamos en cuenta los datos de Osgood (1914) de Libertad, Perú, porque requerirían un reanálisis basado en la re-identificación de especímenes mediante el uso de la taxonomía actual.

En la vertiente occidental de los Andes peruanos (Pearson y Ralph 1978), la diversidad aumenta con la altura (R^2= 0.44, P= 0.0001), probablemente como resultado del aumento de la precipitación (y la vegetación) y del mayor número de casos de especiación en la puna en comparación con los desiertos costeros (Pearson y Ralph 1978; Marquet 1994). Al parecer no se han llevado a cabo estudios en la vertiente pacífica más húmeda y diversa de Colombia, Ecuador (el Chocó) y norte de Perú (bosque tropical del Pacífico). Deberían realizarse estudios detallados para poner a prueba tanto las hipótesis históricas como las ambientales, mejorando así nuestros conocimientos sobre la relación entre la riqueza de pequeños mamíferos no voladores y la altitud en toda la extensión latitudinal de la vertiente occidental de los Andes tropicales, que presenta tierras bajas contrastantes, como el desierto y las selvas tropicales del Pacífico, tierras altas como la puna xerofítica y el páramo húmedo e incluso valles interandinos. Por ejemplo, la vertiente oriental peruana es más rica en especies de pequeños mamíferos que la vertiente occidental (Pacheco *et al*. 2009), mientras que las vertientes occidental y oriental de los Andes colombianos tienen una diversidad igual de elevada (Kattan *et al.* 2004). En general, existen muy pocos estudios sobre los gradientes altitudinales de los pequeños mamíferos no voladores. Se han publicado pocos inventarios sobre mamíferos no voladores a altitudes superiores a los 800 m (Sánchez *et al*. 2004; Gómez-Valencia 2006; Vivar 2006; Ramírez *et al*. 2007; Mena y Medellín 2010).

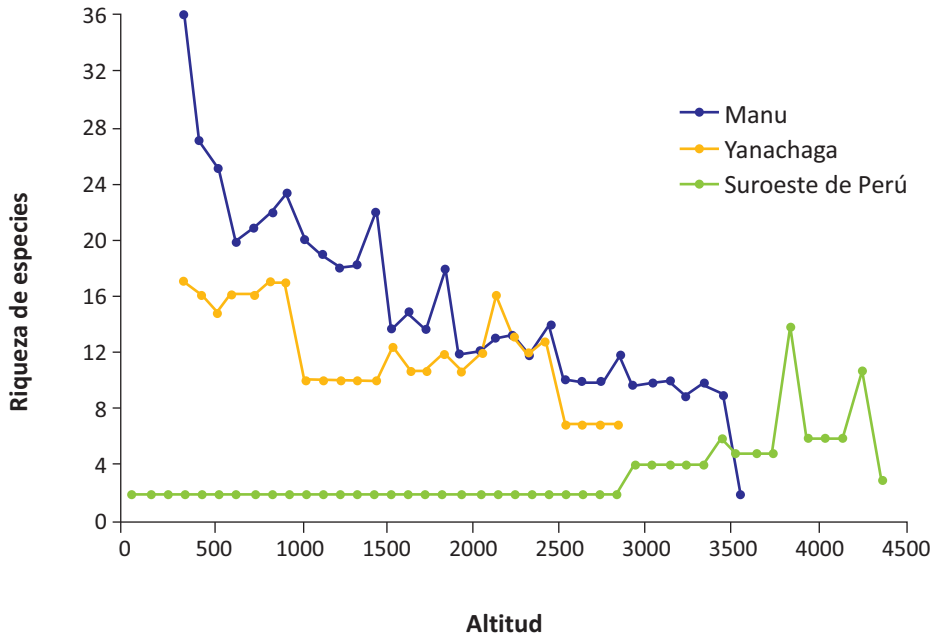


Figura 19.3. Gradientes altitudinales tanto en las laderas occidentales como orientales de los Andes peruanos: Manu (Solari *et al*. 2006), Yanachaga (Vivar 2006) y Suroeste de Perú (Pearson y Ralph 1978). Véase en el Cuadro 19.1 las fuentes y detalles.

Murciélagos

Registramos cinco estudios de gradientes altitudinales con más del 70% del gradiente muestreado (Cuadro 19.1). En la vertiente oriental peruana, los murciélagos tienden a mostrar una disminución monotónica de la diversidad con la altura tanto en la región en su conjunto (Graham 1983; R^2= 0.92, P= 0.0001) como en Manu (Solari *et al.* 2006; R^2= 0.83, P= 0.0001). La disminución de la diversidad de murciélagos con la altitud se ha relacionado con la ineficiente termorregulación de las especies de origen neotropical (sobre todo las especies de Phyllostominae) (Graham 1983, 1990; Soriano *et al.* 1999; Soriano 2000). En general, las especies de tierras altas son versiones atenuadas de las comunidades que se encuentran en las tierras bajas (Patterson *et al.* 1996; Patterson *et al.* 1998). Por ejemplo, la riqueza de especies de las agrupaciones de murciélagos de Manu disminuye de forma monotónica, desde 77 especies entre los 300-500 m hasta solo siete por encima de los 3000 m.

En Colombia, dos estudios en la vertiente oriental de la Cordillera Central (Muñoz 1990, 1993) y en el Chocó (Fawcett 1994) mostraron una mayor riqueza de especies de murciélagos a altitudes intermedias (Cuadro 19.1). Esto se explicó por la presencia de bosques secundarios a alturas intermedias, lo que apoya la hipótesis de la perturbación intermedia (Bejarano-Bonilla *et al.* 2007). De la misma forma, Carrera (2003) analizó el efecto de la altura sobre la riqueza de las especies de murciélagos de las laderas del centro-este de los Andes ecuatorianos y encontró evidencias de un máximo a alturas intermedias entre 1000-1100 m, que puede deberse principalmente a un complejo sistema de cuevas localizadas en este gradiente y a un considerable trabajo de recolección llevado a cabo en el área desde la década de 1980 (Rageot y Albuja 1994).

En un análisis global, McCain (2007a) sugirió que los patrones altitudinales de riqueza de los murciélagos están relacionados con los gradientes climáticos locales (temperatura y disponibilidad de agua), la complejidad del hábitat y la composición de especies. Así, la disminución de la riqueza de especies con la altura se producirá en las montañas con tierras bajas húmedas y cálidas (ej., Manu, Yanachaga), pero los máximos a altitudes intermedias se producirán en las montañas con tierras bajas áridas (ej., oeste de Perú). Mientras que algunos estudios en la vertiente oriental confirman el primer pronóstico, se necesitan estudios de diversidad alfa en la vertiente seca occidental de Perú para poner a prueba el segundo pronóstico. En general, a pesar del incremento del número de estudios sobre las agrupaciones de especies de murciélagos en Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Ascorra *et al.* 1993; Ascorra *et al.* 1996; Aguirre 2002; Aguirre *et al.* 2003; Hice *et al*. 2004; Pérez-Torres y Ahumada 2004; Numa *et al.* 2005; Bejarano-Bonilla *et al.* 2007; Pacheco *et al.* 2007; Sánchez *et al.* 2007; Vargas y Patterson 2007; Espinoza *et al.* 2008; Rex *et al.* 2008), existen pocos estudios sobre los gradientes altitudinales en los murciélagos. Por ejemplo en Bolivia, el único estudio de los patrones de distribución de los murciélagos a lo largo de un gradiente altitudinal fue llevado a cabo por Vargas y Patterson (2007) en un gradiente que se extiende desde los 400 hasta los 3600 m en el Parque Nacional Carrasco (Cochabamba).

Orientaciones para Futuras Investigaciones

En general, los conocimientos actuales sobre los límites de distribución (tanto ecológicos como geográficos), la demografía de las poblaciones, los parámetros básicos de la historia de vida y la historia natural de la mayoría de las especies de los Andes tropicales siguen siendo insuficientes. Esta escasez de conocimientos impide un análisis realista u objetivo y las comparaciones entre patrones de diversidad alfa, gamma y beta. Este es también el principal obstáculo para comprender los gradientes altitudinales de diversidad de los Andes tropicales. Por ejemplo, en la primera evaluación de los patrones altitudinales de riqueza en Manu, Patterson *et al*. (1998) determinaron que la riqueza de roedores era elevada tanto en las tierras bajas como en las altas, con un mínimo aparente a altitudes intermedias. Sin embargo, otros inventarios realizados en Manu (Solari *et al*. 2006) revelaron una disminución constante de la riqueza de roedores con la altura (Figura 19.3). Esto subraya la importancia de la realización de inventarios completos y estandarizados a lo largo de los gradientes altitudinales para mejorar nuestro conocimiento sobre los patrones de diversidad. Además, la integración de las bases de datos de las colecciones y museos de historia natural es una prioridad fundamental para los investigadores y para lograr futuras colaboraciones entre instituciones del área.

La limitada disponibilidad de información sobre los gradientes altitudinales y latitudinales de los Andes tropicales impide un conocimiento profundo de la forma en que el calentamiento global y el uso del suelo están ejerciendo presión sobre las agrupaciones de mamíferos a escalas locales y regionales. Indudablemente, es necesario incrementar la información básica, que puede obtenerse a través de estudios estandarizados de los gradientes altitudinales de las vertientes orientales y occidentales, lo que también permitirá monitorear posibles desplazamientos hacia arriba provocados por el calentamiento global. Por ejemplo, el estudio de las dinámicas de población del vampiro común puede aportar valiosa información sobre el calentamiento global, la propagación de enfermedades y la destrucción de los ambientes naturales.

En resumen, se necesita información detallada y precisa sobre los patrones de diversidad de los mamíferos andinos para mejorar los conocimientos conceptuales sobre biogeografía y ecología, así como para desarrollar estrategias de conservación efectivas. Esta es una cuestión decisiva porque el reciente cambio climático ya ha comenzado a afectar a las distribuciones geográficas de las especies a nivel mundial.

Literatura Citada

Aguirre, L. F. 2002. Structure of a Neotropical savanna bat community. *Journal of Mammalogy* 83:775-784.

Aguirre, L. F., X. Vélez-Liendo, A. Muñoz y A. Selaya. 2003. Patrones de distribución y zoogeografía de los murciélagos de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 14:3-17.

Alberico, M. y J. Orejuela. 1982. Diversidad específica de dos comunidades de murciélagos en Nariño, Colombia. *Cespedesia* 11 Sup. 3:31-40.

Alberico, M. y V. Rojas-Díaz. 2002. Mamíferos de Colombia. Pp. 185-226 en *Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales*, editado por G. Ceballos y J. A. Simonetti. Ciudad de México: CONABIO-UNAM.

Ascorra, C. F., D. Gorchov y F. Cornejo. 1993. The bats from Jenaro Herrera, Loreto, Peru. *Mammalia* 57:533-552.

Ascorra, C. F., S. Solari y D. E. Wilson. 1996. Diversidad y ecología de los quirópteros en Pakitza. Pp. 593-612 en *Manu: the biodiversity of southeastern Peru*, editado por D. E. Wilson y A. Sandoval. Lima: Smithsonian Institution Press.

Bejarano-Bonilla, D. A., A. Yate-Rivas y M. H. Bernal-Bautista. 2007. Diversidad y distribución de la fauna quiroptera en un transecto altitudinal en el departamento del Tolima, Colombia. *Caldasia* 29:297-308.

Brown, B. E. 2004. Atlas of the New World marsupials. *Fieldiana Zoology, New Series* 102:1-308.

Cadena, A., R. P. Anderson y P. Rivas-Pava. 1998. Colombian mammals from the Chocoan slopes of Nariño. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 180:1-15.

Carrera, J. P. 2003. *Distribución de murciélagos (Chiroptera) a través de un gradiente altitudinal en las estribaciones orientales de los Andes ecuatorianos.* Licenciatura thesis. Quito: Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Castro-Luna, A. A., I. J. Sosa y G. Castillo-Campos. 2007. Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica* 9:219-228.

Ceballos, G. y P. R. Ehrlich. 2006. Global mammal distributions, biodiversity hotspots, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:19374-19379.

DeMattia, E. A., L. M. Curran y B. J. Rathcke. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* 85:2161-2170.

Ditchfield, A. D. 2000. The comparative phylogeography of Neotropical mammals: patterns of intraspecific mitochondrial DNA variation among bats contrasted to nonvolant small mammals. *Molecular Ecology* 9:1307-1318.

Eisenberg, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics: the northern Neotropics. Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana*. Chicago: University of Chicago Press.

Eisenberg, J. F. y K. H. Redford, eds. 1999. *Mammals of the Neotropics: the central Neotropics. Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. Chicago: University of Chicago Press.

Emmons, L. H., L. Luna y M. Romo. 2001. Mammals of the northern Vilcabamba mountain range, Peru. Pp. 105-109 en *Biological and social assessments of the Cordillera de Vilcabamba, Peru. RAP Working Papers 12 and SI/MAB Series 6*, editado por L. E. Alonso, A. Alonso, T. S. Schulenberg y F. Dallmeier. Washington, DC: Conservation International.

Espinoza, A., L. F. Aguirre, M. I. Galarza y E. Gareca. 2008. Ensamble de murciélagos en sitios con diferente grado de perturbación en un bosque montano del Parque Nacional Carrasco, Bolivia. *Mastozoología Neotropical* 15:297-308.

Fawcett, D. 1994. Bats. Pp. 60-67 en *Surveys and conservation of biodiversity in the Chocó, south-west Colombia*, editado por P. G. W. Salaman. Cambridge: BirdLife International.

Gardner, A. L. (ed.). 2007. *Mammals of South America, volume 1*. Chicago: University of Chicago Press.

Gómez-Laverde, M. 1994. Los pequeños mamíferos no voladores del Parque Regional Ucumari. Pp. 377-396 en *Ucumari: un caso típico de la diversidad biótica andina*, editado por J.O. Rangel-Churrio. Bogotá: CARDER-Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Gómez-Valencia, B. 2006. *Estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en un gradiente altitudinal, reserva Rio Blanco, Manizales, Caldas.* Tesis de pregrado. Bogotá: Departamento de Biologia, Universidad Nacional de Colombia.

Graham, G. L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64:559-571.

Graham, G. L. 1990. Bats versus birds: comparisons among Peruvian Volant vertebrate faunas along an elevational gradient. *Journal of Biogeography* 17:657-668.

Hice, C. L., P. M. Velazco y M. R. Willig. 2004. Bats of the Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, northeastern Peru, with notes on community structure. *Acta Chiropterologica* 6:319-334.

Kattan, G. H., P. Franco, V. Rojas y G. Morales. 2004. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography* 31:1829-1839.

Koopman, K. F. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates* 2651:1-33.

LaVal, R. K. 2004. Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy* 85:237-244.

Leo, M. y M. Romo. 1992. Distribución altitudinal de roedores sigmodontinos (Cricetidae) en el Parque Nacional río Abiseo, San Martin, Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural UNMSM* 21:105-118

Lomolino, M. V. 2001. Elevational gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10:3-13.

López-Arévalo, H. F. y O. L. Montenegro-Díaz. 1993. Mamíferos no voladores de Carpanta. Pp. 165-187 en *Carpanta: selva nublada y páramo*, editado por G. I. Andrade. Bogotá. Fundación Natura.

Lunde, D. P. y V. Pacheco. 2003. Shrew opossums (Paucituberculata: *Caenolestes*) from the Huancabamba region of east Andean Peru. *Mammal Study* 28:145-146.

Mangan, S. y G. Adler. 2002. Seasonal dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats in a Neotropical forest. *Oecologia* 131:587-597.

Mantilla-Meluk, H. y R. J. Baker. 2008. Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae, *Anoura fistulata*: distribution extension. *Check List* 4:427-430.

Mantilla-Meluk, H., A. M. Jiménez-Ortega y R. J. Baker. 2009. Phyllostomid bats of Colombia: annotated checklist, distribution, and biogeography. *Special Publications, Museum of Texas Tech University* 56.

Marquet, P. A. 1994. Diversity of small mammals in the Pacific coastal desert of Peru and Chile and in the adjacent area: biogeography and community structure. *Australian Journal of Zoology* 42:527-542.

McCain, C. M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86:366-372.

McCain, C. M. 2007a. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16:1-13.

McCain, C. M. 2007b. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology* 88:76-86.

McNab, B. K. 2002. *The physiological ecology of vertebrates: a view from energetics*. Ithaca, NY: Cornell University Press.

Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14:1666-1675.

Mena, J. L. y R. A. Medellín. 2010. Small mammal assemblages in a disturbed tropical landscape at Pozuzo, Peru. *Mammalian Biology* 75:83-91.

Mena, J. L. y E. Vázquez-Domínguez. 2005. Species turnover on elevational gradients in small rodents. *Global Ecology and Biogeography* 14:539-547.

Mittermeier, R. A., N. Myers, J. B. Thomsen, G. A. B. Da Fonseca y S. Olivieri. 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* 12:516-520.

Morrison, P. R. 1964. Wild animals at high altitudes. *Symposia of the Zoological Society of London* 13:49-57.

Muchhala, N. y P. Jarrín-V. 2002. Flower visitation by bats in cloud forests of western Ecuador. *Biotropica* 34:387-395.

Muñoz, J. 1993. Murciélagos del norte de Antioquia (Colombia). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 28:83-93.

Muñoz, J. 1990. Diversidad y hábitos alimenticios de murciélagos en transectos altitudinales a través de la Cordillera Central de los Andes en Colombia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 25:1-17.

Napolitano, C., M. Bennett, W. E. Johnson, S. J. O'Brien, P. A. Marquet, I. Barría, E. Poulin y A. Iriarte. 2008. Ecological and biogeographical inferences on two sympatric and enigmatic Andean cat species using genetic identification of faecal samples. *Molecular Ecology* 17:678-690.

Naranjo, M. E., C. Rengifo y P. J. Soriano. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology* 19:19-25.

Nowak, R. M. 1999. *Walker's mammals of the world*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

Numa, C., J. R. Verdú y P. Sánchez-Palomino. 2005. Phyllostomid bat diversity in a variegated coffee landscape. *Biological Conservation* 122:151-158.

Osgood, W. H. 1914. Mammals of an expedition across northern Peru. *Fieldiana Zoology* 10:143-185.

Ostojic, H., C. Verónica y C. Monge. 2002. Hemoglobin affinity in Andean rodents. *Biological Research* 35:27-30.

Pacheco, V., R. Cadenillas, S. Velazco, E. Salas y U. Fajardo. 2007. Noteworthy bat records from the Pacific Tropical rainforest region and adjacent dry forest in northwestern Peru. *Acta Chiropterologica* 9:409-422.

Pacheco, V., R. Cadenillas, E. Salas, C. Tello y H. Zeballos. 2009. Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú. *Revista Peruana de Biología* 16:5-32.

Pacheco, V., B. D. Patterson, J. L. Patton, L. H. Emmons, S. Solari y C. F. Ascorra. 1993. List of mammal species known to occur in Manu Biosphere Reserve, Peru. *Publicaciones del Museo de Historia Natural "Javier Prado" UNMSM, Serie A, Zoología* 44:1-12.

Pacheco, V. y J. L. Patton. 1995. A new species of the Puna mouse, genus *Punomys* Osgood, 1943 (Muridae, Sigmodontinae), from the southeastern Andes of Peru. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 60:85-96.

Pacheco, V., H. L. Quintana, P. A. Hernández, L. Paniagua, J. Vargas y B. E. Young. 2007. Mamíferos. Pp. 40-45 en *Distribución de las especies endémicas en la vertiente oriental de los Andes en Perú y Bolivia*, editado por B. E. Young. Arlington, VA: NatureServe.

Pacheco, V., S. Solari y P. M. Velazco. 2004. A new species of *Carollia* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Andes of Peru and Bolivia. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 235:1-15.

Patterson, B. D. 2000. Patterns and trends in the discovery of new Neotropical mammals. *Diversity and Distributions* 6:145-151.

Patterson, B. D., V. Pacheco y M. V. Ashley. 1992. On the origins of the western slope region of endemism: systematics of fig-eating bats, genus *Artibeus*. *Memorias del Museo de Historia Natural UNMSM* 21:189-205.

Patterson, B. D., V. Pacheco y S. Solari. 1996. Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology* 240:637-658.

Patterson, B. D., D. F. Stotz, S. Solari, J. W. Fitzpatrick y V. Pacheco. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography* 25:593-607.

Patton, J. L., M. N. F. da Silva, M. C. Lara y M. A. Mustrangi. 1997. Diversity, differentiation, and the historical biogeography of nonvolant small mammals of the Neotropical forests. Pp. 455-465 en *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, editado por W. F. Laurance y R. O. Bierregaard. Chicago: University of Chicago Press.

Patton, J. L., M. N. da Silva y J. R. Malcolm. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244:1-306.

Patton, J. L. y M. F. Smith. 1992. mtDNA Phylogeny of Andean mice: a test of diversification across ecological gradients. *Evolution* 46:174-183.

Pearson, O. P. 1951. Mammals in the highlands of southern Peru. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 106:117-174.

Pearson, O. P. y C. P. Ralph. 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* 18:1-97.

Pérez-Torres, J. y J. A. Ahumada. 2004. Murciélagos en bosques alto-andinos, fragmentados y continuos, en el sector occidental de la sabana de Bogotá (Colombia). *Universitas Scientiarum* 9:33-46.

Quintana, H. y V. Pacheco. 2007. Identificación y distribución de los murciélagos vampiros del Perú. *Revista Peruana de Medicina Experimental y Salud Publica* 24:81-88.

Rageot, R. y L. Albuja. 1994. Mamíferos de un sector de la alta Amazonía ecuatoriana: Mera, provincia de Pastaza. *Revista Politécnica* 19:165-208.

Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *American Naturalist* 149:875-902.

Ramírez, O., M. Arana, E. Bazán, A. Ramírez y A. Cano. 2007. Assemblages of bird and mammal communities in two major ecological units of the Andean highland plateau of southern Peru. *Ecologia Aplicada* 6:139-148.

Reeder, D. M., K. M. Helgen y D. E. Wilson. 2007. Global trends and biases in new mammal species discoveries. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 269:1-35.

Reig, O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. Pp. 404-439 en *High altitude tropical biogeography*, editado por M. Monasterio y F. Vuilleumier. New York: Oxford University Press.

Rex, K., D. H. Kelm, K. Wiesner, T. H. Kunz y C. C. Voigt. 2008. Species richness and structure of three Neotropical bat assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society* 94:617-629.

Salazar-Bravo, J., T. L. Yates y L. M. Zalles. 2002. Mamíferos de Bolivia. Pp. 65-113 en *Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales*, editado por G. Ceballos y J. A. Simonetti. México City: CONABIO-UNAM.

Sánchez, F., J. Álvarez, C. Ariza y A. Cadena. 2007. Bat assemblage structure in two dry forests of Colombia: composition, species richness, and relative abundance. *Mammalian Biology* 72:82-92.

Sánchez, F., P. Sánchez-Palomino y A. Cadena. 2004. Inventario de mamíferos en un bosque de los Andes centrales de Colombia. *Caldasia* 26:291-309.

Schipper, J., J. S. Chanson, F. Chiozza, N. A. Cox, M. Hoffmann, V. Katariya, J. Lamoreux, A. S. L. Rodrigues, S. N. Stuart, H. J. Temple, J. Baillie, L. Boitani, T. E. Lacher Jr., R. A. Mittermeier, A. T. Smith, D. Absolon, J. M. Aguiar, G. Amori, N. Bakkour, R. Baldi, R. J. Berridge, J. Bielby, P. A. Black, J. J. Blanc, T. M. Brooks, J. A. Burton, T. M. Butynski, G. Catullo, R. Chapman, Z. Cokeliss, B. Collen, J. Conroy, J. G. Cooke, G. A. B. da Fonseca, A. E. Derocher, H. T. Dublin, J. W. Duckworth, L. Emmons, R. H. Emslie, M. Festa-Bianchet, M. Foster, S. Foster, D. L. Garshelis, C. Gates, M. Giménez-Dixon, S. González, J. F. González-Maya, T. C. Good, G. Hammerson, P. S. Hammond, D. Happold, M. Happold, J. Hare, R. B. Harris, C. E. Hawkins, M. Haywood, L. R. Heaney, S. Hedges, K. M. Helgen, C. Hilton-Taylor, S. A. Hussain, N. Ishii, T. A. Jefferson, R. K. B. Jenkins, C. H. Johnston, M. Keith, J. Kingdon, D. H. Knox, K. M. Kovacs, P. Langhammer, K. Leus, R. Lewison, G. Lichtenstein, L. F. Lowry, Z. Macavoy, G. M. Mace, D. P. Mallon, M. Masi, M. W. McKnight, R. A. Medellin, P. Medici, G. Mills, P. D. Moehlman, S. Molur, A. Mora, K. Nowell, J. F. Oates, W. Olech, W. R. L. Oliver, M. Oprea, B. D. Patterson, W. F. Perrin, B. A. Polidoro, C. Pollock, A. Powel, Y. Protas, P. Racey, J. Ragle, P. Ramani, G.

Rathbun, R. R. Reeves, S. B. Reilly, J. E. Reynolds III, C. Rondinini, R. G. Rosell-Ambal, M. Rulli, A. B. Rylands, S. Savini, C. J. Schank, W. Sechrest, C. Self-Sullivan, A. Shoemaker, C. Sillero-Zubiri, N. De Silva, D. E. Smith, C. Srinivasulu, P. J. Stephenson, N. van Strien, B. K. Talukdar, B. L. Taylor, R. Timmins, D. G. Tirira, M. F. Tognelli, K. Tsytsulina, L. M. Veiga, J.-C. Vie, E. A. Williamson, S. A. Wyatt, Y. Xie y B. E. Young. 2008. The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science* 322:225-230.

Solari, S., V. Pacheco, L. Luna, P. M. Velazco y B. D. Patterson. 2006. Mammals of the Manu Biosphere Reserve. *Fieldiana: Zoology, n.s.* 110:13-22.

Solari, S., J. J. Rodríguez, E. Vivar y P. M. Velazco. 2002. A framework for assessment and monitoring of small mammals in a lowland tropical forest. *Environmental Monitoring and Assessment* 76:89-104.

Solari, S., E. Vivar, P. M. Velazco y J. J. Rodríguez. 2001. Small mammals of southern Vilcabamba region, Peru. Pp. 110-116 en *Biological and social assessments of the Cordillera de Vilcabamba, Peru. RAP Working Papers 12 and SI/MAB Series 6*, editado por L. Alonso, A. Alonso, T. Schulenberg y F. Dallmeier. Washington, DC: Conservation International.

Soriano, P. J. 2000. Functional structure of bat communities in tropical rainforests and Andean cloud forests. *Ecotropicos* 13:1-20.

Soriano, P. J., A. Díaz de Pascual, J. Ochoa y M. Aguilera. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* 24:17-25.

Steiner, K. E. 1981. Nectarivory and potential pollination by a Neotropical marsupial. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:505-513.

Storz, J. F. 2007. Hemoglobin function and physiological adaptation to hypoxia in high-altitude mammals. *Journal of Mammalogy* 88:24-31.

Tamsitt, J. R. 1965. Aspects of altitudinal distribution of chiropterans in the eastern Cordillera of Colombia. *American Zoology* 5:1-492.

Tamsitt, J. R., D. Valdivieso y J. Hernández-Camacho. 1964. Bats of the Bogota savanna, Colombia, with notes on the altitudinal distribution of Neotropical bats. *Revista Tropical de Biología* 12:107-115.

Tirira, D. 2007. *Guía de campo de los mamíferos del Ecuador*. *Publicación Especial 6.* Quito: Ediciones Murciélago Blanco.

Vargas, A. y B. D. Patterson. 2007. Comunidades de murciélagos montanos en Bolivia. Pp. 82-86 en *Historia natural, distribución y conservación de los murciélagos de Bolivia*, editado por L. F. Aguirre. Santa Cruz de la Sierra: Editorial Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño.

Velazco, P. M. y B. D. Patterson. 2008. Phylogenetics and biogeography of the broad-nosed bats, genus *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49:749-759.

Vieira, E. M. y D. A. de Moraes. 2006. Carnivory and insectivory in Neotropica marsupials. Pp. 271-284 en *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials*, editado por M. Jones, C. Dickman y M. Archer. Collingwood, Australia: CSIRO Publishing.

Vivar, E. 2006. *Análisis de distribución altitudinal de mamíferos pequeños en el Parque Nacional Yanachaga-Chemillén, Pasco, Perú*. Tesis de maestría. Lima: Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Voss, R. S. 1988. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188:259-493.

Voss, R. S. 2003. A new species of *Thomasomys* (Rodentia: Muridae) from eastern Ecuador, with remarks on mammalian diversity and biogeography in the Cordillera Oriental. *American Museum Novitates* 3421:1-47.

Voss, R. S. y L. H. Emmons. 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 230:1-115.

Walker, R. S., A. J. Novaro, P. Perovic, R. Palacios, E. Donadio, M. Lucherini, M. Pia y M. S. López. 2007. Diets of three specie of Andean carnivores in high-altitude deserts of Argentina. *Journal of Mammalogy* 88:519-525.

Wilson, D. E., C. F. Ascorra, S. Solari, D. E. Wilson y A. Sandoval. 1996. Bats as indicators of habitat disturbance. Pp. 613-625 en *Manu: the biodiversity of southeastern Peru*. Lima: Smithsonian Institution Press.

Wilson, D. E. y D. M. Reeder (eds.). 2005. *Mammal species of the world*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

Williams-Guillén, K., I. Perfecto y J. Vandermeer. 2008. Bats limit insects in a Neotropical agroforestry system. *Science* 320:70-70.

Diversidad en los Sistemas Acuáticos

Mabel Maldonado, Javier A. Maldonado-Ocampo, Hernán Ortega, Andrea C. Encalada, Fernando M. Carvajal-Vallejos, Juan Francisco Rivadeneira, Francisca Acosta, Dean Jacobsen, Álvaro Crespo y Carlos A. Rivera-Rondón

Los sistemas acuáticos andinos y su biodiversidad son probablemente los ambientes que menor atención han recibido en los Andes tropicales. El conocimiento se limita a estudios puntuales y diferenciados sobre distintos sistemas y grupos de organismos acuáticos. Como consecuencia, la información disponible para describir e interpretar los patrones de diversidad acuática andina es limitada, y los patrones que se pueden detectar actualmente son aún preliminares y carentes de una explicación causal. En este capítulo se presenta una visión preliminar de la diversidad acuática andina, con el propósito principal de diagnosticar el estado del conocimiento y los vacíos de información.

Los Sistemas Acuáticos en los Andes Tropicales

Los sistemas acuáticos andinos incluyen una extensa gama de ambientes desde grandes lagos, lagunas de diversos orígenes y características, ríos que representan las cabeceras de las cuencas más grandes de América del Sur, extensos humedales asociados y sistemas extremos como salares y manantiales geotérmicos.

En el nivel altoandino (por encima de los 3000 m) se presenta la mayor variedad de ambientes acuáticos de los Andes (Izurieta 2007) en las ecoregiones conocidas como páramo, jalca y puna. Los humedales más representados en los páramos de Colombia, Venezuela, Ecuador y norte de Perú son lagunas glaciales y turberas de *Sphagnum* (Flachier 2005; Rubio *et al*. 2005), en tanto que en la puna ubicada en Perú, Bolivia, Argentina y Chile, los humedales característicos son lagunas, vegas y bofedales sin *Sphagnum* (Navarro y Maldonado 2002; Arévalo 2005; Castro 2007). Una caracterización general de estos ambientes es la siguiente:

- **Lagos y lagunas:** Muy numerosos, principalmente de origen glaciar y tectónico, aunque también los hay de origen volcánico y fluvial, entre otros. Los lagos de mayor extensión se encuentran en el Altiplano peruano–boliviano. Muchos son profundos y monomícticos cálidos, cuyas aguas se mezclan de arriba a abajo una vez al año durante el invierno

austral, pero presentan estratificación térmica el resto del año. El mesotrófico lago Titicaca se caracteriza por sus niveles intermedios de productividad primaria (Iltis *et al*. 1991; Richerson 1991) y sostiene una importante pesca. Al sur se encuentra el lago Poopó, somero, altamente mineralizado y eutrófico con una elevada productividad primaria (Rocha 2002) y los grandes salares de Uyuni y Coipasa. Estos últimos, si bien no tienen biota acuática, mantienen extensos humedales costeros (Navarro y Maldonado 2002). El espejo de agua total de estos lagos suma aproximadamente 25 000 km^2 (Montes de Oca 2004). Lagos de menor superficie, a pesar de su pequeña extensión individual, pueden sumar espejos de agua importantes debido a su número. En Ecuador, por ejemplo, el conjunto de lagunas mayores a 25 ha representan casi 500 km^2 y en la cuenca del Altiplano Sur de Bolivia las lagunas saladas suman cerca de 2000 km^2 (Montes de Oca 2004). Las lagunas de origen glaciar son abundantes en el páramo y en la puna húmeda. Son relativamente profundas, oligotérmicas (adaptadas al frío) y frías polimícticas (sus aguas se pueden mezclar de arriba a abajo durante el periodo exento de hielo) (Aguilera *et al*. 2006). En cambio, en la puna xerofítica son más frecuentes los lagos someros salados de drástica estacionalidad (Navarro y Maldonado 2002; Castro 2007).

- **Sistemas fluviales:** La red hidrográfica andina incluye sistemas exorreicos cuyas aguas fluyen constantemente hacia fuera del sistema bajo casi cualquier tipo de circunstancia climática, drenando al Pacífico y al Atlántico. Estos incluyen las principales cabeceras del sistema amazónico. Existen también sistemas endorreicos (cerrados) de los cuales, el más grande es la cuenca altiplánica en los Andes Centrales. Los ambientes fluviales característicos son ríos de cabecera, alimentados por las aguas del deshielo de los glaciares, las precipitaciones, manantiales, lagunas y humedales. Son muy variables morfológicamente, desde torrentes de alta pendiente a cursos de poco gradiente con canales anastomosados en las planicies. El régimen hidrológico de los ríos endorreicos es a menudo altamente impredecible y casi no existen ríos de caudal importante, siendo la excepción el río Desaguadero en el Altiplano boliviano (Jacobsen 2008).

- **Otros humedales:** Las turberas, pantanos, vegas y bofedales son ambientes altoandinos característicos. Las vegas y bofedales de la puna son complejos humedales que albergan numerosas charcas y arroyos, permanentes o estacionales, de mineralización muy variable (Navarro y Maldonado 2002). Otros humedales abundantes son los manantiales geotermales, prácticamente desconocidos a nivel ecológico.

A menos de 3000 m, en el nivel montano, los lagos son menos numerosos, de marcada estacionalidad y con tendencia a una alta productividad primaria (Navarro y Maldonado 2002; Donato 2004). En cambio, son característicos los ríos de montaña con fases alternantes de rápidos, pozas y rabiones, alta velocidad de corriente y mínima presencia de macrófitas (Winemiller *et al*. 2008). Estos experimentan fuertes variaciones de temperatura durante el ciclo diurno (Lewis 2008) y su régimen hidrológico es a menudo de tipo efímero e impredecible, aún en las zonas andinas más húmedas (Boulton *et al*. 2008).

Patrones de Diversidad Acuática

La diversidad acuática en los Andes ha recibido menor atención que la terrestre por parte de la comunidad científica y conservacionista, lo que ha limitado la interpretación de patrones a escalas regionales. A nivel de América del Sur existen algunas propuestas biogeográficas que establecen regiones faunísticas de agua dulce (ej., Gery 1969; Ringuelet 1975) o ecoregiones de agua dulce (Abell *et al*. 2008) basadas en la ictiofauna. En ambos casos hay unidades exclusivamente andinas, pero en la mayoría, la zona andina está integrada a toda la cuenca.

En los Andes tropicales existen pocos esfuerzos de interpretación a escala regional, como el de Rumrich *et al*. (2000) para diatomeas andinas. A nivel de países, la mayoría de los trabajos se enfocan en grupos específicos, como por ejemplo algas en Colombia (Donato 2001), peces de los Andes colombianos (Maldonado-Ocampo *et al*. 2005), macroinvertebrados en Colombia (Roldán-Pérez 1988), peces en Perú (Ortega e Hidalgo 2008) y peces en Bolivia (Sarmiento y Barrera 1997). En Bolivia se cuenta con una sistematización preliminar de información integrada sobre algas, macrófitas, invertebrados y peces (Navarro y Maldonado 2002) en el marco de las hidroecorregiones de ese país.

Con el propósito de interpretar patrones preliminares de diversidad de la biota acuática en los Andes tropicales integrando todos los grupos de organismos, confeccionamos un mapa de las cuencas hidrográficas del noroeste de América del Sur con el método Pfafstetter en un segundo nivel (para mayores detalles ver por ejemplo Crespo *et al*. 2008): se delimitaron 15 cuencas que coinciden, al menos en parte, con los Andes tropicales (Figura 20.1, Cuadro 20.1). Asimismo, se definieron dos niveles altitudinales: el altoandino (por encima de los 3000 m) y el montano (entre 500 y 3000 m). Los nombres y límites de estos niveles fueron establecidos arbitrariamente por los autores ya que no fue posible compatibilizar los criterios utilizados en los diferentes países.

Los países con mayor extensión andina son Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, y el nivel altoandino tropical es más extenso en Perú y Bolivia (Figura 20.1). La superficie andina de cada cuenca se muestra en el Cuadro 20.1 y alcanza un total de más de 1.6 millones de km^2.

Bajo este marco geográfico, se reunieron antecedentes sobre la diversidad acuática, en términos del número de especies, endemismos y especies y comunidades características. Esta síntesis evidenció que la información disponible es escasa, y para todos los grupos de organismos, hay serios vacíos geográficos y limitaciones de resolución e incertidumbre taxonómica. Se pudo compilar datos para los cuatro países solamente sobre peces (Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia), de los otros grupos como algas, macrófitas e invertebrados solo fue posible identificar información aislada.

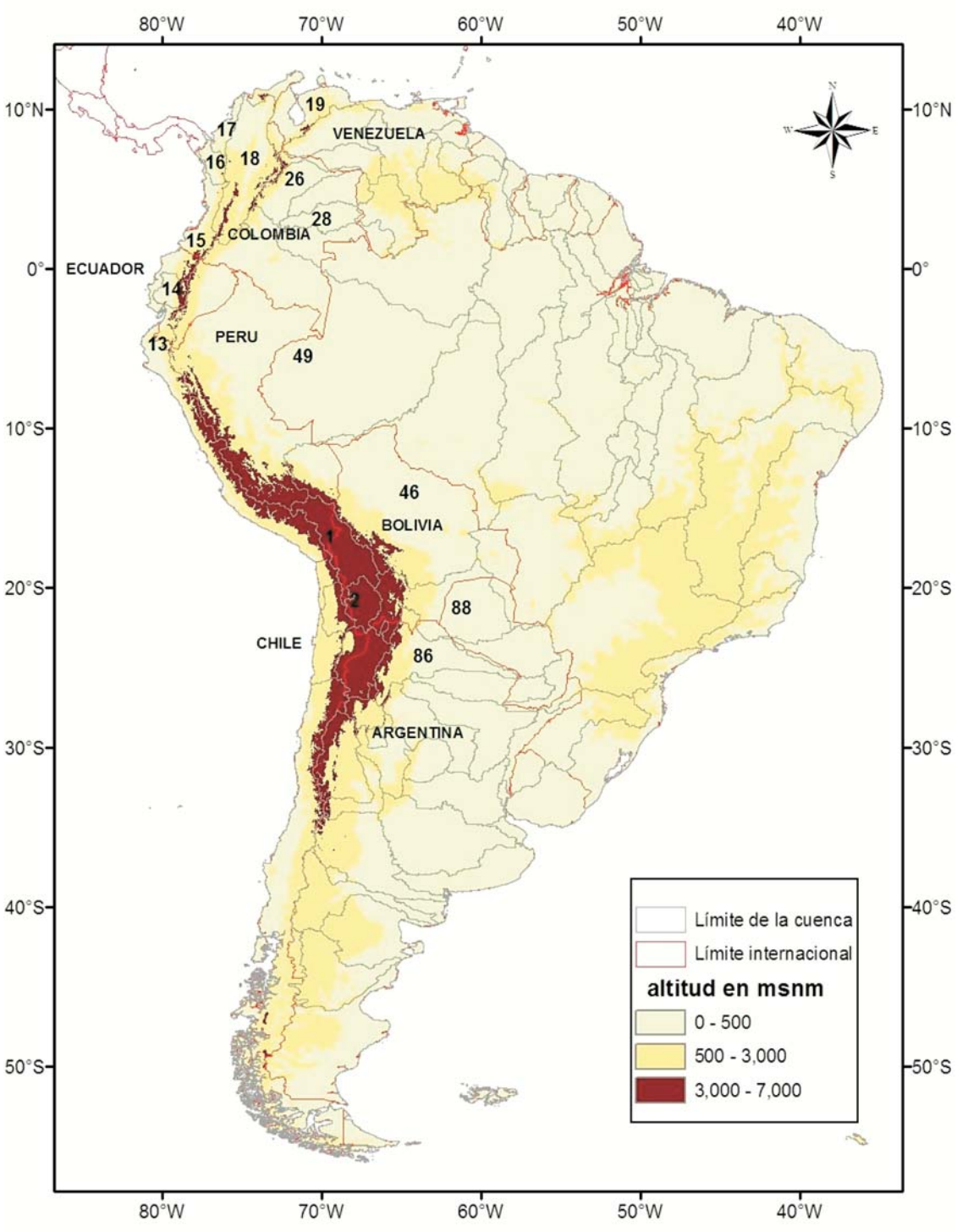


Figura 20.1. Cuencas de América del Sur que coinciden, al menos en parte, con los Andes tropicales. Mapa elaborado por el método de Pfafstetter a un segundo nivel de clasificación. Los nombres de las cuencas se especifican en el Cuadro 20.1. Mapa elaborado por A. Crespo.

Cuadro 20.1. Nombres de las cuencas que se muestran en la Figura 20.1, países con los que coinciden y superficie de la porción andina de cada cuenca.

N°	Nombre	Países (en orden decreciente de superficie de la cuenca)	Área andina km^2	Cuenca o vertiente principal
1	Titicaca	Bolivia, Perú, Chile	153 677	Endorreica
2	Altiplano Sur	Bolivia, Chile	57 120	Endorreica
13	Pacífico sur	Perú, Ecuador	259 758	Pacífico
14	Guayas	Ecuador	17 789	Pacífico
15	Pacífico norte	Colombia, Ecuador	57 324	Pacífico
16	Atrato	Colombia	10 924	Caribe
17	Sinú	Colombia	2985	Caribe
18	Magdalena-Cauca	Colombia	159 124	Caribe
19	Catatumbo	Colombia, Venezuela	66 341	Caribe
26	Drenaje del Orinoco	Colombia	24 170	Orinoco
28	Guaviare	Colombia	13 218	Orinoco
46	Madera	Bolivia, Perú	238 781	Amazonas
49	Alto Amazonas	Perú, Ecuador, Colombia	417 106	Amazonas
88	Pilcomayo	Bolivia	112 208	Plata
86	Bermejo	Bolivia, Argentina	91 468	Plata

Algas

La diversidad y composición de las comunidades de algas responde a la mineralización del agua. La riqueza es mayor en aguas poco mineralizadas, predominando Chlorophyta en los lagos y Zygophyceae en los bofedales, mientras que a mayor mineralización son dominantes Chromophyta y Cyanophyta en los lagos y Euglenophyceae en los bofedales (Navarro y Maldonado 2002; Acosta *et al*. 2003, Cadima *et al*. 2005, Goitia *et al*. 2007). La información sobre endemismos de algas para los Andes tropicales es muy escasa.

En Colombia, la mayoría de los trabajos sobre algas se ubican en la cuenca del río Magdalena, arriba de los 1500 m. Hasta el momento se han citado aproximadamente 1300 especies, que se distribuyen como muestra el Cuadro 20.2. En lagos altoandinos y generalmente oligotróficos (es decir, con una baja productividad primaria) se presentan más especies, en tanto que en niveles inferiores, donde estos ambientes son menos numerosos y principalmente mesotróficos, se registra menos diversidad. Para sistemas lóticos (ríos, arroyos, manantiales), el número de estudios, y por lo tanto de especies registradas, es más bajo. Algunos trabajos sugieren cambios altitudinales en la composición de diatomeas, debido a cambios en el pH y la turbidez del agua (Díaz y Rivera-Rondón 2004).

Donato (2001) reportó un patrón generado por diferencias geológicas en la estructura de las comunidades fitoplanctónicas: las floras ricas en Desmidiaceae son características de los lagos poco mineralizados de la Cordillera Central de Colombia, mientras que su riqueza de especies es

baja en los lagos de origen volcánico reciente de la Cordillera Oriental, presentando solamente especies de amplia distribución.

En Ecuador, la mayoría de los estudios sobre algas se han llevado a cabo en lagos, habiéndose citado aproximadamente 1500 especies de diatomeas, la mayoría de lagunas altoandinas (Steinitz-Kannan 1997; M. Steinitz-Kannan com. pers.). Sin embargo, los pocos estudios en ríos andino-amazónicos sugieren que la diversidad de diatomeas podría ser mayor en ellos que en las lagunas altoandinas (De Oliveira & Steinitz-Kannan 1993; Steinitz-Kannan 2000).

En Bolivia, la mayor riqueza de algas se encuentra en los numerosos lagos y bofedales altoandinos, particularmente en las cuencas del Titicaca y Madera (Cuadro 20.3). La menor diversidad en el Altiplano Sur y Pilcomayo podría relacionarse con el predominio de lagunas saladas, como es típico de los climas xéricos.

Plantas acuáticas (macrófitas)

En los ríos del páramo ecuatoriano la vegetación sumergida está compuesta por solo dos especies de géneros cosmopolitas (*Myriophyllum quitense* y *Potamogeton paramoanus*). La vegetación anfibia es más diversa, con géneros como *Callitriche*, *Ranunculus*, *Lilaea* e *Isoetes*. Este último es de notable interés por su gran riqueza de especies y endemismo, y porque además es indicador de aguas oligotróficas (Jacobsen y Terneus 2001).

En Bolivia, las macrófitas han sido bien estudiadas desde el punto de vista fitosociológico y ecológico, incluyéndose en la descripción de las series de vegetación de Bolivia (Navarro y Ferreira 2007). Sin embargo, la información disponible sobre patrones de riqueza específica es muy limitada (Cuadro 20.3). Los escasos antecedentes indican una mayor riqueza en ambientes lacustres, con géneros de amplia distribución como *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Chara*, *Ranunculus*, *Lilaeopsis* y *Lemna* (Navarro y Maldonado 2002). Al igual que en las algas, la diversidad y composición macrofítica responden al grado de mineralización del agua (De la Barra 2003).

Cuadro 20.2. Número de especies de algas, invertebrados zooplanctónicos y bentónicos (insectos acuáticos) registrados en Colombia por niveles altitudinales. Fuentes: Hurlbert *et al*. (1981), Koste y De Paggi (1982), Muñoz-Quesada (2004), Zúñiga *et al*. (2004), Gaviria y Aranguren (2007), Sala *et al*. (2008), H. Aristizábal datos no pub., S. Duque y M. Núñez datos no pub., C. Rivera datos no pub.

Altitud (m)	Algas en lagos	Algas en ríos	Invertebrados zooplancton	Invertebrados bentos
> 3000	450	80	48	10
2000-3000	684	55	57	54
1000-2000	90	103	52	128
500-1000	0	24	18	105

Cuadro 20.3. Número de especies de algas y macrófitas (plantas acuáticas) registradas en Bolivia, por cuencas y niveles altitudinales. Fuentes: Navarro y Maldonado (2002), Acosta *et al*. (2003), De la Barra (2003), Cadima *et al*. (2005), Goitia *et al*. (2007). * = no registrado en el respectivo nivel altitudinal o cuenca, ? = sin información.

	ALGAS			MACRÓFITAS				
	Lagos		Bofedales	Lagos		Ríos		Bofedales
Altitud (m)	**500-3000**	**>3000**	**>3000**	**500-3000**	**>3000**	**500-3000**	**>3000**	**>3000**
Titicaca								
Altiplano	*	259	144	*	20	*	?	?
Cordillera Oriental	*	177	?	*	22	*	?	?
Altiplano Sur								
Cordillera Occidental	*	65	126	*	1	*	?	8
Altiplano	*	?	?	*	5	*	5	?
Madera								
Beni	?	459	437	?	10	?	?	10
Ichilo-Chapare	?	?	?	29	?	?	?	?
Grande	154	381	437	31	21	?	?	10
Pilcomayo	?	154	?	?	3	?	?	?
Bermejo	?	*	*	?	*	?	*	*

Invertebrados planctónicos (zooplancton)

Al igual que en algas y macrófitas, muchos géneros y especies zooplanctónicos son cosmopolitas. La riqueza de especies registradas para Colombia no muestra una tendencia altitudinal clara (Cuadro 20.2), sin embargo, algunas familias muestran patrones regionales, como Centropagidae (Copepoda) que está restringida a los lagos altoandinos, mientras que Diaptomidae generalmente habita lagos y ríos desde altitudes medias a bajas (Gaviria y Aranguren 2007).

En Bolivia, los lagos altoandinos y bofedales, particularmente en las cuencas del Titicaca y Madera, concentran un mayor número de especies que las cuencas del Altiplano Sur y el Pilcomayo (Cuadro 20.4). En todos ellos, el zooplancton se distingue por la dominancia de *Boeckella* (Copepoda), género característico de la zona altoandina.

La composición y diversidad de las comunidades de zooplancton está inversamente relacionada con la mineralización del agua. En los lagos de aguas poco mineralizadas, los rotíferos y cladóceros (pulgas de agua) son diversos; a medida que aumenta la mineralización, los cladóceros desaparecen primero y luego los copépodos (Navarro y Maldonado 2002; Acosta *et al*. 2003). En los bofedales se presenta un patrón similar (Coronel *et al*. 2007; Goitia *et al*. 2007). Antecedentes aislados para lagos altoandinos de Perú, mencionan un patrón similar en el que la mineralización del agua y la presencia de peces controlan la diversidad y composición zooplanctónica. En los lagos sin peces dominan *Boeckella* y *Daphnia*, en los mineralizados están ausentes los cladóceros, y en los lagos con peces predominan cladóceros de pequeño tamaño (Hurlbert 1986).

Cuadro 20.4. Número de especies de invertebrados en el zooplancton y de familias y especies (entre paréntesis) en el bentos en Bolivia, por cuencas y niveles altitudinales. Fuentes: Navarro y Maldonado (2002), Acosta *et al*. (2003), Maldonado y Goitia (2003), Coronel *et al*. (2007), Goitia *et al*. (2007), E. Goitia datos no publicados. * = no registrada en el respectivo nivel altitudinal o cuenca, ? = sin información, (+) no incluye rotíferos.

	INVERTEBRADOS ZOOPLANCTON			INVERTEBRADOS BENTOS				
	Lagos		Bofedales	Lagos		Ríos		Bofedales
Altitud (m)	**500-3000**	**>3000**	**>3000**	**500-3000**	**>3000**	**500-3000**	**>3000**	**>3000**
Titicaca								
Altiplano	*	46	?	*	35 (99)	*	12	?
Cordillera Oriental	*	71	?	*	39	*	20	?
Altiplano Sur								
Cordillera Occidental	*	22	32	*	19	*	18	20 (34)
Altiplano	*	?	?	*	?	*	?	?
Madera								
Beni	?	45	55	?	20	46	20	26 (37)
Ichilo-Chapare	?	?	?	?	?	29	17	?
Grande	46	85	55	21 (36)	20	24	22	26 (37)
Pilcomayo	?	11 (+)	?	?	12	25 (49)	?	?
Bermejo	?	*	*	?	*	25 (79)	*	*

Macroinvertebrados bentónicos

Aunque los conocimientos generales sobre este grupo son buenos a nivel de familia, es el grupo menos conocido a nivel de especie, principalmente porque la identificación de especies tropicales requiere de especialistas, ya que pocos taxones han sido objeto de revisiones detalladas (Jacobsen *et al*. 2008). Como rasgo general en los ríos andinos, el patrón de disminución de la diversidad con la altitud es menos claro en macroinvertebrados que en otros grupos, como por ejemplo los peces (Jacobsen 2008).

En los ríos del páramo ecuatoriano, Planariidae (Turbellaria), Oligochaeta, Hyalellidae (Amphipoda), Baetidae (Ephemeroptera), Hydroptilidae, Limnephilidae (Trichoptera), Chironomidae, Simuliidae (Diptera) y Elmidae (Coleoptera) son grupos dominantes (Jacobsen 2008). En general, la diversidad disminuye a mayor altitud para todos los órdenes, debido especialmente a Hemiptera y Odonata, que están ausentes en el nivel altoandino (Encalada 1997) a pesar de ser muy diversos en las tierras bajas (Jacobsen 2004). Sin embargo, hay importantes familias restringidas al nivel altoandino como Gripopterygidae (Plecoptera), Anomalosychidae y Limnephilidae (ambas Trichoptera).

En Colombia, los órdenes Hemiptera, Ephemeroptera y Trichoptera son conocidos especialmente en ríos del nivel montano de la cuenca Magdalena-Cauca. El Cuadro 20.2 muestra la variación en la riqueza de especies de insectos acuáticos, que es mayor en el nivel montano, en particular

Hemiptera que cuenta con muchos registros por debajo los 1500 m (Aristizábal 2002). Trichoptera y Ephemeroptera son también grupos diversos en los Andes colombianos (Muñoz-Quesada 2004; Zúñiga *et al*. 2004).

En Bolivia (Cuadro 20.4), Chironomidae, Baetidae y Elmidae predominan en los ríos altoandinos, y Amphipoda, Conchostraca y Anostraca están restringidos a este nivel altitudinal. En el nivel montano aparecen familias con contribuciones importantes como Leptophlebiidae, Leptohyphidae, Simuliidae, Culicidae e Hydrophilidae, mientras que Caenidae, Coenagrionidae, Naucoridae y Corydalidae solo están presentes en los niveles inferiores (Maldonado *et al*. 2007). La composición de macroinvertebrados bentónicos en el nivel altoandino también se ve afectada por la salinidad. Los moluscos, ostrácodos y anfípodos son abundantes en los lagos poco mineralizados y no se encuentran en los muy mineralizados, donde persisten mayormente los dípteros y las especies de *Artemia* (Navarro y Maldonado 2002). En los bofedales son abundantes los quironómidos, oligoquetos, gastrópodos, coríxidos y anfípodos, pero a medida que aumenta la mineralización del agua, la diversidad de estos insectos acuáticos disminuye notoriamente (Coronel *et al*. 2007; Goitia *et al*. 2007).

Peces

Actualmente, debido a las limitaciones taxonómicas y los vacíos de conocimiento a nivel geográfico, es difícil estimar el número total de especies de peces en los Andes tropicales. La mayor riqueza registrada corresponde a Colombia (220), seguido de Bolivia (162), Perú (125) y Ecuador (92).

El Cuadro 20.5 muestra la composición de familias y géneros para los cuatro países examinados en los niveles altoandino y montano intermedio. En Colombia y Ecuador la diversidad es muy baja en estos niveles y se caracteriza por la presencia de Trichomycteridae, Astroblepidae y Characidae. En Perú y Bolivia es mucho mayor, siendo *Orestias* el género característico.

Entre los géneros, *Astroblepus* es muy rico en especies en Ecuador y Perú, pero parece ser menos diverso en la cuenca del Madera, donde el límite sur de su distribución está formado por la cuenca Ichilo-Chapare del centro de Bolivia. El género *Grundulus* está presente solo en Colombia y Ecuador y *Chaetostoma* está distribuido desde Colombia hasta Perú. El género *Trichomycterus* destaca por su diversificación a lo largo de todos los Andes tropicales y por ser el único distribuido en todo el gradiente altitudinal.

En Colombia, el 70% de las especies registradas se presenta en la cuenca Magdalena-Cauca y el 37% son endémicas del país. La riqueza de especies es mayor entre los 500-1100 m, donde se encuentra el 94% de las especies, y disminuye drásticamente por encima de los 2000 m. Solo una especie de *Trichomycterus* se encuentra arriba de los 3300 m (Cuadros 20.5 y 20.6). El 98% del total de las especies se encuentra en los ríos y solo un 2% en los lagos y humedales altoandinos (datos de Maldonado, no publicados).

En Ecuador (Cuadro 20.7), el 45% de las 92 especies registradas es endémico del país. La cuenca con más diversidad es la del Alto Amazonas (ríos Napo, Pastaza, Morona), en tanto que las cuencas que drenan al Pacífico (Esmeraldas, Guayas) tienen menos riqueza de especies pero mayores niveles de endemismo, con más del 50% de especies endémicas (Vélez-Espino 2004; Román-Valencia *et al*. 2005; J. F. Rivadeneira y J. Valdiviezo com. pers.). La mayor riqueza se encuentra por debajo de los 1100 m y disminuye notoriamente con la altitud. Entre los 2200 y 3300 m solo se han registrado bagres del género *Astroblepus* y por encima de los 3300 m solo se conoce una especie de *Grundulus* (Cuadro 20.5).

Cuadro 20.5. Composición de familias y géneros de peces en los niveles altoandino y montano intermedio en los cuatro países de los Andes tropicales (número de especies entre paréntesis).

COLOMBIA	**2200-3300 m**		**>3300 m**	
	Characidae	*Grundulus* (2)	Trichomycteridae	*Trichomycterus* (1)
	Trichomycteridae	*Eremophilus* (1)		
		Rhizosomichthys (1)		
		Trichomycterus (1)		
ECUADOR	**2200-3300 m**		**>3300 m**	
	Astroblepidae	*Astroblepus* (16)	Characidae	*Grundulus* (1)
PERÚ	**2000-3000 m**		**>3500 m**	
	Characidae	*Acrobrycon*	Trichomycteridae	*Trichomycterus* (4)
		Ceratobranchia	Cyprinondontidae	*Orestias* (38)
		Creagrutus	Astroblepidae	*Astroblepus* (3)
	Astroblepidae	*Astroblepus*		
	Loricariidae	*Chaetostoma*		
	Trichomycteridae	*Trichomycterus*		
	Cyprinondontidae	*Orestias*		
	Atherinopsidae	*Basilichthys*		
BOLIVIA	**1500-3000 m**		**>3000 m**	
	Characidae	*Hemibrycon* (1)	Trichomycteridae	*Trichomycterus* (6)
		Astyanax (1)	Cyprinondontidae	*Orestias* (24)
		Knodus (1)		
		Oligosarcus (2)		
	Astroblepidae	*Astroblepus* (1)		
	Loricariidae	*Ancistrus* (1)		
		Hypostomus (2)		
	Trichomycteridae	*Trichomycterus* (16)		
	Heptapteridae	*Cetopsorhamdia* (1)		
		Rhamdia (1)		
	Callichthyidae	*Callichthys* (1)		
	Cyprinondontidae	*Orestias* (1)		
	Prochilodontidae	*Prochilodus* (1)		

En Perú, los lagos poseen muy baja diversidad ictícola, inclusive hay lagos que no tienen peces, a excepción del lago Titicaca, con alta riqueza de especies y elevado endemismo (95%) debido al género *Orestias* (Cuadros 20.5 y 20.8). Entre los ríos peruanos, el Alto Amazonas (Alto Marañón y Alto Ucayali) presenta mayor diversidad y alrededor del 30% de sus especies son endémicas de Perú. Ortega (1992) y Ortega e Hidalgo (2008) indican que en altitudes superiores a los 1000 m se han registrado más de 80 especies de Characidae, Trychomycteridae y Astroblepidae.

Cuadro 20.6. Número de especies de peces registradas en Colombia, por cuencas y niveles altitudinales.

Altitud (m)	500-1100	1100-2200	2200-3300	>3300	Total	Total Endémicas
N° de especies	208	59	5	1	220	82
N° de especies endémicas	71	21	5	1		

Cuencas	Magdalena Cauca	Atrato Sinú	Pacífico Norte	Catatumbo	Drenaje Orinoco Guaviare	Alto Amazonas
N° de especies	155	45	47	12	32	24
N° de especies endémicas	66	4	2	0	3	7

Cuadro 20.7. Número de especies de peces registradas en Ecuador, por cuencas y niveles altitudinales.

Altitud (m)	500-1100	1100-2200	2200-3300	>3300
Pacífico Norte	29	7	6	1
Especies endémicas	18	7	6	1
Pacífico Sur	12	5	5	0
Especies endémicas	7	5	5	0
Guayas	18	5	5	0
Especies endémicas	10	5	5	0
Alto Amazonas	49	8	4	0
Especies endémicas	19	8	4	0

Cuadro 20.8. Número de especies de peces registradas en Perú, por cuencas y niveles altitudinales. Fuentes: Ortega *et al*. (2007), Ortega e Hidalgo (2008). ? = sin información.

	Lagos		Ríos	
Altitud (m)	**600-3000**	**≥3500**	**600-3000**	**>3500**
Pacífico Sur	?	?	?	?
Especies endémicas	?	?	?	?
Alto Amazonas				
Alto Marañón	3	0	75	9
Especies endémicas	2	0	26	6
Alto Ucayali	3	0	95	10
Especies endémicas	2	0	30	8
Madera	0	0	60	8
Especies endémicas	0	0	12	6
Titicaca	*	39	*	?
Especies endémicas	*	37	*	?

En los lagos y bofedales altoandinos en Bolivia, exceptuando el lago Titicaca (véase más arriba en la sección sobre Perú), la diversidad de peces es muy baja: solo se han registrado dos especies (*Orestias agassi* y *Trichomycterus* aff. *rivulatus*). En el nivel montano, la ictiofauna lacustre es muy poco conocida y parece poco diversa (Cuadros 20.5 y 20.9). En los ríos bolivianos, la diversidad se concentra debajo de los 1500 m (111 especies). Entre los 1500-3000 m se han registrado 30 especies, mientras que por encima de los 3000 m solo se conoce la existencia de nueve especies. Entre las cuencas, la del Madera es la de mayor diversidad (Cuadro 20.9). Exceptuando al lago Titicaca, pocas especies de peces son endémicas de Bolivia.

Cuadro 20.9. Número de especies de peces registradas en Bolivia, por cuencas y niveles altitudinales. Fuentes: Pearson (1924), Fowler (1940), Durand (1968), Lauzanne *et al*. (1991), Sarmiento y Barrera (1997, 2004), Fernández y Miranda (2007), F. Carvajal-Vallejos, M. Maldonado, M. Arraya, E. de la Barra y J. Zubieta (datos no publicados). * =no registrado en la respectiva cuenca o nivel altitudinal, ? = sin información.

	Lagos			Ríos			Bofedales	Total	Total Endémicas
Altitud (m)	**500-1500**	**1500-3000**	**>3000**	**500-1500**	**1500-3000**	**>3000**	**>3000**		
Titicaca	*	*	25	*	*	3	2	28	23
Especies endémicas			23			?	0		
Altiplano Sur	*	*	2	*	*	3	2	3	1
Especies endémicas			1			1	0		
Madera								112	2
Beni	?	?	?	57	7	2	?	61	?
Especies endémicas	?	?	?	?	?	?	?		
Ichilo-Chapare	?	?	?	13	2	1	?	16	?
Especies endémicas	?	?	?	?	?	?	?		
Grande	?	4	1	41	16	2	?	46	2
Especies endémicas	?	1	1		2	?	?		
Pilcomayo	?	?	?	10	8	3	1	18	1
Especies endémicas	?	?	?	1	?	?	0		
Bermejo	?	?	*	28	8	*	*	29	0
Especies endémicas	?	?		0	0				

Resumen de los Patrones de Diversidad

Como síntesis de la información presentada sobre los patrones de diversidad acuática en los Andes tropicales, puede comentarse lo siguiente:

- En general, se acepta que en los sistemas montañosos tropicales los patrones altitudinales prevalecen sobre los latitudinales, siendo muy evidentes para algunos grupos como los peces (Winemiller *et al*. 2008) pero menos para otros como los invertebrados (Jacobsen 2008). Sin embargo, a pesar de que estos patrones han sido identificados, aún son poco conocidos.

- Los datos presentados corroboran para los peces el patrón de menor diversidad a mayor altura; para algas y macrófitas aparentemente hay mayor diversidad en el nivel altoandino (arriba de los 3000 m), quizás debido al gran número de ambientes lénticos que los favorecen. Sin embargo, para las algas este hecho puede ser engañoso debido a la mayor cantidad de estudios en lagos altoandinos en comparación a los ríos. Para los invertebrados del plancton y bentos no se observan patrones altitudinales claros.

- Los dos principales niveles altitudinales reconocidos pueden diferenciarse por una identidad propia: el nivel altoandino (arriba de los 3000 m), de condiciones climáticas extremas, resalta como un paisaje lacustre por excelencia que favorece una alta diversidad acuática, con una flora y fauna características. Por otra parte, el nivel montano (500-3000 m) es un paisaje predominantemente fluvial caracterizado por su gran diversidad de peces y probablemente, de algas y macroinvertebrados bentónicos.

- En términos de riqueza de especies, son notorias las cuencas Magdalena – Cauca, Madera y Alto Amazonas. No obstante, por su singularidad ecológica y biogeográfica, se destacan las pequeñas cuencas que drenan al Pacífico y al Caribe, y las cuencas del Altiplano de Perú y Bolivia.

- Aunque la definición del número de especies endémicas o de los niveles de endemismo es problemática debido a los actuales vacíos de conocimiento regional, es evidente un elevado endemismo entre los peces. Se podría estimar de manera preliminar que entre el 35 y el 40% de los peces andinos son endémicos, incluyendo casi todas las especies altoandinas. Para algas, macrófitas e invertebrados, el nivel de endemismo a nivel genérico es bajo, aunque a nivel de especie esta apreciación podría cambiar a medida que se dispone de mayor información.

Factores Determinantes de los Patrones de Diversidad

La diversidad es el resultado de una compleja amalgama de procesos que interactúan a una variedad de escalas espaciales y temporales. El hábitat determina en primera instancia qué especies pueden vivir en un lugar determinado, pero cuántas especies pueden cohabitar depende de una amplia gama de factores adicionales (Gaston y Blackburn 2000). Para facilitar la comprensión de estos factores en los ambientes acuáticos se recurre al concepto de los filtros biológicos, que actúan desde una escala histórica (filtros zoogeográficos), hasta escalas regionales (filtros hidrogeográficos) y locales (filtros abióticos y bióticos locales) (Pouilly *et al*. 2004).

En los ambientes acuáticos, los factores causales de los patrones de diversidad observados han sido ampliamente estudiados en los peces, aunque estos estudios se han centrado principalmente en factores y procesos a escala local como los factores físicos, la diversidad del hábitat y las interacciones bióticas. A escala regional, la riqueza de especies y la composición de las comunidades se han asociado a factores que incluyen, entre otros, el área superficial de la cuenca, la disponibilidad energética, la historia evolutiva, el clima y la riqueza regional de especies (Jackson y Harvey 1989; Oberdorff *et al*. 1995; Oberdorff *et al*. 2001; Walters *et al*. 2003; Currie *et al*. 2004; Tales *et al*. 2004; Pont *et al*. 2005).

Si bien en general se acepta que la diversidad es alta en los trópicos, las causas de este patrón siguen sin explicación para los ecosistemas de agua dulce. Además de la escasez de listas de especies, la interpretación de la información se ve oscurecida porque estas comunidades son el resultado mixto de diferentes historias evolutivas (Boulton *et al*. 2008).

En los Andes tropicales muy pocos estudios se han centrado en examinar el papel que desempeñan los factores locales en la determinación de la riqueza de especies. Algunos ejemplos son los estudios sobre macroinvertebrados y macrófitas en los ríos de Ecuador (Jacobsen y Encalada 1998; Jacobsen y Terneus 2001) y sobre algas, zooplancton y macrófitas en Bolivia (Acosta *et al*. 2003; De La Barra 2003; Aguilera *et al*. 2007; Coronel *et al*. 2007). Aún no se conocen estudios sobre los factores regionales de los Andes tropicales.

En base a estos antecedentes, se pueden identificar los siguientes vacíos de conocimiento y prioridades para futuros estudios:

- Inventarios de peces y macroinvertebrados en lagos y otros humedales como bofedales y turberas, de algas en ríos y otros humedales, de macrófitas en general.
- Estudios y revisiones taxonómicas a nivel de especie en macroinvertebrados.
- Mejorar la cobertura geográfica de las investigaciones, ya que casi todas las cuencas han sido poco estudiadas. Las menos conocidas son las que desembocan al Pacífico. Las cuencas Magdalena-Cauca, Alto Amazonas y Madera cuentan con más información que el resto, pero todavía es insuficiente.

- Determinar endemismos en algas, macrófitas e invertebrados, y en peces en Bolivia.
- Determinar especies y comunidades características e indicadoras.
- Determinar explicaciones causales de los patrones a nivel local y regional.
- Hacer la información disponible *on-line*, gran parte de la información existente en este momento solo es accesible a través de especialistas.

La Diversidad Acuática Andina Frente al Cambio Climático

Los ecosistemas de agua dulce son particularmente vulnerables al cambio climático ya que los cambios en los procesos hidrológicos se combinarán con otras presiones como el crecimiento poblacional, los cambios en el uso del suelo, el aumento de la demanda de agua y la contaminación de esta (Kundzewicz *et al.* 2008). Los efectos sobre los ecosistemas acuáticos serán diversos, desde la distribución espacial de los ambientes, la geomorfología fluvial, los *inputs* de los ecosistemas terrestres hacia los acuáticos, las zonas riparias y las llanuras de inundación, la renovación de agua e *inputs* químicos en los lagos, el metabolismo del ecosistema, etc. (Carpenter *et al*. 2009). Todos estos aspectos afectarán la abundancia y distribución de las especies. Como se ha demostrado últimamente, un pequeño cambio en el número de especies puede tener consecuencias en la estructura de la comunidad y los procesos ecosistémicos (interacciones tróficas, productividad, ciclaje de nutrientes, transferencia de energía, etc.) (Emmerson *et al*. 2005).

El aumento previsto de temperatura podría afectar a los ecosistemas de agua dulce a diferentes niveles, desde la fisiología y fenología de los organismos hasta la distribución geográfica de las especies y la estructura de las comunidades. En particular para ecosistemas acuáticos, se espera que ocurran cambios sustanciales en los regímenes térmicos e hidrológicos, especialmente en zonas semiáridas y áridas, ocasionando extinción local de especies por estrés fisiológico o vía interacciones con otras especies. Los lagos someros parecen particularmente sensibles al cambio climático (Meerhof 2006).

Si bien estos cambios son previsibles, hasta ahora se conoce muy poco sobre los efectos específicos que pueden tener en los ecosistemas acuáticos. Algunos estudios han explorado posibles respuestas bajo escenarios de cambio climático. En Europa, por ejemplo, se pronostica que las especies de peces de agua fría (como las de las cabeceras de los ríos) disminuirán debido al calentamiento de los cuerpos de agua, mientras que se espera que las especies de aguas templadas y cálidas expandan sus rangos de distribución (Buisson *et al*. 2008). Esto afectará a la diversidad de especies y rasgos biológicos, así como a la composición de especies; se espera que esta sufra más modificaciones en los cursos altos y medios que en los cursos bajos de los ríos (Buisson *et al*. 2008; Buisson y Grenouillet 2009). Se han realizado pronósticos similares para otros grupos como el fitoplancton, el zooplancton y los macroinvertebrados. Vadadi-Fülop *et al*. (2008), por ejemplo, indicaron que podrían darse cambios en la abundancia y ciclos de vida anuales bajo escenarios de aumentos drásticos de temperatura.

Si bien la temperatura es uno de los principales factores a tener en cuenta al pronosticar el cambio climático, la radiación UV está recibiendo cada vez más atención (Williamson y Rose 2009) por sus significativos efectos sobre los organismos acuáticos y por los cambios que podría ocasionar en todos los niveles del funcionamiento ecológico. Afecta a la estructura de las comunidades fitoplanctónicas, a los procesos de crecimiento y desarrollo y a varias respuestas fisiológicas de los organismos (Häder *et al*. 2007). Los lagos de aguas claras podrían ser particularmente sensibles a los cambios en la radiación UV (Häder *et al*. 2007; Williamson y Rose 2009).

A pesar de los riesgos que enfrentan, los ambientes de agua dulce han sido descuidados en cuanto a planes de adaptación y mitigación del cambio global. Los sistemas de agua dulce son fundamentales para la sostenibilidad de los ecosistemas y la sociedad y están fuertemente acoplados al clima y al uso del suelo (Kundzewicz *et al*. 2008). Aunque la mayor parte de la investigación en ecología acuática es relevante en este aspecto, pocos estudios se centran explícitamente en las consecuencias del cambio global en los ecosistemas acuáticos. Los ecólogos especialistas en agua dulce y los climatólogos deben reajustar sus investigaciones para construir una agenda común. Deben consolidar el trabajo a escala de paisaje y cuencas de drenaje, superando las fronteras que separan la hidrología, la ecología de humedales y ríos y la limnología. Para ello es imprescindible generar modelos climáticos a mesoescalas (Carpenter *et al*. 2009).

Los ecosistemas acuáticos más vulnerables de los Andes tropicales son probablemente los altoandinos, que podrían servir como indicadores altamente sensibles frente al cambio climático. Al alterarse los patrones de distribución altitudinal de las especies, los límites inferiores de los organismos adaptados a las bajas temperaturas podrían trasladarse cientos de metros hacia arriba. El incremento de la temperatura y los cambios en el régimen hidrológico de los ríos causados por los cambios en la precipitación y el retroceso de los glaciares afectarán los procesos clave y las características del hábitat, los ciclos de vida, los ensamblajes de comunidades, el procesamiento de la materia orgánica y la producción primaria (Jacobsen 2008).

Consideramos que una estrategia básica para desarrollar el conocimiento mínimo necesario para hacer frente a los efectos del cambio climático en los ecosistemas acuáticos de los Andes debería incluir:

- Recopilación y documentación analítica integrada de la información existente sobre flora y fauna acuáticas, que deberían centrarse en bases de datos de referencia *on-line* sobre presencia y distribución de las especies.
- Revisiones taxonómicas de grupos importantes por su diversidad, endemismo o su condición de indicadores.
- Investigación de los factores locales y regionales de control de la diversidad.
- Evaluación de los riesgos y la vulnerabilidad de la biodiversidad acuática de los Andes frente al cambio climático.
- Un análisis regional de áreas prioritarias para la conservación que podrían ser resilientes al cambio climático.

Agradecimientos

Agradecemos a Santiago Duque, Marcela Núñez y Hernán Aristizábal en Colombia, Christian Martínez y Antonio Torres en Ecuador, Edgar Goitia, Mariana Arraya, Evans de la Barra y José Zubieta en Bolivia.

Literatura Citada

Abell, R., M. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. Contreras, W. Bussing, M. Stiassny, P. Skelton, G. Allen, P. Unmak, A. Naseka, R. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. Higgins, T. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. López, R. Ries, J. Lundberg, M. Sabaj Pérez y P. Petra. 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58:403-414.

Acosta, F., M. Cadima y M. Maldonado. 2003. Patrones espaciales de la comunidad planctónica lacustre en un gradiente geofísico y bioclimático de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 13:31-53.

Aguilera, X., S. Declerck y L. De Meester. 2007. Zooplancton en lagunas tropicales de la cordillera de los Andes: diversidad taxonómica y relación con factores ambientales. Pp. 1053-1058 en *Memorias del Congreso Internacional sobre Desarrollo, Medio Ambiente y Recursos Naturales, Vol. II*, editado por J. Feyen, L. F. Aguirre y M. Moraes. Cochabamba: Universidad Mayor de San Simón.

Aguilera, X., S. Declerck, L. De Meester, M. Maldonado y F. Ollevier. 2006. Tropical high-Andes lakes: a limnological survey and an assessment of exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Limnologica* 36:258-268.

Arévalo, R. 2005. Perú. Pp. 33-40 en *Turberas altoandinas, espacios frágiles de vida y cultura*, editado por X. Izurieta. Quito: Global Peatland Iniciative, Netherlands Committee for IUCN, ECOPAR, and Grupo Páramo.

Aristizábal, H. 2002. *Los hemípteros de la película superficial del agua en Colombia. Parte 1. Familia Gerridae*. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y Editora Guadalupe. 239 pp.

Boulton, A., L. Boyero, A. P. Covich, M. Dobson, S. Lake y R. Pearson. 2008. Are tropical streams ecologically different from temperate streams? Pp. 257-284 en *Tropical stream ecology*, editado por D. Dudgeon. Amsterdam: Elsevier – Academic Press.

Buisson, L. y G. Grenouillet. 2009. Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distributions* 15:613-626.

Buisson, L., W. Thuiller, S. Lek, P. Lim y G. Grenouillet. 2008. Climate change hastens the turnover of fish stream assemblages. *Global Change Biology* 14:2232-2248.

Cadima, M., E. Fernández y L. López. 2005. *Algas de Bolivia con énfasis en el fitoplancton*. Santa Cruz de la Sierra: Editorial Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño.

Carpenter, S. R., S. G. Fisher, N. B. Grimm y J. F. Kitchell. 1992. Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:119-139.

Castro, M. 2007. Humedales de la puna del norte de Chile. Pp. 15-46 en *Gestión sostenible de humedales*, editado por M. Castro y L. Fernández. Santiago de Chile: Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo y Universidad de Chile.

Coronel, J., S. Declerck y L. Brendonck. 2007. High-Andes peatland temporary pools house a high cladoceran and macroinvertebrate diversity. *Wetlands* 27:1166-1174.

Crespo, A., P. van Damme y M. Zapata. 2008. Clasificación de cuencas de Bolivia según la metodología de Pfafstetter. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 22:69-76.

Currie, D. J., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, R. Field, J.-F. Guégan, B. A. Hawkins, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien y J. R. G. Turner. 2004. Predictions and tests of climate based hypothesis of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121-1134.

De la Barra, N. 2003. Clasificación ecológica de la vegetación acuática en ambientes lacustres de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 13:65-93.

De Oliveira, P. y M. Steinitz-Kannan. 1993. The diatom flora (Bacillariophyceae) of the Cuyabeno Faunistic Reserve, Ecuadorian Amazonia. *Nova-Hedwigia* 54:515-552.

Díaz, C. y C. Rivera-Rondón. 2004. Diatomeas de pequeños ríos andinos y su utilización como indicadoras de condiciones ambientales. *Caldasia* 26:381-394.

Donato, J. 2001. *Fitoplancton de los lagos andinos del norte de Sudamérica (Colombia). Composición física y factores de distribución*. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y Editora Guadalupe. 232 pp.

Donato, J. 2004. Consideraciones generales sobre el estado de los ambientes acuáticos de agua dulce en Colombia. Pp. 226-236 en *Humedales de Iberoamérica*, editado por J. J. Neiff. La Habana: Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.

Durand, J. 1968. Etude des poissons récoltés dans la grotte de Umajalanta (Bolivie), *Trichomycterus chaberti* sp. n. *Annales de Spéléologie* 23:343-353.

Emmerson, M., M. Bezemmer, M. D. Hunter y T. H. Jones. 2005. Global change alters the stability of food webs. *Global Change Biology* 11:490-501.

Encalada, A. 1997. *Diversidad y abundancia de macroinvertebrados en relación a factores físico-químicos y de fuentes de alimento en dos tipos de ríos de los páramos del Ecuador*. Tesis de licenciatura. Quito: Pontifica Universidad Católica del Ecuador.

Fernández, L. y G. Miranda. 2007. A catfish of the genus *Trichomycterus* from a thermal stream in southern South America (Teleostei: Siluriformes, Trichomycteridae) with comments on relationships within the genus. *Journal of Fish Biology* 71:1303-1316.

Flachier, A. 2005. Ecuador. Pp. 25-32 en *Turberas altoandinas, espacios frágiles de vida y cultura*, editado por X. Izurieta. Quito: Global Peatland Iniciative, Netherlands Committee for IUCN, ECOPAR, and Grupo Páramo.

Fowler, H. W. 1940. Zoological results of the second Bolivian expedition for the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1936-1937. Part I. The fishes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 92:43-103.

Gaston, K. J. y T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Oxford: Blackwell.

Gaviria, S. y N. Aranguren. 2007. Especies de vida libre de la subclase Copepoda (Arthropoda, Crustacea) en aguas continentales de Colombia. *Biota Colombiana* 8:53-68.

Gery, J. 1969. The freshwater fishes of South America. Pp. 828-848 en *Biogeography and ecology in South America, vol. 2*, editado por E. J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe y H. Sioli. The Hague: Junk.

Goitia, E., M. Maldonado, F. Acosta, N. de la Barra, M. Cadima, J. Corone y A. Salvatierra. 2007. Tipificación de humedales altoandinos de Bolivia: biocenosis acuática de los bofedales. Pp. 1125-1129 en *Memorias del Congreso Internacional sobre Desarrollo, Medio Ambiente y Recursos Naturales, Vol. II*, editado por J. Feyen, L. F. Aguirre y M. Moraes. Cochabamba: Universidad Mayor de San Simón.

Häder, D. P., H. D. Kumar, R. C. Smith y R. C. Worrest. 2007. Effects on aquatic ecosystems. *Journal of Photochemistry and Photobiology* 46:53-68.

Hurlbert, S. H., W. Loayza y T. Moreno 1986. Fish-flamingo-plankton interactions in the Peruvian Andes. *Limnology and Oceanography* 31:457-468.

Hurlbert, S. H., G. Rodríguez y N. Dies Dos Santos (eds). 1981. *Aquatic biota of tropical South America, part I, Arthropoda*. San Diego: San Diego State University.

Iltis, A., J. P. Carmouze y J. Lemoalle. 1991. Características físico-químicas del agua. Pp. 107-113 en *El lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual*, editado por C. Dejoux y A. Iltis. La Paz: ORSTOM-HISBOL.

Izurieta, X. 2007. Estrategia de humedales altoandinos. Pp. 173-183 en *Gestión sostenible de humedales*, editado por M. Castro y L. Fernández. Santiago de Chile: Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo y Universidad de Chile.

Jackson, D. A. y H. H. Harvey. 1989. Biogeographic associations in fish assemblages: local vs. regional processes. *Ecology* 70:1472-1484.

Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology* 49:1293-1305.

Jacobsen, D. 2008. Tropical high-altitude streams. Pp. 219-256 en *Tropical stream ecology*, editado por D. Dudgeon. Amsterdam: Elsevier – Academic Press.

Jacobsen, D., C. Cressa, J. M. Mathooko y D. Dudgeon. 2008. Macroinvertebrates: composition, life histories and production. Pp. 65-105 en *Tropical stream ecology*, editado por D. Dudgeon. Amsterdam: Elsevier – Academic Press.

Jacobsen, D. y A. Encalada. 1998. The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Archiv für Hydrobiologie* 142:53-70.

Jacobsen, D. y E. Terneus. 2001. Aquatic macrophytes in cool aseasonal and seasonal streams: a comparison between Ecuadorian highland and Danish lowland streams. *Aquatic Botany* 71:281-295.

Koste, W. y J. De Paggi. 1982. Rotifera of the superorder Monogonta recorded from Neotropis. *Gewässer und Abwasser* 68-69:71-102.

Kundzewicz, Z. W., L. J. Mata, N. W. Arnell, P. Döll, B. Jiménez, K. Miller, T. Oki, Z. Sen e I. Shiklomanov. 2008. The implications of projected climate change for freshwater resources and their management. *Hydrological Sciences Journal* 53:3-10.

Lauzanne, L., G. Loubens y B. Le Guennec. 1991. Liste commentée de poisons de l'Amazonie Bolivienne. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 24:61-76.

Lewis, W. 2008. Physical and chemical features of tropical flowing waters. Pp. 1-22 en *Tropical stream ecology*, editado por D. Dudgeon. Amsterdam: Elsevier – Academic Press.

Maldonado, M. y E. Goitia. 2003. Las hidroecoregiones del Departamento de Cochabamba. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 13:117-141.

Maldonado, M., E. Goitia y M. Bustamante. 2007. Patrones de composición y distribución de la fauna bentónica fluvial sobre un gradiente geofísico y bioclimático en Bolivia. Pp. 1143-1149 en *Memorias del Congreso Internacional sobre Desarrollo, Medio Ambiente y Recursos Naturales, Vol. II*, editado por J. Feyen, L. F. Aguirre y M. Moraes. Cochabamba: Universidad Mayor de San Simón.

Maldonado-Ocampo, J., A. Ortega-Lara, J. S. Usma, G. Galvis, F. A. Villa-Navarro, L. Vásquez, S. Prada-Pedreros y C. Ardila. 2005. *Peces de los Andes de Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 346 pp.

Meerhoff, M. 2006. *The structuring role of macrophytes on trophic dynamics in shallow lakes under a climate warming scenario*. PhD thesis. Århus: University of Århus. 154 pp.

Montes de Oca, I. 2004. *Enciclopedia geográfica de Bolivia*. La Paz: Editorial Atenea SRL.

Muñoz-Quesada, F. 2004. El orden Trichoptera (Insecta) en Colombia II. Inmaduros y adultos, consideraciones generales. Pp. 319-349 en *Insectos de Colombia, vol. 3*, editado por M. G. F. Fernández, G. Andrade y G. Amat García. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

Navarro, G. y W. Ferreira. 2007. *Mapa de vegetación de Bolivia, escala 1:250 000*. CDROM. Santa Cruz de la Sierra: The Nature Conservancy.

Navarro, G. y M. Maldonado. 2002. *Geografía ecológica de Bolivia: vegetación y ambientes acuáticos*. Cochabamba: Editorial Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño.

Oberdorff, T., J.-F. Guégan y B. Hugueny. 1995. Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography* 18:345-352.

Oberdorff, T., D. Pont, B. Hugueny y D. Chessel. 2001. A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology* 46:399-415.

Ortega, H. 1992. Biogeografía de los peces neotropicales de aguas continentales del Perú, con especial referencia a especies registradas a altitudes superiores a los 1000 m. *Memorias del Museo de Historia Natural (Lima)* 21:39-45.

Ortega, H., H. Guerra R. y R. Ramírez. 2007. The introduction of non-native fishes into freshwater systems of Peru. Pp. 247-278 en *Ecological and genetic implications of aquaculture activities*, editado por T. Bert. Berlin: Springer.

Ortega, H. y M. Hidalgo. 2008. Freshwater fishes and aquatic habitats in Perú: current knowledge and conservation. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 11:257-271.

Pearson, N. E. 1924. The fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the Río Beni basin, Bolivia, collected by the Mulford expedition. *Indiana University Studies* 11(64):1- 38.

Pont, D., B. Hugueny y T. Oberdorff. 2005. Modelling habitat requirement of European fishes: do species have similar responses to local and regional environmental constraints? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:163-173.

Pouilly, M., F. Lino y T. Yunoki. 2004. Peces de las lagunas. Pp. 323-350 en *Diversidad biológica en la llanura de inundación del Río Mamoré*, editado por M. Pouilly, S. Beck, M. Moraes y C. Ibáñez. Santa Cruz: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño.

Richerson, P. J., P. J. Neale, R. Alfaro, X. Lazzaro, W. Vincent y W. Wurtsbaugh. 1991. Producción planctónica primaria y biomasa algal. Pp. 211-227 en *El lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual*, editado por C. Dejoux y A. Iltis. La Paz: ORSTOM-HISBOL.

Ringuelet, R. A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2:1-122.

Rocha, O. 2002. Área de estudio. Pp. 11-24 en *Diagnóstico de los recursos naturales y culturales de los lagos Poopó y Uru-Uru, Oruro – Bolivia*, editado por O. Rocha. La Paz: Convención RAMSAR, WCS Bolivia.

Roldán-Pérez, G. R. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquia. Bogotá: Fondo FEN y Colciencias. 217 pp.

Román-Valencia, C., R. Ruíz y R. Barriga. 2005. Una nueva especie ecuatoriana del género de peces andinos *Grundulus* (Characiformes: Chararacidae). *Revista de Biología Tropical* 53:537-544.

Rubio, F., C. Amezquita y R. Franco. 2005. Colombia. Pp. 17-24 en *Turberas altoandinas, espacios frágiles de vida y cultura*, editado por X. Izurieta. Quito: Global Peatland Iniciative, Netherlands Committee for IUCN, ECOPAR y Grupo Páramo.

Rumrich, U., H. Lange-Bertalot y M. Rumrich. 2000. Diatoms of the Andes from Venezuela to Patagonia/Tierra del Fuego. *Iconographia Diatomologica* 9:1-649.

Sala, S., J. Ramírez y Y. Plata. 2008. Diatoms from lentic and lotic systems in Antioquia, Chocó, and Santander departments in Colombia. *Revista de Biología Tropical* 56:1159-1178.

Sarmiento, J. y S. Barrera. 1997. Observaciones preliminares sobre la ictiofauna de la vertiente oriental de los Andes. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 2:77-99.

Sarmiento, J. y S. Barrera. 2004. List of fish present in Bolivia. Pp. 573-582 en *Biodiversity: the richness of Bolivia*, editado por P. L. Ibisch y G. Mérida. Santa Cruz de la Sierra: Editorial FAN.

Steinitz-Kannan, M. 1997. The lakes in Andean national parks and other protected areas in Ecuador. *The George Wright Forum* 14(3):33-43.

Steinitz-Kannan, M. 2000. *Las diatomeas del Ecuador*. Quito: Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales.

Tales, E., P. Keith y T. Oberdorff. 2004. Density-range size relationships in French riverine fishes. *Oecologia* 139:360-370.

Vadadi-Fülop, C., L. Huenagel, C. Sipkay y C. Veraszto. 2008. Evaluation of climate change scenarios based on aquatic food web modeling. *Applied Ecology and Environmental Research* 6:1-28.

Vélez-Espino, L. A. 2004. Threatened fishes of the world: *Astroblepus ubidiai* (Pellegrin 1931) (Astroblepidae). *Environmental Biology of Fishes* 71:296.

Walters, D. M., D. S. Leigh, M. C. Freeman, B. J. Freeman y C. M. Pringle. 2003. Geomorphology and fish assemblages in a piedmont river basin, USA. *Freshwater Biology* 48:1950-1970.

Williamson, C. E. y K. C. Rose. 2009. Ultraviolet insights: attempting to resolve enigmatic patterns in pelagic freshwaters – the historical context and a view to the future. *International Review of Hydrobiol*ogy 94:129-142.

Winemiller, K. O., A. Agostinho y E. Pellegrini. 2008. Fish ecology in tropical streams. Pp. 107-146 en *Tropical stream ecology*, editado por D. Dudgeon. Amsterdam: Elsevier – Academic Press.

Zúñiga, M. del C., C. Molineri y E. Domínguez. 2004. El orden Ephemeroptera (Insecta) en Colombia. Pp. 17-42 en *Insectos de Colombia, vol. 3*, editado por M. G. F. Fernández, G. Andrade y G. Amat García. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

Modelos de Distribución de Especies y el Desafío de Pronosticar Distribuciones Futuras

Catherine H. Graham, Bette A. Loiselle, Jorge Velásquez-Tibatá y Francisco Cuesta Camacho

El cambio climático ha causado la reducción y expansión de las distribuciones de diversos animales y ha alterado la composición y dinámica de las comunidades (ej., Parmesan 2006; La Sorte y Thompson 2007; Moritz *et al.* 2008). Los científicos se enfrentan ahora al desafío de pronosticar cómo responderán las especies ante el cambio climático continuado. Este reto es especialmente urgente ya que los profesionales de la conservación están cada vez más interesados en la adaptación de estrategias de manejo proactivas para mitigar la pérdida de biodiversidad ocasionada por los cambios climáticos (Pressey *et al*. 2007; Hannah 2008; Thuiller *et al.* 2008). Por ejemplo, es necesario saber cómo pueden cambiar las distribuciones de las especies para determinar si los parques nacionales seguirán otorgando protección (Araújo *et al*. 2004; Hole *et al.* 2009; Velásquez-Tibatá *et al*. no publicado) o la forma en que los servicios ecosistémicos podrían verse influenciados por el calentamiento de las temperaturas (DeLucia *et al.* 2008; Vos *et al.* 2008).

Un método habitual para pronosticar la forma en que los cambios climáticos influirán en las distribuciones de las especies es el modelado de distribución de especies (SDM, por sus siglas en inglés), que utiliza para sus pronósticos las relaciones entre la presencia de especies y el clima (ej., Peterson *et al.* 2002; Thomas *et al.* 2004; Anciães y Peterson 2006). Si bien es difícil evaluar la precisión de las proyecciones de los futuros patrones de biodiversidad, el SDM ha sido exitoso modelando las distribuciones históricas de las especies con precisión, tanto a escalas temporales largas (Hugall *et al*. 2002; Peterson *et al*. 2004; Carnaval y Moritz 2008; Pearman *et al*. 2008; Peterson y Nyari 2008) como a escalas relativamente cortas (ej., Araújo *et al.* 2005; Mitikka *et al.* 2008).

Aunque el SDM es una herramienta importante para pronosticar cómo responderán las especies ante el cambio climático, presenta una serie de limitaciones e supuestos que deben tomarse en cuenta. En primer lugar, el SDM debe proporcionar una estimación razonable del nicho de una especie, lo que implica que reflejará relaciones coherentes entre la presencia de la especie y el ambiente (Austin 1998, 2002; Holt y Keitt 2005; Elith y Graham 2009). Suponiendo que esto es posible, el SDM solo puede estimar el nicho realizado porque se basa en la ubicación actual de

la especie y no tiene información sobre la gama completa de condiciones climáticas en las que podría existir. Además, el SDM no toma en cuenta la forma en que las dinámicas de población varían bajo diferentes condiciones ambientales; esto requiere la integración de los modelos ecofisiológicos con las dinámicas de población (ej., véase Crozier y Dwyer 2006; Buckley 2008). En particular, los modelos que no incluyen datos de ausencia tenderán a dar la distribución potencial porque la información sobre las interacciones interespecíficas u otros factores limitantes de la distribución de las especies no son tomados en cuenta. Los datos de ausencia aportan a veces esta información adicional (Jiménez-Valverde *et al.* 2008). Además, para que el SDM sea útil para pronosticar los cambios de distribución, debe tener en cuenta las capacidades de dispersión de la especie en el frente de avance de su distribución y los cambios genéticos y supervivencia de la población en su borde de retirada (Malcolm *et al.* 2002; Iverson *et al.* 2004; Hampe y Petit 2005; Pearson y Dawson 2005; Thuiller *et al*. 2008). Por último, para el SDM será un reto pronosticar distribuciones bajo climas futuros de los que no existen análogos en la actualidad; tales modelos deberían tener en cuenta las capacidades de la especie para adaptarse a nuevos ambientes, incluidas las nuevas condiciones climáticas e interacciones bióticas (Parmesan 2006; Araújo y Luoto 2007; Thuiller *et al.* 2008). Todos estos aspectos, entre otros, despejan la incertidumbre inherente y los retos asociados a la estimación de los efectos del cambio climático en la biodiversidad. Con este fin, resumimos las mejores prácticas actuales de modelado a través del tiempo, destacando las limitaciones del uso del SDM para hacer pronósticos, y describimos la forma en que puede utilizarse el SDM en combinación con otros tipos de modelos o datos empíricos. Concluimos con sugerencias para futuras investigaciones.

Guía para Pronosticar Distribuciones Futuras de Especies Mediante el Uso del SDM

El uso del SDM para estudiar la forma en que el cambio climático influirá en las distribuciones de las especies requiere la toma de una serie de decisiones relacionadas con el objetivo específico del estudio, la clase y la calidad de los datos disponibles y las habilidades del modelador (Cuadro 21.1). Como este campo de actividad está avanzando rápidamente, el Cuadro 21.1 hace énfasis en los tipos de cuestiones, y no en las directrices específicas, que deberían tomarse en cuenta al utilizar el SDM para el pronóstico de las distribuciones futuras de las especies.

Variables Predictoras Ambientales – Una consideración importante al utilizar el SDM para pronosticar distribuciones futuras es la elección de los parámetros ambientales. En primer lugar, es fundamental que la relación entre la presencia de una especie y las variables ambientales tenga una base biológica (con frecuencia denominadas variables directas) y que, si fuera posible, las curvas de respuesta especie-ambiente se ajusten a lo que se sabe sobre una especie determinada. Es mejor utilizar variables como la temperatura, que supuestamente tienen una influencia mecanicista directa en la distribución de las especies a través de sus efectos en la bioenergética y, en consecuencia, en los parámetros de la población (Guisan y Thuiller 2005). Al pronosticar distribuciones se debería utilizar un conjunto un tanto limitado de variables relativamente poco correlacionadas, para que los modelos no estén sobreparametrizados (Araújo y Rahbek 2006;

Hijmans y Graham 2006; Thuiller *et al*. 2008). Hasta la fecha, no existe una directriz simple sobre el número de variables que se deben utilizar en las prácticas de modelado, aunque una cantidad elevada de datos de presencia (suponiendo que estén relativamente bien repartidos por toda la distribución de la especie) probablemente permita un mayor número de variables predictoras. Por último, la alteración del hábitat y los cambios en el uso del suelo también influyen en las distribuciones de las especies y pueden actuar sinérgicamente con el clima mientras las especies se ven forzadas a introducirse en nuevos paisajes (Pearson *et al*. 2004; Jump y Peñuelas 2005; Jetz *et al.* 2007; Walther 2007). Por consiguiente, el uso del suelo puede ser una variable predictora importante para modelar distribuciones futuras de especies, aunque aún no se ha utilizado mucho en la elaboración de pronósticos con SDM (pero véase Van Vuuren *et al*. 2006; Higgins 2007; Jetz *et al.* 2007).

Las variables predictoras derivan de una amplia gama de fuentes, incluyendo las superficies climáticas interpoladas, como la base de datos Worldclim (http://www.worldclim.org/; Hijmans *et al.* 2005), y los datos de uso de suelo y sensores remotos (revisado por Kerr y Ostrovsky 2003; Turner *et al.* 2003; véase también Hole *et al*., Capítulo 2). Las variables predictoras del cambio climático futuro derivan de dos fuentes: un escenario de emisión y un modelo climático global (GCM, por sus siglas en inglés, también llamados modelos de circulación general; para una revisión dirigida a ecólogos, véase Beamount *et al*. 2008). Los pronósticos de emisiones están determinados por varios factores interrelacionados, incluyendo la demografía, el desarrollo socioeconómico y los cambios tecnológicos, y pueden variar desde los que dan por hecho un crecimiento económico rápido hasta aquellos que asumen conductas humanas más sostenibles (http://www.ipcc.ch/). Existen también muchos tipos de GCM que establecen diferentes supuestos sobre los procesos físicos que generan el clima global. Mientras que los GCM hacen pronósticos concordantes sobre los cambios en la temperatura, la variación en los cambios en la precipitación es superior al 300% en dichos modelos. Por ejemplo, en los Andes ecuatorianos, los cambios pronosticados en la precipitación (en base a 19 escenarios del IPCC) varían desde una disminución de la precipitación de 3000 mm/año hasta un incremento de 5000 mm/año (Buytaert *et al*. 2009). Además, los GCM se ejecutan por lo general a una escala (pixeles de 1 grado de latitud y longitud) demasiado amplia para la mayoría de los estudios ecológicos. Por tanto, la escala de los resultados generalmente se reduce (regionalización) mediante interpolación estadística utilizando un SIG[1] o una regionalización dinámica en el caso de que un modelo climático regional (RCM, por sus siglas en inglés) se ejecute con el GCM (Beamount *et al.* 2008).

Datos de Presencia de Especies – Probablemente, el aspecto del SDM más laborioso y difícil es la obtención de los datos de presencia. Las iniciativas bioinformáticas internacionales (ej., Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad; http://www.gbif.org/) y nacionales (ej., BIOMAP, http://www.biomap.net/Espanol/principal.htm) prometen aportar nuevos datos al SDM (Graham *et al.* 2004) y herramientas y guías para la georreferenciación apoyan a este proceso (véase Hijmans *et al*. 2000; Wieczorek *et al.* 2004; Guralnick *et al.* 2006). Sin embargo, los datos

[1] Sistema de Información Geográfica

Cuadro 21.1. Preguntas que deberían tomarse en cuenta al modelar distribuciones bajo condiciones climáticas tanto actuales como futuras.

Categoría General	Comentarios	Ejemplos de preguntas
Acerca de mí	En esta categoría el usuario necesita identificar las preguntas relevantes, luego encontrar respuestas mediante una serie de "pruebas prácticas" o análisis que evalúen con honestidad tanto los datos como las técnicas potenciales en base a su capacidad para ofrecer las características requeridas.	¿Por qué quiero hacer un modelo o una serie de modelos? - ¿para comprender los principales factores correlacionados con la distribución? - ¿para planificar un programa de monitoreo que documente y estudie los cambios en las distribuciones de las especies? - ¿para ver las distribuciones mapeadas en la actualidad y en el futuro? - ¿para evaluar la efectividad de las áreas protegidas para la conservación actual y futura de un conjunto de especies? ¿Cuáles son los resultados que se requieren del modelo? - ¿ funciones de ajuste? - ¿ estimaciones de la incertidumbre? - ¿ pronósticos a modo de mapas binarios? - ¿ pronósticos a modo de categorías, verosimilitudes o probabilidades relativas? ¿Cuál es la importancia relativa de las características? - ¿rapidez? - ¿exactitud? - ¿disponibilidad de estadísticas de evaluación? ¿Cuáles son mis destrezas para el modelado y el SIG? ¿En cuánto tiempo necesito el resultado?
Acerca de las especies	Esto vincula el conocimiento de la ecología de la especies con las propiedades del modelo y de los datos.	¿Qué sé acerca de las respuestas de la especie a su ambiente en la región que me interesa? ¿Cómo afectaría esto a la forma en que preparo y presento mis variables predictoras? ¿Estoy interesado en la distribución potencial de las especies (es decir, sin influencia humana) o en la real (con influencia humana)? ¿Qué clase de datos ambientales debería tomar en cuenta?

Cont. Cuadro 21.1.

Categoría General	Comentarios	Ejemplos de preguntas
		¿Qué se sabe sobre otras especies que podrían interactuar con la especie modelada y limitar así su distribución (ej., huéspedes, patógenos o competidores)? ¿Cuánto tiempo ha tenido la especie para dispersarse y alcanzar el equilibrio con su ambiente? (es decir ¿cuál es la probabilidad de poder reflejar la mayoría de las condiciones ambientales en las que una especie es capaz de vivir?) ¿Qué se sabe sobre la capacidad de dispersión de esta especie? ¿Cuáles son las características de la historia de vida de la especie en cuanto a tiempo de generación, tasa reproductiva, etc.? ¿Existen indicios de que una especie podría ser capaz de evolucionar para ocupar nuevos ambientes? (es decir, ¿existen características asociadas con un determinado parámetro ambiental de interés bien conservado a través de una hipótesis filogenética?)
Acerca de mis datos		¿Qué tipo de datos tengo? a) Datos de la especie - ¿presencia, presencia-ausencia o conteos? - ¿número? - ¿qué tan bien cubren los registros el área de interés? - ¿existen sesgos de muestreo?, por ejemplo sesgos geográficos, o aglomeración de datos de tal forma que los registros no sean independientes? b) Predictores - ¿tengo los datos ambientales relevantes? - ¿qué datos están disponibles para diferentes períodos de tiempo o regiones? ¿Qué escenarios de emisiones o modelos generales de circulación debo utilizar? - ¿también requiero datos que describan las alteraciones o el uso de suelo actual?

Cont. Cuadro 21.1.

Categoría General	Comentarios	Ejemplos de preguntas
Acerca del algoritmo del modelo: supuestos, limitaciones y características	Explora el método y responde las preguntas habituales de los clientes – las preguntas podrían referirse a un método amplio o a una determinada implementación de este.	¿Cuáles son las limitaciones del método, y se convertirán en una desventaja? ¿Cuáles son los supuestos del método? ¿Son compatibles con la ecología de las especies y la calidad de los datos? ¿Cuál es la calidad de las publicaciones sobre el método? - ¿son científicamente convincentes? - ¿las pruebas son sensatas y relevantes? - ¿la base de la conclusión es clara e inequívoca? ¿Qué se sabe sobre su rendimiento bajo una gama de condiciones? - ¿la información es anecdótica? - ¿se ha ensayado ampliamente –muchas pruebas y autores independientes? - ¿cuán concordantes son las evaluaciones? ¿Cómo funciona el método, y que implicaciones tiene sobre los resultados? ¿Qué características especiales tiene el método en general o en esta versión del mismo? –ej.: - estimaciones de la incertidumbre - capacidad para modelar tanto datos continuos como categóricos - capacidad de manejar los datos faltantes - métodos de selección de variables.
Acerca del algoritmo del modelo: implementación	Se refiere a la dificultad de ejecución según las destrezas del usuario.	¿Para que la ejecución sea adecuada se necesitan expertos en las aplicaciones? - ¿cuánto depende el rendimiento del uso óptimo? - ¿qué grado de dificultad supone aprender a utilizar el método de manera competente? ¿El software es confiable – está bien codificado y hace lo que debería hacer? ¿Existe una solida documentación científica? - ¿está claro cómo funciona? - ¿existe una comunidad de usuarios que puedan ofrecer ayuda? - ¿se han publicado artículos informativos?

aún son limitados para la mayoría de los taxones neotropicales, siendo prioritario mejorar las bases de datos electrónicas existentes, incluyendo la realización de nuevos inventarios.

Destacamos aquí los resultados de las investigaciones recientes, que proporcionan orientación para el modelado con datos de presencia limitados. En primer lugar, las investigaciones sobre especies raras indica que puede utilizarse una cantidad reducida de datos de presencia (ej., 10-20 localidades) para crear modelos de distribución, si estos datos están relativamente libres de sesgos (Hernández *et al*. 2006; Pearson *et al.* 2007). Las investigaciones llevadas a cabo en las plantas de los Andes indican que la distribución espacial de los especímenes *voucher* frecuentemente está sesgada, pero que algunos sesgos pueden ser permisibles si los tamaños de muestra son razonablemente grandes (Loiselle *et al.* 2008). Además, la forma en que se generan los antecedentes puede tener importantes implicaciones en el rendimiento de los modelos, especialmente en el caso de los datos sesgados a nivel espacial. Por ejemplo, Phillips *et al*. (2009) demostraron que cuando los antecedentes de presencia (pseudoausencia) se generaban en base a las presencias de un conjunto de especies (es decir, la utilización de las presencias de otras especies como antecedentes en un modelo), el rendimiento del modelo mejoraba sustancialmente. En un estudio relacionado, Vanderwal *et al.* (2009) demostraron que existía una distancia intermedia óptima desde la que deberían generarse los antecedentes. Los datos de presencia también deben provenir de la gama completa de ambientes que la especie puede habitar para proporcionar una información más completa de las condiciones ambientales en las que puede existir (Thuiller *et al.* 2004b).

Método de Modelado y Evaluación – Aún se discute qué método de modelado es el mejor para cada cuestión, aunque los métodos que utilizan antecedentes, ajustan relaciones no lineales, integran las interacciones entre variables predictoras y presentan algún mecanismo para reducir el sobreajuste tienen mejor desempeño que aquellos que no los utilizan, al menos al modelar las distribuciones actuales de las especies (Elith *et al*. 2006). Sin embargo, existe la preocupación de que ciertos tipos de modelos podrían ser propensos al sobreajuste porque utilizan demasiadas variables predictoras o porque generan una relación demasiado compleja entre los datos de presencia y las variables predictoras (Araújo y Rahbek 2006; Randin *et al.* 2006; véase también Thuiller *et al*. 2008). Dichos modelos podrían desempeñarse relativamente bien en los climas actuales, pero pueden resultar excesivamente limitados cuando se proyectan hacia el futuro. Ciertamente, cuando se proyectan modelos diferentes sobre los climas futuros, pueden obtenerse pronósticos muy distintos (Thuiller *et al.* 2004b). Por ello, algunos investigadores recomiendan un modelado conjunto (*ensemble modeling*) donde se ejecute una serie de métodos y el modelo final sea una mezcla de todos los resultados (Araújo y New 2007). Si bien este enfoque parece prometedor, da por sentado que los métodos del conjunto son adecuados y están bien parametrizados.

Es particularmente importante para el modelado futuro del cambio climático utilizar modelos que puedan ajustar relaciones especie-ambiente biológicamente relevantes. Para empezar a evaluar si los modelos pueden cumplir esta tarea, Elith y Graham (2009) crearon una especie

simulada basándose en curvas de respuesta especie-ambiente conocidas y demostraron que algunos métodos de modelado pueden recrear estas curvas de respuesta e identificar qué variable(s) son las más importantes para definir la distribución. Recomiendan investigaciones adicionales en profundidad para analizar en qué grado los modelos ajustan curvas de respuesta biológicamente relevantes (véase también Austin *et al*. 2006; Hirzel y Le Lay 2008).

Sin duda, es difícil determinar si un modelo pronostica adecuadamente las distribuciones futuras de las especies. Por tanto, un paso importante para cualquier modelado es la evaluación del rendimiento utilizando una serie de métodos (véase Fielding y Bell 1997; Hernández *et al.* 2006; Elith y Graham 2009). Quizás la medida de evaluación más común sea el área bajo la curva de la característica operativa del receptor (AUC), que mide el rendimiento del modelo en todos los umbrales posibles. Hay que tener en cuenta que esta medida es sensible a la cantidad de datos de ausencia que se toman y debe utilizarse con cuidado (Lobo *et al.* 2008). Algunas medidas de evaluación, así como sus aplicaciones, requieren pronósticos binarios de presencia-ausencia de especies. Para crear pronósticos binarios, debe aplicarse un umbral a los modelos (véase Liu *et al.* 2005 para una revisión de los métodos). Sin embargo, la elección del umbral más apropiado dependerá en parte de la cuestión a tratar (Loiselle *et al.* 2003).

En todos los pasos del SDM existe incertidumbre. Están empezando a surgir marcos conceptuales que orientan la cuantificación de esta incertidumbre (ej., Heikkinen *et al*. 2006; Beamount *et al.* 2007). Sin embargo, todavía existen pocas directrices sobre cómo cuantificar realmente los diferentes tipos de incertidumbre inherentes al SDM y la mayoría de los estudios solo ha evaluado uno o más tipos de incertidumbre en el rendimiento del modelo (ej., Graham *et al.* 2008). Esta es un área sobre la que será necesario investigar.

Necesidades de Investigación e Integración

- *Aumentar el realismo biológico del SDM* – Existen algunas otras cuestiones específicas para pronosticar la diversidad biológica mediante el SDM que ameritan un análisis más profundo. En primer lugar, cuando las especies se enfrentan al cambio climático, o se desplazarán o se adaptarán a él. Hasta ahora, la mayoría de los estudios asume que las especies serán perfectamente capaces de desplazarse con sus nichos climáticos con el paso del tiempo (dispersión ilimitada) o que serán completamente incapaces de trasladarse (ninguna dispersión). Esto es claramente simplista ya que las especies tienen diferentes capacidades de dispersión y difieren en su facilidad para trasladarse atravesando los paisajes modificados por los seres humanos o las barreras biogeográficas. Para abordar esta cuestión, Phillips *et al.* (2008), basándose en el trabajo de Williams *et al.* (2005), utilizaron análisis de flujo de red para medir y optimizar la conectividad del hábitat adecuado a lo largo del tiempo y pronosticar si las especies con una determinada capacidad de dispersión serán capaces de desplazarse a la par de su hábitat adecuado. Para este tipo de modelado es fundamental la estimación de las capacidades de dispersión de las especies y su comportamiento en los nuevos paisajes, como los modificados por la actividad antropogénica. En las plantas, se

piensa que la selección de los rasgos que permiten la dispersión de larga distancia es más fuerte en los ambientes espacial o temporalmente heterogéneos (Muller-Landau y Hardesty 2005; Nathan 2006). La información en el campo de la ecología conductual del paisaje podría proporcionar datos a los modelos sobre la conducta del desplazamiento de las especies en los paisajes modificados por el ser humano (Hughes *et al.* 2007; Knowlton y Graham en prensa). De igual manera, se ha demostrado que en el frente de avance de su distribución las especies se dispersan frecuentemente a distancias mayores con el fin de atravesar los hábitats degradados y rastrear los cambios climáticos (Hughes *et al.* 2007). Sin embargo, el éxito de la migración hacia nuevas áreas no depende solamente de las capacidades de dispersión, sino que está influenciado por las dinámicas de población locales en los bordes de avance de la distribución y del reclutamiento y el crecimiento poblacional en las áreas nuevas (Thuiller *et al*. 2008). Como resultado, las especies con capacidades de dispersión similares aún pueden diferenciarse en la probabilidad de expandir su distribución con el cambio climático, debido a las diferencias en sus dinámicas de población. A mayor escala, y en algunos casos cuando existe poca información sobre el comportamiento de la dispersión animal, los investigadores han asumido que las barreras físicas pueden limitar la dispersión. Por ejemplo, se pronostica que las especies restringidas a una vertiente de los Andes se encuentran en la otra vertiente, cuando en realidad están ausentes (tanto en la actualidad como en el futuro).

Las especies podrían no rastrear los cambios climáticos sino permanecer en una zona determinada porque presentan plasticidad fenotípica y pueden vivir en una gama de condiciones climáticas más amplia de lo que refleja su distribución actual (ej., Kramer 1995; Ghalambor *et al.* 2007; Brommer *et al*. 2008). Las especies también podrían adaptarse a condiciones climáticas nuevas (ej., Balanya *et al.* 2006; Byars *et al.* 2007; Jump *et al.* 2008; Smith y Bernatchez 2008). Sin embargo, algunos estudios sugieren que la respuesta evolutiva al cambio climático probablemente es demasiado lenta o incluso inexistente (ej., Etterson 2004; véase la revisión de Jump y Peñuelas 2005). Gienapp *et al.* (2008) advierten que pocos investigadores han evaluado la influencia relativa de estos dos mecanismos, la plasticidad y el cambio evolutivo, en la persistencia de las especies frente al cambio climático. Si estos mecanismos no se toman en cuenta en el SDM, los pronósticos pueden ser demasiado pesimistas y predecir extinciones cuando las especies en realidad pueden ser capaces de adaptarse (ej., Skelly *et al*. 2007).

Un segundo desafío del SDM y, más ampliamente, de todos los intentos de hacer pronósticos, es incorporar en las proyecciones las interacciones entre especies (Araújo y Luoto 2007; Brooks y Hoberg 2007; Preston *et al.* 2008; Tylianakis *et al.* 2008). Por ejemplo, se han hecho pocos intentos de modelar la competencia en el marco de un SDM bajo las condiciones ambientales actuales (pero véase Anderson *et al.* 2002; Cadena y Loiselle 2007; Heikkinen *et al.* 2007), mucho menos bajo climas futuros. En una revisión exhaustiva sobre cómo el cambio global podría afectar a las interacciones bióticas (ej., polinización, herbivoría, enfermedades), Tylianakis *et al*. (2008) encontraron algunas generalizaciones, pero muchas más incertidumbres. Las incertidumbres surgen porque entre las especies se producen redes de interacciones de complejidad variable, y

los diferentes factores generadores del cambio global (ej., clima, uso del suelo, invasiones bióticas) pueden impactar las relaciones bióticas de formas no aditivas (Bascompte *et al*. 2006). Sin embargo, la tarea para el SDM es el uso de pautas procedentes de estudios locales tanto experimentales como de observación sobre las interacciones entre especies para pronosticar la forma en que los cambios en las interacciones bióticas influirán en las distribuciones de especies y patrones de biodiversidad.

Por último, ciertas características de la historia de vida y el nicho podrían influir en la probabilidad de que las especies declinen frente al cambio climático. Por ejemplo, los especialistas de hábitat, sobre todo aquellos que viven en un espacio ambiental reducido (Thuiller *et al.* 2004a; Broennimann *et al.* 2006), como las cimas de montañas aisladas, son especialmente susceptibles al cambio climático (Williams *et al.* 2003; Velásquez *et al.* no publicado). En los Andes, muchas especies neoendémicas podrían presentar baja plasticidad ecológica porque evolucionaron bajo condiciones especiales y como resultado tienen un nicho especializado, baja variabilidad genética y poca población (Arctander y Fjeldså 1994; Roy *et al.* 1997). En las plantas, se pronostica que las especies C3 se verán afectadas más negativamente por los cambios climáticos que las especies C4, en parte porque las primeras tienen adaptaciones fisiológicas altamente especializadas a condiciones climáticas extremas (Buytaert *et al.* en prensa). Las especies incapaces de dispersarse atravesando los paisajes modificados por el ser humano pueden necesitar reubicación, lo que con frecuencia se denomina migración asistida (Hoegh-Gulberg *et al*. 2008).

El uso del SDM en combinación con otros tipos de datos o enfoques de modelado constituye una agenda de investigación relativamente inexplorada pero potencialmente muy instructiva (Betts *et al.* 2008; Keith *et al.* 2008; McRae *et al*. 2008; Monahan y Hijmans 2008). Por ejemplo, Keith *et al*. (2008) combinaron el SDM para pronosticar el hábitat adecuado para una serie de diferentes lapsos de tiempo futuro y modelos estocásticos de población (en un marco de metapoblación que incluía la dispersión) para pronosticar la persistencia de las especies vegetales en el Fynbos de Sudáfrica. Además, los modelos correlativos pueden ser combinados con mediciones fisiológicas de base empírica para mapear los límites ambientales de una especie (Kearney y Porter 2004; Hijmans y Graham 2006; Buckley 2008; Monahan y Hijmans 2008). Los modelos fisiológicos presentan algunas ventajas sobre los modelos ambientales correlativos, ya que tienen más probabilidades de modelar el nicho fundamental de una especie (Buckley 2008; Morin *et al.* 2008). Sin embargo, en la actualidad no se dispone de datos fisiológicos y demográficos de la mayoría de las especies del neotrópico, aunque estas técnicas son prometedoras para el futuro.

SDM, cambio climático y conservación en América del Sur – Uno de los usos más importantes del SDM en América del Sur es pronosticar cuáles son las especies o regiones que tienen mayores probabilidades de verse amenazadas por el cambio climático. Aunque la investigación sobre este tema ha sido limitada, dos estudios recientes destacan el potencial del SDM para abordar las problemáticas orientadas a la conservación. Cuesta-Camacho *et al.* (no publicado) utilizaron un método de máxima entropía (MAXENT; Phillips *et al.* 2006) para modelar la distribución actual

y futura de 125 especies de aves y 102 de plantas vasculares de los Andes septentrionales. Descubrieron que muchas de estas especies sufrirían reducciones de su distribución con los cambios climáticos y que el número de especies en peligro crítico se incrementaría dependiendo del escenario de emisiones empleado. Se pronosticó que las especies restringidas a ciertos hábitats, incluyendo los páramos y los valles secos, sufran el mayor grado de declinación. Además, se pronosticó que las distribuciones de las aves granívoras se amplíen y las de la mayoría de las especies de otros grupos tróficos se contraigan. En un estudio relacionado, Velásquez-Tibatá *et al.* (en revisión) modelaron la distribución de 169 especies en peligro y de distribución restringida en Colombia para pronosticar cómo cambiarían las distribuciones de esas especies bajo diversos escenarios de emisión y dispersión. Descubrieron que el 86-89% de las especies presentarían una disminución del tamaño de su distribución y se pronostica que la mayoría de las extinciones de especies ocurran a altitudes intermedias (1000-3000 m) y en montañas aisladas como la Sierra Nevada de Santa Marta y la Serranía del Darién, mientras los valles interandinos (>1000 m) y páramos presentarían pequeños incrementos en la riqueza de especies (Figura 21.1). Además, determinaron en qué grado las áreas bien protegidas conservarían la diversidad futura –en esencia se preguntaron si los parques de hoy otorgarían la misma protección mañana. Demostraron que en la actualidad solo el 64% de las especies evaluadas están adecuadamente representadas en las áreas protegidas y que bajo el cambio climático los actuales niveles de protección serían adecuados solo para el 21-43% de las especies.

Estos dos documentos se centraron en las especies montanas, que con frecuencia se consideran especialmente susceptibles al cambio climático, porque debido al calentamiento y al incremento de la estacionalidad de las precipitaciones, las condiciones ambientales en las que viven podrían desaparecer. Recalcan que el SDM proporciona solo un pronóstico cualitativo de qué especies o regiones serán las más susceptibles a los cambios climáticos. Sin embargo, estos pronósticos cualitativos identifican las regiones y especies de importancia especial para la conservación y pueden continuarse con estudios y monitoreo en mayor profundidad. El SDM como tal constituye una herramienta invalorable para empezar a evaluar la forma en que el cambio climático podría influir sobre las distribuciones de las especies y la diversidad biológica en América del Sur. Los estudios del SDM en diferentes grupos taxonómicos y regiones adicionales podrían aportar una mejor percepción sobre qué tipos de regiones o especies son particularmente susceptibles al cambio climático. Además, los estudios del SDM pueden orientar iniciativas de investigación dirigidas a estudiar y mitigar los efectos que tienen en la diversidad biológica las dinámicas tanto del cambio climático como del cambio de cobertura y uso del suelo (LCLUC).

Conclusiones – Aunque son una herramienta valiosa, los estudios del SDM por sí solos no proporcionan una imagen completa sobre la forma en que el cambio climático afectará a factores como la persistencia de las poblaciones, la composición de las comunidades y los servicios ecosistémicos. Sin embargo, el SDM se combina cada vez más con información fisiológica, etológica, demográfica y genética y tales enfoques probablemente sean mejores para pronosticar los impactos del cambio climático y de los cambios del uso de suelo en la diversidad biológica. Aunque

es imposible estudiar todas las especies en detalle, deberían identificarse taxones o regiones de estudio cuidadosamente seleccionados como modelos potenciales de especies o regiones para estudios más detallados. El SDM, combinado con información biológica de diferentes taxones, puede usarse para identificar qué especies o regiones son especialmente susceptibles al cambio climático. Las iniciativas de investigación pueden entonces centrarse en estas especies o regiones. Este enfoque combinado del uso del SDM para obtener un pronóstico a gran escala sobre cómo las distribuciones de las especies pueden cambiar y llevar a cabo estudios detallados de taxones o regiones específicos, debería ser una manera efectiva de avanzar para pronosticar como las especies y regiones responderán al cambio climático continuado.

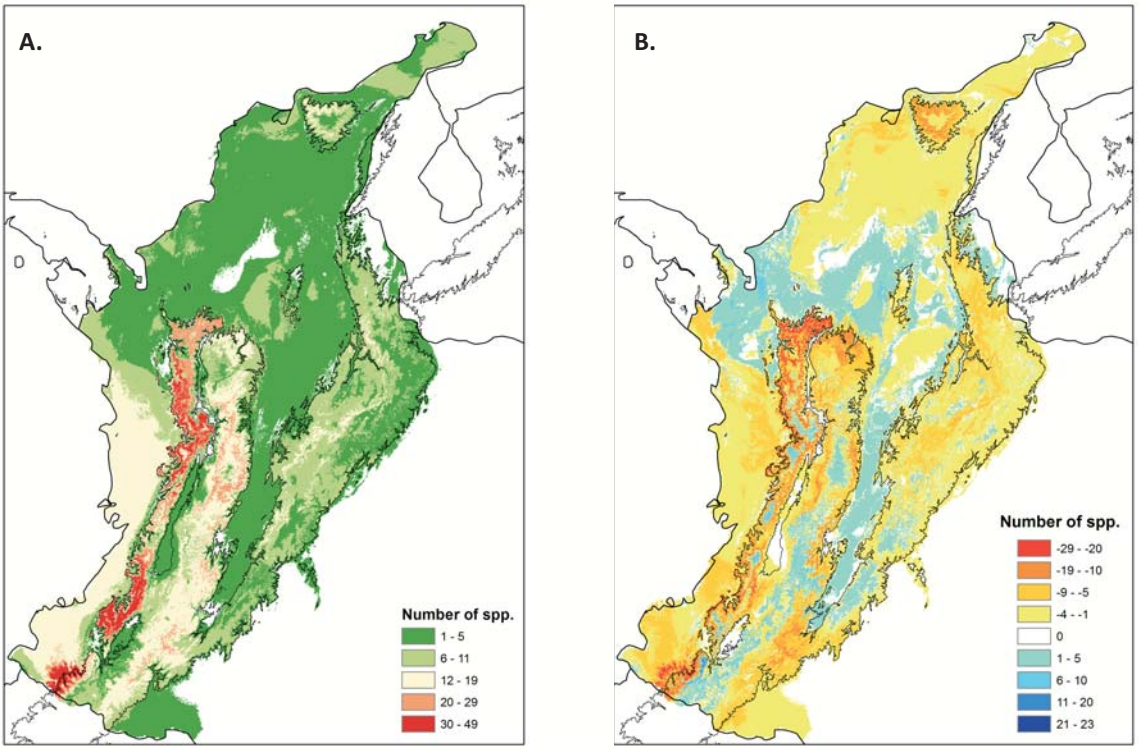


Figura 21.1. A: Riqueza de especies actual pronosticada para 214 aves amenazadas, casi amenazadas y de distribución restringida en el oeste de Colombia, y **B:** cambios en la riqueza (riqueza actual pronosticada – riqueza futura pronosticada) como resultado del cambio climático, donde los colores rojos (valores negativos) indican una disminución pronosticada en la riqueza de especies y los azules un incremento de esta.

Literatura Citada

Anciaes, M. y A.T. Peterson. 2006. Climate change effects on Neotropical manakin diversity based on ecological niche modeling. *Condor* 108:778-791.

Anderson, R. P., A. T. Peterson y M. Gómez-Laverde. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98:3-16.

Araújo, M. B., M. Cabeza, W. Thuiller, L. Hannah y P. H. Williams. 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10:1618-1626.

Araújo, M. B. y M. Luoto. 2007. The importance of biotic interactions for modeling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16:743-753.

Araújo, M. B. y M. New. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22:42-47.

Araújo, M. B., R. G. Pearson, W. Thuiller y M. Erhard. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11:1504-1513.

Araújo, M. B. y C. Rahbek. 2006. How does climate change affect biodiversity? *Science* 313:1396-1397.

Arctander, P. y J. Fjeldså. 1994. Avian tissue collections for DNA analyses. *Ibis* 136:359-360.

Austin, M. P. 1998. An ecological perspective on biodiversity investigations: examples from Australian eucalypt forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85:2-17.

Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157:101-118.

Austin, M. P., L. Belbin, J. A. Meyers, M. D. Doherty y M. Luoto. 2006. Evaluation of statistical models used for predicting plant species distributions: role of artificial data and theory. *Ecological Modelling* 199:197-216.

Balanya, J., J. M. Oller, R. B. Huey, G. W. Gilchrist y L. Serra. 2006. Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura*. *Science* 313:1773-1775.

Bascompte, J., P. Jordano y J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431-433.

Beaumont, L. J., L. Hughes y A. J. Pitman. 2008. Why is the choice of future climate scenarios for species distribution modeling important? *Ecology Letters* 11:1135-1146.

Beaumont, L. J., A. J. Pitman, M. Poulsen y L. Hughes. 2007. Where will species go? Incorporating new advances in climate modeling into projections of species distributions. *Global Change Biology* 13:1368-1385.

Betts, M. G., N. L. Rodenhouse, T. S. Sillett, P. J. Doran y R. T. Holmes. 2008. Dynamic occupancy models reveal within-breeding season movement up a habitat quality gradient by a migratory songbird. *Ecography* 31:592-600.

Broennimann, O., W. Thuiller, G. Hughes, G. F. Midgley, J. M. R. Alkemade y A. Guisan. 2006. Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology* 12:1079-1093.

Brommer, J. E., K. Rattiste y A. J. Wilson. 2008. Exploring plasticity in the wild: laying date temperature reaction norms in the common gull *Larus canus*. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 275:687-693.

Brooks, D. R. y E. P. Hoberg. 2007. How will global climate change affect parasite-host assemblages? *Trends in Parasitology* 23:571-574.

Buckley, L. B. 2008. Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *American Naturalist* 171:E1-E19.

Buytaert, W., R. Celleri y L. Timbe 2009. Predicting climate change impacts on water resources in the tropical Andes: effects of GCM uncertainty. *Geophysical Research Letters* 36:L07406.

Buytaert, W., F. Cuesta-Camacho y C. Tobon. En prensa. Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography*.

Byars, S. G., W. Papst y A. A. Hoffmann. 2007. Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* 61:2925-2941.

Cadena, C. D. y B. A. Loiselle. 2007. Limits to elevational distributions in two species of emberizine finches: disentangling the role of interspecific competition, autoecology, and geographic variation in the environment. *Ecography* 30:491-504.

Carnaval, A. C. y C. Moritz. 2008. Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35:1187-1201.

Crozier, L. y G. Dwyer. 2006. Combining population-dynamic and ecophysiological models to predict climate-induced insect range shifts. *American Naturalist* 167:853-866.

DeLucia, E. H., C. L. Casteel, P. D. Nabity y B. F. O'Neill. 2008. Insects take a bigger bite out of plants in a warmer, higher carbon dioxide world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:1781-1782.

Elith, J. y C. H. Graham. 2009. Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* 32:66-77.

Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudik, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L.G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberon, S. Williams, M. S. Wisz y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151.

Etterson, J. R. 2004. Evolutionary potential of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change. II. Genetic architecture of three populations reciprocally planted along an environmental gradient in the Great Plains. *Evolution* 58:1459-1471.

Fielding, A. H. y J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38-49.

Ghalambor, C. K., J. K. Mckay, S. P. Carroll y D. N. Reznick. 2007. Adaptive versus nonadaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21:394-407.

Gienapp, P., C. Teplitsky, J. S. Alho, J.A. Mills y J. Merila. 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* 17:167-178.

Graham, C. H., J. Elith, R. J. Hijmans, A. Guisan, A. T. Peterson y B. A. Loiselle. 2008. The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45:239-247.

Graham, C. H., S. Ferrier, F. Huettman, C. Moritz y A. T. Peterson. 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 19:497-503.

Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009.

Guralnick, R. P., J. Wieczorek, R. Beaman y R. J. Hijmans. 2006. Biogeomancer: automated georeferencing to map the world's biodiversity data. *PLoS Biology* 4:1908-1909.

Hampe, A. y R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461-467.

Hannah, L. 2008. Protected areas and climate change. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134:201-212.

Heikkinen, R. K., M. Luoto, M. B. Araújo, R. Virkkala, W. Thuiller y M. T. Sykes. 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modeling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30:751-777.

Heikkinen, R. K., M. Luoto, R. Virkkala, R. G. Pearson y J. H. Korber. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography* 16:754-763.

Hernández, P. A., C. H. Graham, L. L. Master y D. L. Albert. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29:773-785.

Higgins, P. A. T. 2007. Biodiversity loss under existing land use and climate change: an illustration using northern South America. *Global Ecology and Biogeography* 16:197-204.

Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.

Hijmans, R. J., K. A. Garrett, Z. Huaman, D. P. Zhang, M. Schreuder y M. Bonierbale. 2000. Assessing the geographic representativeness of genebank collections: the case of Bolivian wild potatoes. *Conservation Biology* 14:1755-1765.

Hijmans, R. J. y C. H. Graham. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* 12:2272-2281.

Hirzel, A. H. y G. Le Lay. 2008. Habitat suitability modeling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45:1372-1381.

Hoegh-Guldberg, O., L. Hughes, S. Mcintyre, D. B. Lindenmayer, C. Parmesan, H. P. Possingham y C. D. Thomas. 2008. Assisted colonization and rapid climate change. *Science* 321:345-346.

Hole, D. G., S. G. Willis, D. J. Pain, L. D. Fishpool, S. H. M. Butchart, Y. C. Collingham, C. Rahbek y B. Huntley. 2009. Projected impacts of climate change on a continent-wide protected area network. *Ecology Letters* 12:420-431.

Holt, R. D. y T. H. Keitt. 2005. Species' borders: a unifying theme in ecology. *Oikos* 108:3-6.

Hugall, A., C. Moritz, A. Moussalli y J. Stanisic. 2002. Reconciling paleodistribution models and comparative phylogeography in the wet tropics rainforest land snail *Gnarosophia bellendenkerensis* (Brazier 1875). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:6112-6117.

Hughes, C. L., C. Dytham y J. K. Hill. 2007. Modeling and analyzing evolution of dispersal in populations at expanding range boundaries. *Ecological Entomology* 32:437-445.

Iverson, L. R., M. W. Schwartz y A. M. Prasad. 2004. Potential colonization of newly available tree-species habitat under climate change: an analysis for five eastern US species. *Landscape Ecology* 19:787-799.

Jetz, W., D. S. Wilcove y A. P. Dobson. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology* 5:1211-1219.

Jiménez-Valverde, A., J. M. Lobo y J. Hortal. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modeling. *Diversity and Distributions* 14:885-890.

Jump, A. S. y J. Peñuelas. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8:1010-1020.

Jump, A. S., J. Peñuelas, L. Rico, E. Ramallo, M. Estiarte, J. A. Martínez-Izquierdo y F. Lloret. 2008. Simulated climate change provokes rapid genetic change in the Mediterranean shrub *Fumana thymifolia*. *Global Change Biology* 14:637-643.

Kearney, M. y W. P. Porter. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* 85:3119-3131.

Keith, D. A., H. R. Akcakaya, W. Thuiller, G. F. Midgley, R. G. Pearson, S. J. Phillips, H. M. Regan, M. B. Araújo y T. G. Rebelo. 2008. Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters* 4:560-563.

Kerr, J. T. y M. Ostrovsky. 2003. From space to species: ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology and Evolution* 18:299-305.

Knowlton, J. L. y C. H. Graham. In press. Use of experiments to predict species' responses to land-use and climate change. *Biological Conservation*.

Kramer, K. 1995. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant Cell and Environment* 18:93-104.

La Sorte, F. A. y F. R. Thompson. 2007. Poleward shifts in winter ranges of North American birds. *Ecology* 88:1803-1812.

Liu, C. R., P. M. Berry, T. P. Dawson y R. G. Pearson. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28:385-393.

Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde y R. Real. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17:145-151.

Loiselle, B. A., C. A. Howell, C. H. Graham, J. M. Goerck, T. Brooks, K. G. Smith y P. H. Williams. 2003. Avoiding pitfalls of using species distribution models in conservation planning. *Conservation Biology* 17:1591-1600.

Loiselle, B. A., P. M. Jørgensen, T. Consiglio, I. Jiménez, J. G. Blake, L. G. Lohmann y O. M. Montiel. 2008. Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes? *Journal of Biogeography* 35:105-116.

Malcolm, J. R., A. Markham, R. P. Neilson y M. Garaci. 2002. Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography* 29:835-849.

McRae, B. H., N. H. Schumaker, R. B. McKane, R. T. Busing, A. M. Solomon y C. A. Burdick. 2008. A multi-model framework for simulating wildlife population response to land-use and climate change. *Ecological Modelling* 219:77-91.

Mitikka, V., R. K. Heikkinen, M. Luoto, M.B. Araújo, K. Saarinen, J. Poyry y S. Fronzek. 2008. Predicting range expansion of the map butterfly in northern Europe using bioclimatic models. *Biodiversity and Conservation* 17:623-641.

Monahan, W. B. y R. J. Hijmans. 2008. Ecophysiological constraints shape autumn migratory response to climate change in the North American field sparrow. *Biology Letters* 4:595-598.

Morin, X., D. Viner y I. Chuine. 2008. Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology* 96:784-794.

Moritz, C., J. L. Patton, C. J. Conroy, J. L. Parra, G. C. White y S. R. Beissinger 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322:261-264.

Muller-Landau, H. C. y B. D. Hardesty. 2005. Seed dispersal of woody plants in tropical forests: concepts, examples, and future directions. Pp. 267-309 en *Biotic interactions in the tropics*, editado por D. Burslem, M. Pinard y S. Hartley. Cambridge: Cambridge University Press.

Nathan, R. 2006. Long-distance dispersal of plants. Science 313:786-788.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37:637-669.

Pearman, P. B., C. F. Randin, O. Broennimann, P. Vittoz, W. O. Van Der Knaap, R. Engler, G. Le Lay, N. E. Zimmermann y A. Guisan. 2008. Prediction of plant species distributions across six millennia. *Ecology Letters* 11:357-369.

Pearson, R. G. y T. P. Dawson. 2005. Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: Identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. *Biological Conservation* 123:389-401.

Pearson, R. G., T. P. Dawson y C. Liu. 2004. Modeling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography* 27:285-298.

Pearson, R. G., C. J. Raxworthy, M. Nakamura y A. T. Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34:102-117.

Peterson, A. T., E. Martínez-Meyer y C. González-Salazar. 2004. Reconstructing the Pleistocene geography of the *Aphelocoma* jays (Corvidae). *Diversity and Distributions* 10:237-246.

Peterson, A. T. y A. S. Nyari. 2008. Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the thrush-like mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. *Evolution* 62:173-183.

Peterson, A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberon, R. H. Buddemeier y D. R. B. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416:626-629.

Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.

Phillips, S. J., M. Dudik, J. Elith, C. H. Graham, A. Lehmann, J. Leathwick y S. Ferrier. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications* 19:181-197.

Phillips, S. J., P. Williams, G. Midgley y A. Archer. 2008. Optimizing dispersal corridors for the Cape Proteaceae using network flow. *Ecological Applications* 18:1200-1211.

Pressey, R. L., M. Cabeza, M. E. Watts, R. M. Cowling y K. A. Wilson. 2007. Conservation planning in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution* 22:583-592.

Preston, K., J. T. Rotenberry, R. A. Redak y M. F. Allen. 2008. Habitat shifts of endangered species under altered climate conditions: importance of biotic interactions. *Global Change Biology* 14:2501-2515.

Randin, C. F., T. Dirnbock, S. Dullinger, N. E. Zimmermann, M. Zappa y A. Guisan. 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography* 33:1689-1703.

Roy, M. S., J. M. Cardosa da Sliva, P. Arctander, J. García-Moreno y J. Fjelsdå. 1997. The speciation of South American and African birds in montane regions. Pp. 325-344 en *Avian molecular evolution and systematics*, editado por D. Mindell. San Diego: Academic Press.

Skelly, D. K., L. N. Joseph, H. P. Possingham, L. K. Freidenburg, T. J. Farrugia, M.T. Kinnison y A. P. Hendry. 2007. Evolutionary responses to climate change. *Conservation Biology* 21:1353-1355.

Smith, T. B. y L. Bernatchez. 2008. Evolutionary change in human-altered environments. *Molecular Ecology* 17:1-8.

Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. F. De Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. Van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips y S. E.Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148.

Thuiller, W., C. Albert, M. B. Araújo, P. M. Berry, M. Cabeza, A. Guisan, T. Hickler, G. F. Midgely, J. Paterson, F. M. Schurr, M. T. Sykes y N. E. Zimmermann. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 9:137-152.

Thuiller, W., M. B. Araújo, R. G. Pearson, R. J. Whittaker, L. Brotons y S. Lavorel. 2004a. Biodiversity conservation: uncertainty in predictions of extinction risk. *Nature* 430:145-148.

Thuiller, W., L. Brotons, M. B. Araújo y S. Lavorel. 2004b. Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography* 27:165-172.

Turner, W., S. Spector, N. Gardiner, M. Fladeland, E. Sterling y M. Steininger. 2003. Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 18:306-314.

Tylianakis, J. M., R. K. Didham, J. Bascompte y D. A. Wardle. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363.

Vanderwal, J., L. P. Shoo, C. H. Graham y S. E. Williams. 2009. Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modeling: how far should you stray from what you know? *Ecological Modeling* 220:589-594.

Van Vuuren, D. P., O. E. Sala y H. M. Pereira. 2006. The future of vascular plant diversity under four global scenarios. *Ecology and Society* 11:25.

Vos, C. C., P. Berry, P. Opdam, H. Baveco, B. Nijhof, J. O'Hanley, C. Bell y H. Kuipers. 2008. Adapting landscapes to climate change: examples of climate-proof ecosystem networks and priority adaptation zones. *Journal of Applied Ecology* 45:1722-1731.

Walther, G. R. 2007. Tackling ecological complexity in climate impact research. *Science* 315:606-607.

Wieczorek, J., Q. G. Guo y R. J. Hijmans. 2004. The point-radius method for georeferencing locality descriptions and calculating associated uncertainty. *International Journal of Geographical Information Science* 18:745-767.

Williams, P., L. Hannah, S. Andelman, G. Midgley, M. Araújo, G. Hughes, L. Manne, E. Martinez-Meyer y R. Pearson. 2005. Planning for climate change: identifying minimum-dispersal corridors for the cape Proteaceae. *Conservation Biology* 19:1063-1074.

Williams, S. E., E. E. Bolitho y S. Fox. 2003. Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 270:1887-1892.

Cambio Climático y Áreas Protegidas en los Andes Tropicales

Dirk Hoffmann, Imke Oetting, Carlos Alberto Arnillas y Roberto Ulloa

El cambio climático y el calentamiento global constituyen una realidad en la región andina y sus impactos se sienten cada vez con más fuerza (Vuille *et al.* 2003; IPCC 2007b; Marengo *et al.*, Capítulo 7). Los cambios en la temperatura y la humedad se reflejan principalmente en retrocesos de glaciares, cambios en los patrones de precipitación y una mayor frecuencia y severidad de eventos extremos como sequías e inundaciones. De hecho, el fenómeno de El Niño controla varios de estos eventos extremos y desde los años 70 muestra una mayor recurrencia e intensidad (Francou *et al.* 2005).

A pesar de la cantidad de evidencias del cambio climático reportadas hasta la fecha, no existe certeza sobre las condiciones climáticas en el futuro, lo cual queda reflejado en la variedad de pronósticos que arrojan los distintos modelos climáticos globales (Stainforth *et al.* 2007, Buytaert *et al.* 2009; Marengo *et al*., Capítulo 7). Esta incertidumbre es particularmente elevada para los cambios en la precipitación y en las regiones montañosas. Por ejemplo, se ha demostrado que los cambios en la temperatura se intensifican con la altura (Bradley *et al.* 2006; Hohmann *et al.* 2007). Sin embargo, se han llevado a cabo pocos estudios sobre los impactos del cambio climático en la biodiversidad en los Andes tropicales, y más específicamente en sus áreas protegidas.

Las áreas protegidas constituyen una de las principales herramientas para la conservación de la biodiversidad, puesto que contribuyen a la conservación de las especies y a la preservación de los procesos ecológicos clave para la supervivencia de todos los seres vivos, incluido el ser humano y sus sistemas productivos (Convenio sobre Diversidad Biológica - CDB, Séptima Conferencia de las Partes Contratantes, Decisión VII.28, 2004; Sandwith 2008; Lee y Jetz 2008). Muchas de las áreas protegidas de Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú cuentan con varias décadas de existencia (Figura 22.1), pero solo en los últimos 10 a 15 años los gobiernos nacionales han venido consolidando los sistemas de áreas protegidas (véase Chávez *et al.* 2005; Ribera y Liberman 2006; SERNAP 2007; Ulloa *et al*. 2007), después de la Cumbre de la Tierra de Rio de Janeiro de 1992. En la actualidad, casi el 15% de la superficie de los cuatro países forma parte de áreas protegidas

de nivel nacional, frente al 12% a nivel mundial (Secretaría General de la Comunidad Andina *et al*. 2007; Sandwith 2008). Además, gracias al aporte del Programa de Trabajo sobre Áreas Protegidas del CDB, en la mayoría de los países de los Andes tropicales se están produciendo cambios en los sistemas de áreas protegidas, como la integración de mecanismos de conservación complementarios en forma de áreas de conservación regionales, municipales, privadas, de comunidades locales, pueblos indígenas y afroamericanos (MAE 2007; GTZ – Grupo Biodiversidad 2008, PROMETA 2008).

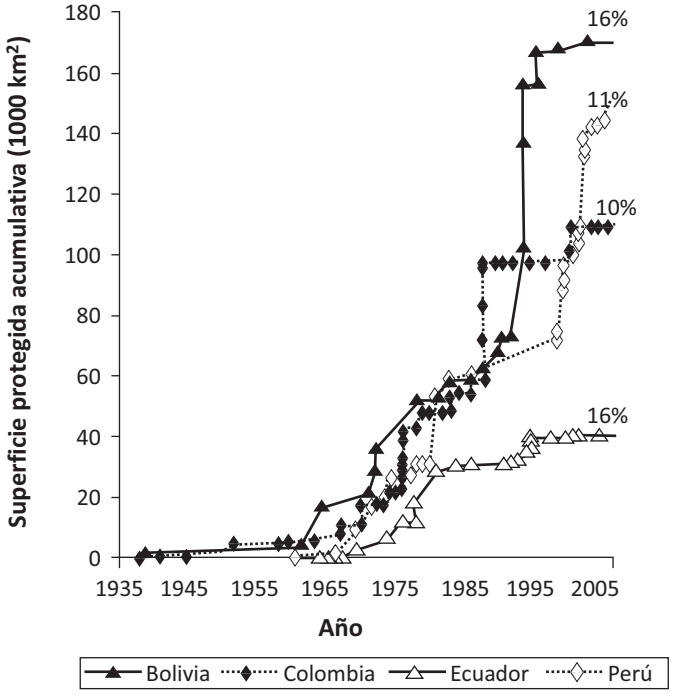


Figura 22.1. Incremento en el tiempo de la superficie incluida en áreas protegidas a nivel nacional en Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú. Cada punto de datos representa la creación de una nueva área protegida. Los valores indican la proporción actual de superficie nacional incluida en áreas protegidas. Fuente: Corporación Andina de Fomento y Conservación Internacional. Sistema de Información Geográfica Cóndor.

No tenemos conocimiento de estudios o análisis confiables y detallados de la representatividad de los diferentes sistemas de áreas protegidas de la región y las estimaciones del número de especies incluidas en ellas varían mucho. En la vertiente occidental de la cordillera de los Andes casi no existen áreas protegidas que cubran gradientes altitudinales amplios. Especialmente este es el caso de los Andes de Perú y las tierras altas occidentales de Bolivia, donde los desiertos costeros (en el caso de Perú), la puna y otros ecosistemas altoandinos reciben poco interés y atención por parte del mundo de la conservación al ser considerados “pobres” en especies (Chávez *et al.* 2005). En el caso de Ecuador y Colombia se observan algunas áreas protegidas más extensas en la vertiente del Pacífico, pero no tantas como en la vertiente amazónica, lo que deriva en una baja representación de muestras altitudinalmente continuas.

Frente a esta realidad, nos preguntamos: (1) ¿Cuáles son los impactos del cambio climático en la biodiversidad de las áreas protegidas de la región? (2) ¿Están las áreas protegidas ubicadas en los lugares más adecuados para garantizar la supervivencia de sus especies y servicios ambientales frente a los posibles impactos del cambio climático? (3) ¿Cuáles son las (posibles) reacciones de los administradores de las áreas protegidas frente a la amenaza del cambio climático? El capítulo termina con recomendaciones para el diseño y manejo de los sistemas nacionales de áreas protegidas e indicaciones para orientar futuras investigaciones acerca del impacto del cambio climático en las áreas protegidas de la región.

Este capítulo es el primer intento a nivel regional de recopilar la información existente y la literatura disponible, y de sintetizar la discusión internacional sobre esta temática. Para obtener información específica de los cuatro países (Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú), se han incluido principalmente informes de consultoría y documentos de las oficinas de áreas protegidas y comunicaciones personales de diversos expertos. El proyecto GLORIA (Iniciativa Global para la Investigación en Ambientes Alpinos, www.gloria.ac.at) es una iniciativa que integra el cambio climático y la biodiversidad en los sistemas de alta montaña y mantiene siete lugares de investigación (Pauli *et al.* 2003) en los Andes tropicales.

Impactos del Cambio Climático en la Biodiversidad

El cambio climático constituye una realidad nueva y compleja que conlleva mucha incertidumbre respecto a la magnitud y al carácter de sus impactos en la biodiversidad (Schliep *et al.* 2008). Varios estudios alertan sobre las consecuencias del cambio climático acelerado, especialmente cambios en la distribución geográfica de las especies y ecosistemas (Midgley *et al*. 2002; Dudley 2003; Hansen *et al.* 2003; Ibisch 2003; IPCC 2007b; Hannah *et al.* 2007; Higgins 2007). Probablemente la resiliencia de muchos ecosistemas ante las perturbaciones será rebasada durante este siglo debido a una combinación sin precedentes de cambio climático, perturbaciones asociadas a este (inundaciones, sequías, fuegos, invasión de especies exóticas) y otros factores como cambios en el uso del suelo, contaminación y sobreexplotación de recursos (IPCC 2007a; Stolton *et al.* 2008).

La información sobre los impactos del cambio climático en la biodiversidad de los Andes tropicales es todavía muy escasa (Larsen *et al.,* Capítulo 3; Aguirre *et al.,* Capítulo 4 y Anderson *et al.,* Capítulo 1; véase también Gallardo *et al.* 2008 para una revisión de bibliografía sobre cambio climático producida en Perú). En general, se esperan desplazamientos altitudinales y latitudinales de las distribuciones de las especies y ecosistemas debido a los cambios de temperatura (Colwell *et al.* 2008), aunque no existe suficiente información para pronosticar la magnitud de este fenómeno en los Andes tropicales (véase Larsen *et al.,* Capítulo 3). El retroceso de los glaciares implica cambios en la estacionalidad de la disponibilidad de agua en los ecosistemas (Francou 2000, 2005; Van der Hammen *et al*. 2002; Hoffmann 2008; Anderson *et al.,* Capítulo 1). Se esperan cambios en la fenología de las plantas y animales (véase Aguirre *et al.,* Capítulo 4) y en los ciclos biogeoquímicos, así como un incremento de la evapotranspiración debido al aumento de las

temperaturas promedio. En los Andes tropicales, los impactos del cambio climático se superponen con patrones complejos de distribución de la biodiversidad a lo largo de los gradientes altitudinales, latitudinales y de humedad. En consecuencia, las áreas protegidas de la región no serán suficientes por sí solas como herramientas para la conservación y manejo de la biodiversidad.

Relaciones entre el Cambio Climático y otros Factores que Impactan la Biodiversidad de las Áreas Protegidas

La biodiversidad de la región andina se ve impactada por varios factores, siendo los principales el cambio en el uso del suelo o su uso inapropiado, lo que puede llevar a procesos de desertificación (Hewson *et al*. 2008; Peredo-Videa 2008). Los Andes tropicales han estado habitados por los humanos durante miles de años, con un uso extensivo de muchas áreas (véase Young, Capítulo 8), y muchos ecosistemas no se encuentran en su "estado natural" en sentido estricto. Las áreas protegidas se han creado con frecuencia en regiones con asentamientos humanos o actividades de uso del suelo previamente establecidos, y no siempre con el consentimiento de las poblaciones locales. Por tanto, parece apropiado hablar de "dinámicas naturales" que se entrelazan con las dinámicas políticas, económicas y culturales.

La población ya está percibiendo modificaciones climáticas, y esto ha dado lugar a cambios en los patrones locales de uso del suelo, como los desplazamientos de los cultivos hacia arriba. Además, los incrementos de la temperatura en los pastizales altoandinos podrían generar un aumento de la productividad del ecosistema, con el consiguiente incremento de la presión ganadera. Por otra parte, el posible incremento en la evapotranspiración podría conducir a la reducción de la disponibilidad de agua en las partes bajas de las cuencas. Será necesario incluir análisis de los cambios del uso del suelo en la planificación de la conservación para entender de manera integral los impactos del cambio climático en la biodiversidad (Higgins 2007). Los impactos de los cambios en el uso del suelo pueden incluso ser más relevantes a corto y mediano plazo que el propio cambio climático (Jetz *et al.* 2007). Se esperan los impactos negativos más fuertes allí donde los cambios en el uso del suelo y el cambio climático actúen de forma sinérgica (Ibisch 2004; IPCC 2007a; Stolton *et al.* 2008; Suárez *et al.,* Capítulo 9). La aplicación de principios y modelos ecológicos que no incorporan el uso humano del suelo probablemente no aportarán resultados realistas (Halpin 1997; Hannah *et al.* 2002).

Las Áreas Protegidas como "Víctimas" del Cambio Climático

Dado que la biodiversidad y el uso del suelo están siendo afectados por el cambio climático y que los cambios en los usos del suelo impactan la biodiversidad de manera directa, queda claro que las áreas protegidas también son "víctimas" del cambio climático. Por tanto, es necesario revisar las estrategias de conservación para que sean efectivas en un futuro cuyo clima será diferente (Hannah *et al.* 2002).

Ya en la década de 1990, Halpin (1997) señaló que la posibilidad de un cambio climático acelerado causado por las emisiones de gases de efecto invernadero constituye un serio desafío para las áreas protegidas y otros paisajes naturales. Durante los últimos diez años, la comunidad conservacionista ha tomado cada vez más conciencia sobre el impacto potencial del cambio climático en los sistemas de áreas protegidas y su manejo (Hannah *et al.* 2002; Araújo 2004; Ibisch 2004; Badeck *et al.* 2007; Hannah *et al*. 2007; Coenen *et al.* 2008; Hannah 2008; Hewson *et al.* 2008; Lee y Jetz 2008; Sandwith 2008; Welch 2008; Hole *et al.* 2009).

Más recientemente, las entidades dedicadas a la conservación en los Andes tropicales han comenzado a incorporar en sus agendas el impacto del cambio climático sobre las áreas protegidas utilizando métodos científicos para orientar la planificación y la práctica de la conservación. Por ejemplo, uno de los primeros trabajos que incluyeron los posibles impactos del cambio climático en la planificación de la conservación fue un análisis de los vacíos de representatividad del sistema de áreas protegidas de Bolivia (Consorcio FAN *et al*. 2005). En este análisis, se señalan los corredores altitudinales y ribereños como prioridad para asegurar la conectividad de ecosistemas y mitigar los efectos del cambio climático. También se anticipa que el riesgo de sequías puede incrementarse en los bosques húmedos tropicales (Consorcio FAN *et al.* 2005).

En este proceso de revisión de estrategias, la comunidad conservacionista ha empezado a discutir opciones complementarias utilizando las estrategias existentes en la actualidad, como los corredores biológicos latitudinales y altitudinales (ej. Bennett 1998), pero también se está debatiendo la validez del concepto clásico de área protegida. Existe un consenso internacional cada vez mayor sobre el hecho de que las áreas protegidas geográficamente "fijas" y cada vez más aisladas debido a la destrucción del hábitat que las rodea serán cada vez menos capaces de responder a los desplazamientos de las distribuciones de las especies ocasionados por el cambio climático (Coenen *et al.* 2008; Hannah *et al.* 2007).

Reacciones de los Manejadores de las Áreas Protegidas frente al Cambio Climático

A nivel nacional, las áreas protegidas siguen siendo la principal herramienta para la conservación. Por tanto, el principal mecanismo de adaptación al cambio climático sigue siendo la identificación de áreas prioritarias para la conservación. En consecuencia, un tema fundamental es la identificación de criterios y metodologías que permitan delimitar áreas prioritarias y la correspondiente actualización de los planes de manejo que se generan para cada área.

Se han logrado importantes avances en todos los países de los Andes tropicales en relación a la identificación de zonas prioritarias para la creación de áreas protegidas. En el caso del Perú, por ejemplo, las primeras propuestas planteaban crear parques nacionales para garantizar la representatividad de tres regiones naturales, la costa, los Andes y la Amazonía (Vílchez 1968), donde las áreas propuestas no garantizaban la continuidad de los procesos ecológicos. Desde entonces, se han ido incorporando en la región mejoras significativas en el mapeo de los ecosistemas

y las distribuciones de las especies incluidas en los planes de conservación y en los últimos años se han empleado métodos más formales para la selección de los sitios prioritarios (MDSP 2001; Ibisch y Mérida 2003; Consorcio FAN *et al.* 2005; MAE 2007; Ponce *et al.* 2007; SERNAP 2007; SERNANP 2009). Sin embargo, en ninguno de los procesos de priorización liderados por las autoridades nacionales se han tomado en cuenta los posibles impactos del cambio climático, debido en parte a la falta de información y metodologías de referencia. Las áreas protegidas se mencionan en las estrategias nacionales de cambio climático, pero aún faltan herramientas conceptuales, sobre todo para priorizar las investigaciones y desarrollar estrategias de adaptación y mitigación.

Por otro lado, en algunos planes de manejo de áreas protegidas se ha empezado a incorporar el tema. Por ejemplo, en Bolivia comenzaron a incluirse los posibles impactos del cambio climático en los planes de manejo de las áreas protegidas Madidi (SERNAP y WCS 2005), Pilón Lajas (SERNAP y CRTM 2007), Apolobamba (SERNAP y CG ANMIN Apolobamba 2006) y San Matías (SERNAP y CG ANMI San Matías 2008). El impacto del cambio climático se identificó simplemente como "amenaza" en el Madidi y se plantearon nuevos programas de investigación para Pilón Lajas y Apolobamba. Solo se ha incluido una proyección del cambio climático en el caso del área protegida San Matías, donde se esperan disminuciones graduales de la precipitación. Aún así, estos planes de manejo comparten una debilidad en su capacidad para el análisis, monitoreo, adaptación y mitigación del cambio climático. Esta situación es similar en el resto de los países de los Andes tropicales. En la región aún no se ha dado al tema del cambio climático la importancia que requiere en la planificación y gestión de los sistemas nacionales ni en el manejo de áreas protegidas individuales.

Esta situación se explica en parte porque desde el punto de vista de los manejadores de áreas protegidas existen necesidades más urgentes que la planificación para el cambio climático, incluyendo el avance de la frontera agrícola y los asentamientos humanos, los proyectos de infraestructura, la explotación de petróleo, gas y minerales, la producción de coca y otros (Fjeldså *et al*. 2005; Greenwood 2005; Schliep *et al*. 2008). La escasez de información científica de referencia en los Andes tropicales también obstaculiza la toma de decisiones vinculadas al cambio climático. Teniendo en cuenta algunas investigaciones (Ibisch y Nowicki 2004; Ibisch *et al.* 2007) e iniciativas recientes (Iniciativa Global para la Investigación en Ambientes Alpinos; véase también Pauli *et al.* 2003), urge el diseño e implementación de estrategias de conservación más efectivas, tanto dentro como fuera de las áreas protegidas. Esto incluye la necesidad de consolidar procesos de planificación que incorporen análisis del cambio climático y que fortalezcan la gobernabilidad de las áreas protegidas, los mecanismos de planificación del uso de suelo y el manejo de los recursos naturales en general.

Áreas Protegidas: Elementos Clave en la Mitigación y Adaptación

Las redes de áreas protegidas siguen siendo la herramienta más importante en la conservación de la biodiversidad a nivel global (Hole *et al.* 2009). Además, se está reconociendo el papel de las áreas protegidas en el secuestro y retención de carbono y, por ende, en la mitigación de los impactos del cambio climático (Dudley 2008; Sandwith 2008). En los países de la región andina están llevándose a cabo una serie de propuestas de proyectos que buscan contribuir a la prevención de la deforestación y degradación de los bosques en las zonas de influencia de áreas protegidas (REDD) y en las mismas áreas protegidas (REDD+). Sin embargo, la viabilidad e importancia de estas iniciativas se encuentran aún en discusión como parte de los debates para un acuerdo post-Kyoto. Esta incertidumbre no ha impedido la implementación de varios proyectos en la región, aunque cada país sigue un enfoque diferente. Las distintas iniciativas están revisando las metodologías de estimación de la biomasa, las tasas de deforestación históricas y el modelamiento de la deforestación futura. Para fortalecer estas propuestas será imprescindible fomentar la investigación sobre el papel de los ecosistemas en la emisión y secuestro de los gases de efecto invernadero y la disminución de las tasas de deforestación como parte de las políticas de Estado (PNCC 2007; Gobierno del Perú, D.S. Nº 086-2003-PCM).

Existen evidencias de que los sistemas de áreas protegidas y las áreas protegidas bien manejadas pueden, además de mitigar los impactos negativos del cambio climático, ofrecer oportunidades para el diseño e implementación de estrategias de adaptación a través del suministro de servicios ecológicos clave (Dudley y Stolton 2003; Sandwith 2008). Algunos estudios vinculados al Programa de Adaptación al Cambio Climático en Perú (Salzmann *et al*. 2009) han evaluado las mejores estrategias de adaptación al cambio climático en la zona altoandina, aunque la mayoría no tomaron en cuenta las áreas protegidas. Para que las áreas protegidas puedan desempeñar un papel en la adaptación al cambio climático, es necesario un cambio de paradigma en las estrategias y acciones de conservación, asegurando así que los objetivos de conservación perduren en el tiempo en las áreas protegidas y que éstas puedan seguir brindando servicios ambientales clave. Es importante en este contexto que las estrategias nacionales de cambio climático incluyan objetivos estratégicos directamente vinculados con las áreas protegidas, fortaleciendo los mecanismos de adaptación de las poblaciones cercanas y preservando los ecosistemas estratégicos como protección contra los desastres naturales derivados del cambio climático.

Según Stolton *et al*. (2008), las funciones de las áreas protegidas en la mitigación y adaptación al cambio climático deberían gozar de mayor reconocimiento y ser incorporadas en la planificación y gestión efectiva de las áreas protegidas y de sus estrategias de financiamiento. Un enfoque innovador que contribuye a fortalecer la capacidad de adaptación de las áreas protegidas es el análisis de la intersección entre los sistemas ecológicos y sociales, y esto se refleja en el enfoque ecosistémico del Convenio sobre Diversidad Biológica, que conduce a la resiliencia de los sistemas socioeconómicos, sistemas de aprendizaje social e institucional (Berkes 2002; Shepherd 2006; F. Berkes com. pers.; Buitrón com. pers.). Esta interacción se hace evidente a través de la participa-

ción de la sociedad en el manejo de las áreas protegidas en Bolivia, Ecuador y Perú. Otro ejemplo son los mecanismos de gestión compartida que involucran en diferentes grados a los actores locales en la planificación y gestión de las áreas protegidas, donde debería incluirse la generación de capacidades para la adaptación al cambio climático (Berkes 2002; Holling 1973; Carrillo *et al.* 2007; Schliep *et al.* 2008; F. Berkes com. pers.).

Se ha adoptado un enfoque interesante en Colombia, donde el actual desarrollo de medidas de adaptación al cambio climático para los altos Andes se centra en el diseño de planes "de vida" adaptativos. Estos planes son construidos de forma participativa y permiten iniciar discusiones con las comunidades e instituciones acerca de la planificación del uso del suelo y la adaptación al cambio climático. Además, como se trata de un proceso documentado, permite recopilar todas las lecciones aprendidas (M. M. Medina *in litt*.).

El Cambio Climático y el Diseño de Sistemas (Nacionales) de Áreas Protegidas

Hace una década, Cowling *et al*. (1999) constataron que la incorporación del elemento cambio climático en el diseño de los sistemas de áreas protegidas estaba todavía en sus inicios. La discusión académica sobre este tema ha avanzado (Araújo *et al.* 2004; Hannah *et al.* 2008), concentrándose en dos líneas de pensamiento principales: (1) ¿Se deberían enfocar los esfuerzos de conservación exclusivamente en los sistemas nacionales o regionales de áreas protegidas, o deberían incluir también paisajes situados fuera de ellos? ¿Qué medidas deberían tomarse fuera de los espacios oficialmente protegidos? (2) ¿Son las áreas protegidas una herramienta ideal y suficiente? ¿La representación de las especies, hábitats y ecosistemas debería ser aún el objetivo principal de la conservación, o deberían adoptarse objetivos dinámicos como el mantenimiento de la funcionalidad de los ecosistemas? ¿Cómo tendrían que cambiar los sistemas nacionales para adecuarse al cambio climático? En base a un estudio comparativo de México, África del Sur y Europa, Hannah *et al.* (2007) llegaron a la conclusión que los sistemas de áreas protegidas actuales necesitarían un aumento sustancial de su superficie para garantizar las metas de representación de especies frente al cambio climático, principalmente para proporcionar hábitats adecuados dentro de los rangos de distribución futuros de las especies (Hannah *et al.* 2002; Jetz *et al.* 2007).

En la región andina existe una tendencia a incorporar nuevas áreas protegidas, manejadas a niveles locales y regionales, en los sistemas nacionales (Hoffmann 2007), lo que también se puede encontrar en los Planes Maestros de Colombia, Ecuador, Bolivia y Perú. Estas áreas, en la mayoría de los casos manejadas por gobiernos municipales, comunidades locales o pueblos indígenas, pueden desempeñar un papel vital al complementar los esfuerzos nacionales de conservación de la biodiversidad (MAE 2007; PROMETA 2008). Además, se está trabajando en el establecimiento de varios corredores de conservación, tanto al nivel nacional como regional (ej. corredor Vilcabamba-Amboró entre Perú y Bolivia; los corredores Abiseo-Condor Kutukú y Podocarpus-Tabaconas-El Tablón entre Perú y Ecuador, tres corredores altitudinales en las vertientes orientales de Colombia). Esto refleja la preocupación sobre la necesidad de establecer corredores verticales

y horizontales entre las áreas protegidas, tanto para incrementar la probabilidad de proteger los objetivos de conservación como para proporcionar a las especies corredores de dispersión (Hannah *et al.* 2002; Ibisch y Araújo 2003; Consorcio FAN *et al*. 2005; Ibisch *et al.* 2007). Aún cuando estas iniciativas son importantes, parecen insuficientes teniendo en cuenta el limitado conocimiento sobre la distribución y requerimientos ecológicos de las especies andinas. Un primer paso hacia la adaptación al cambio climático sería la inclusión de análisis de incertidumbre y similares en la planificación estratégica (Hannah *et al.* 2002).

Sin embargo, este método parece tener sus limitaciones. Por ejemplo, en un estudio de modelamiento de la red de Áreas Importantes para las Aves (AIA) de África, Hole *et al.* (2009) determinaron que el cambio climático conducirá tanto a una pérdida de especies como a la llegada de especies "nuevas" en las diferentes AIA. Esto es un buen ejemplo de las limitaciones del enfoque basado en la representatividad de las especies, llegando a la conclusión de que es necesario reevaluar la idea de establecer áreas protegidas solo para mantener la composición de especies que existe en la actualidad (Ibisch *et al.* 2007; Hole *et al.* 2009). De forma similar, Hansen y Biringer (2003) concluyeron que peligros ambientales como el cambio climático hacen que sea imprescindible ampliar los esfuerzos de conservación más allá de los límites de las áreas protegidas, puesto que en el futuro la distribución de los ecosistemas y biomas podría ser diferente a la actual.

Estas preocupaciones están empezando a perfilar una nueva línea de discusión. Ibisch *et al*. (2007) proporcionan la descripción de un nuevo paradigma: la persistencia de la biodiversidad solo puede garantizarse si los procesos ecológicos y evolutivos se mantienen, ya que constituyen la auténtica base de la biodiversidad. La aplicación de este nuevo paradigma se expresa también en el enfoque ecosistémico del CDB (Shepherd 2006). Deberían incorporarse de forma efectiva los procesos ecológicos y evolutivos en la planificación de la conservación, así como la identificación de sus requerimientos espaciales (Balmford *et al.* 1998; Ibisch *et al.* 2007). Esto implica la necesidad de definir objetivos dinámicos de conservación para las áreas protegidas –el paso de la "representación" a la "persistencia" puede ser el cambio de paradigma más importante de la conservación moderna (Cowling *et al*. 1999).

En un análisis del corredor Amboró-Madidi, Ibisch *et al.* (2007) sugieren algunos componentes esenciales para cambiar con éxito el paradigma hacia la conservación funcional en el contexto del enfoque ecosistémico: los esfuerzos no deberían concentrarse únicamente en las especies y/o patrones actuales de biodiversidad, sino incorporar dimensiones temporales y espaciales más amplias y complejas, tratando de conservar la funcionalidad de los ecosistemas con todos sus procesos, incluyendo los desplazamientos de la biodiversidad (véase también Bennett 1998). Se puede concluir que la conservación efectiva de la biodiversidad del planeta frente al cambio climático dependerá de redes de áreas protegidas bien definidas que integren la conectividad funcional a niveles regionales y continentales (Hannah 2008; Hole *et al*. 2009). Las necesidades futuras para el diseño de sistemas de áreas protegidas deberían incluir estrategias para la

conservación y gestión de los paisajes culturales fuera de las mismas, tomando en cuenta los planteamientos del enfoque ecosistémico del CDB (Recharte 2001; Shepherd 2006; Buitrón com. pers.). Este enfoque es fundamental, dada la tendencia actual a limitar el manejo de las áreas protegidas al interior de las reservas, sin darle mucha importancia a las zonas de amortiguación adyacentes. Por ello, se requiere una propuesta para que las áreas protegidas proporcionen herramientas a los acuerdos institucionales a nivel local y subregional para la participación de la sociedad civil.

Se necesita consolidar la incorporación en los planes de conservación de servicios ambientales que mejoren las condiciones de vida de las personas que viven dentro y alrededor de las áreas protegidas. Existen ya categorías de áreas protegidas cuya finalidad es, expresamente, el abastecimiento de servicios como el agua. Sin embargo, es necesario crear mecanismos que ayuden a incluir estos criterios en la identificación de las áreas prioritarias, considerando las poblaciones locales más como beneficiarias directas que como una fuente de resistencia.

Por último, es necesario consolidar estrategias regionales que ayuden a identificar áreas protegidas transfronterizas. Las iniciativas de carácter regional como el Atlas de Ecosistemas de los Andes tropicales (Josse *et al.* 2009; véase también Josse *et al*., Capítulo 10) constituyen un paso importante en esa dirección para garantizar la conectividad de los ecosistemas. También es necesario incentivar los canales de comunicación entre la sociedad civil y los gobiernos nacionales para que las iniciativas y prioridades identificadas por la sociedad civil en las áreas de frontera puedan ser incorporadas en las agendas nacionales. En este contexto, una experiencia como la de la región Madre de Dios-Acre-Pando resulta particularmente interesante por su establecimiento exitoso de canales de comunicación entre ONG, universidades, gobiernos locales, comités locales de la sociedad civil, gobiernos regionales e incluso gobiernos nacionales.

Conclusiones y Recomendaciones

Las áreas protegidas de la región han evolucionado fuertemente como estrategia de conservación durante los últimos 30 años. Su maduración ha sido lenta y está aún en proceso de consolidación legal, institucional y de legitimación social. Se han logrado importantes avances bajo la premisa de que las áreas protegidas deben garantizar la representatividad de los ecosistemas y de las especies existentes en la actualidad. Sin embargo, el cambio climático impone nuevos retos y restricciones.

Para evaluar si los actuales esfuerzos de conservación son adecuados y entender mejor el impacto del cambio climático en la biodiversidad de las áreas protegidas, son esenciales tanto modelos climáticos regionales a menor escala como el inicio de estudios de la biodiversidad a largo plazo. Para poder responder de forma proactiva a los cambios climáticos en las áreas protegidas y sus redes, es imprescindible la evaluación de los impactos proyectados en el recambio y supervivencia de las especies en el tiempo (Hole *et al.* 2009).

Dado que la representatividad por sí sola ya no debería ser el criterio fundamental para la planificación de la conservación bajo condiciones de cambio climático, los nuevos procesos de planificación deberían tomar en cuenta los requerimientos de datos, los métodos de modelamiento y las necesidades institucionales. Esto permitiría, mediante el manejo adaptativo (véase Hole *et al*., Capítulo 2), adecuar las propuestas metodológicas a medida que los cambios en los ecosistemas y la composición de las especies se hacen más evidentes con el tiempo. Estas nuevas propuestas deberían tener en cuenta aspectos del cambio climático y los servicios ambientales relacionados con la conservación de la biodiversidad y su uso. También es fundamental que los análisis de vacíos incorporen el cambio climático de una forma más integral (Ibisch 2004; Ervin 2008).

Aunque las áreas protegidas probablemente son "víctimas" del cambio climático, es importante enfatizar que también se ven negativamente afectadas por otros fenómenos. Esto implica que las estrategias de conservación deben enfrentar tanto los impactos del cambio climático como los de la relación sinérgica entre el clima y los cambios de uso del suelo. Además, es importante rescatar el papel de las áreas protegidas como piezas clave en la mitigación de los impactos del cambio climático sobre todo en los servicios ambientales, especialmente la regulación de los ciclos hídricos y el secuestro de carbono.

Es fundamental una mayor participación de los manejadores de áreas protegidas en actividades de educación, investigación y monitoreo (Halpin 1997; Schliep *et al.* 2008), reconociendo que solo una alianza basada en el concepto del manejo adaptativo, donde la administración *in situ* contribuya progresivamente a probar y refinar ideas nuevas, puede enfrentar de manera efectiva las incertidumbres sobre la magnitud de los impactos del cambio climático en la biodiversidad (Hannah *et al*. 2002; Barnard y Thuiller 2008; Coenen *et al*. 2008). Se necesitan enfoques de manejo flexibles y dinámicos para hacer frente a las demandas de las condiciones futuras en constante cambio (Halpin 1997), lo que a su vez requiere regulaciones creativas e incentivadoras para un manejo adecuado de los sistemas de áreas protegidas. Aunque estos esfuerzos se han iniciado recientemente a diferentes niveles en Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, la falta de recursos humanos y financieros es una preocupación permanente. Por eso, frente al vacío de información y comunicación entre norte y sur, nos sumamos al llamado de Barnard y Thuiller (2008) a la colaboración entre los equipos de investigación de ambos hemisferios y de la región de los Andes tropicales.

Es fundamental reconocer el papel de las áreas protegidas en la generación de información que apoye la toma de decisiones en relación al cambio climático y a los servicios ambientales locales asociados a él. Por ello, sería conveniente establecer sistemas de monitoreo de aspectos clave de la biodiversidad y servicios ambientales para generar información que cuantifique el impacto del cambio climático dentro y fuera de las áreas protegidas.

Por último, es importante reconsiderar el papel de las áreas protegidas en su interacción con otras formas de uso del suelo necesarias para la sociedad. El desarrollo de estrategias de

conservación locales, reservas paisajísticas, áreas de usos múltiples, pagos por servicios ambientales y similares, pueden ayudar a que la sociedad considere las áreas protegidas como un componente clave para su propia subsistencia en el mediano y largo plazo. Por ello la propuesta de Colombia de incorporar dos enfoques, el enfoque ecosistémico y la adaptación basada en los ecosistemas, a los procesos de planificación y manejo (M. M. Medina *in litt.*) es un avance importante. En este enfoque combinado se identifica e implementa una amplia gama de estrategias para el manejo, conservación y restauración de los ecosistemas para asegurar que estos incrementen su resiliencia y reduzcan su vulnerabilidad, y así continúen prestando los servicios que permiten a los seres humanos adaptarse a los impactos del cambio climático (M. M. Medina *in litt*.).

La conservación de la biodiversidad frente al cambio climático necesita tanto adaptación (mejores estrategias de conservación) como mitigación (estabilización de gases de efecto invernadero en la atmósfera) para ser efectiva, especialmente durante la segunda mitad de este siglo (Hannah *et al.* 2007; Hewson *et al*. 2008).

Agradecimientos

Queremos expresar nuestros sinceros agradecimientos a E. Müller, S. Sánchez y a un revisor anónimo por sus comentarios en el texto original, y a Pedro Vásquez y María Mercedes Medina por sus valiosos aportes.

Literatura Citada

Araújo, M. B., M. Cabezas, W. Thuiller, L. Hannah y P. H. Williams. 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10:1618-1626.

Badeck, F.-W., K. Böhning-Gaese, W. Cramer, P. L. Ibisch, S. Klotz, S. Kreft, I. Kühn, K. Vohland y U. Zander. 2007. Schutzgebiete Deutschlands im Klimawandel – Risiken und Handlungsoptionen. *Naturschutz und biologische Vielfalt* 46:151-167.

Balmford, A., G. M. Mace y J. R. Ginsberg. 1998. The challenges to conservation in a changing world: putting processes on the map. Pp. 1-28 en *Conservation in a changing world*, editado por G. M. Mace, A. Balmford y J.R. Ginsberg. Cambridge: Cambridge University Press.

Barnard, P. y W. Thuiller. 2008. Global change and biodiversity: future challenges. *Biology Letters* 4:553-555.

Bennett, A. F. 1998. *Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation*. Gland and Cambridge: International Union for the Conservation of Nature.

Berkes, F. 2002. Cross-scale institutional linkages: perspectives from the bottom up. Pp. 293-321 en *The drama of the commons*, editado por E. Ostrom, T. Dietz, N. Dolsak, P. C. Stern, S. Stonich y E. U. Weber. Washington, DC: National Academy Press.

Bradley, R. S., M. Vuille, H. F. Díaz y W. Vergara. 2006. Climate change: threats to water supplies in the tropical Andes. *Science* 312:1755-1756.

Buytaert, W., R. Celleri y L. Timbe. 2009. Predicting climate change impacts on water resources in the tropical Andes: the effects of GCM uncertainty. *Geophysical Research Letters* 36:L07406.

Carrillo, J., A. Castillo Ordinola, P. Fernández-Dávila, C. F. Ponce del Prado, I. Prem y S. Sánchez Huamán. 2007. *Informe Nacional - Perú, 2007, del sistema nacional de áreas naturales protegidas por el Estado Peruano (SINANPE)*. Lima: Instituto Nacional de Recursos Naturales, UICN, y Programa Desarrollo Rural Sostenible de la GTZ. Disponible en: http://www.iabin.info/RANPA_SP/Alianzas/Informe%20Nacional%202007.pdf.

Chávez, J., S. Sánchez, C. Ponce y L. Alfaro (eds.). 2005. *Las áreas naturales protegidas del Perú: informe nacional 2005*. Lima: INRENA, UICN, WCPA, KfW, Conservación Internacional y BIOFOR. 179 pp.

Coenen, D., I. Porzecanski y T. L. Crisman. 2008. Future directions in conservation and development: incorporating the reality of climate change. *Biodiversity* 9(3-4):106-113.

Colwell, R. K., G. Brehm, C. L. Cardelús, A. C. Gilman y J. T. Longino. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322:258-261.

Consorcio Fundación Amigos de la Naturaleza (FAN) – Tropico – CEP – NORDECO. 2005. *Análisis de vacíos de representatividad del sistema nacional de áreas protegidas*. Informe no publicado. Santa Cruz de la Sierra: Fundación Amigos de la Naturaleza.

Convention on Biological Diversity (CBD). 2004. *Seventh Conference of the Parties, Decision VII/28. Protected areas.* Disponible en: http://www.cbd.int/doc/decisions/cop-07/cop-07-dec-28-en.pdf.

Cowling, R. M., R. L. Pressey, A. T. Lombard, P. G. Desmet y A. G. Ellis. 1999. Diversity, stability and conservation of Mediterranean-type ecosystems in a changing world. *Diversity and Distributions* 5:51-71.

Dudley, N. 2003. *No place to hide: effects of climate change on protected areas*. Berlin: WWF. 12 pp.

Dudley, N. 2008. The use of protected areas as tools to apply REDD carbon offset schemes. *Policy Matters* 16:99-107.

Dudley, N. y S. Stolton. 2003. Ecological and socio-economic benefits of protected areas in dealing with climate change. Pp. 217-233 en *Buying time: a user's manual for building resistance and resilience to climate change in natural systems*, editado por L. J. Hansen, J. L. Biringer y J. R. Hoffman. Berlin: WWF. 246 pp.

Ervin, J. 2008. Integrating climate change into the ecological gap assessment process. *Policy Matters* 16:116-118.

Fjeldså, J., M. D. Álvarez, J. M. Lazcano y B. León. 2005. Illicit crops and armed conflict as constraints on biodiversity conservation in the Andes region. *Ambio* 34:205-211.

Francou, B., E. Ramírez, B. Cáceres y J. Mendoza. 2000. Glacier evolution in the tropical Andes during the last decades of the 20th century: Chacaltaya, Bolivia, and Antizana, Ecuador. *Ambio* 29:416-422.

Francou, B., P. Ribstein, P. Wagnon, E. Ramírez y B. Pouyaud. 2005. Glaciers of the tropical Andes. Indicators of global climate variability. Pp. 197-204 en *Global change and mountain regions*, editado por U. M. Huber, H. K. M. Bugman, y M. Reasoner. Dordrecht: Springer.

Gallardo, M., A. Gómez, J. Torres y A. Walter (eds.). 2008. *Directorio nacional. Cambio climatic en el Perú.* Lima: Soluciones Prácticas-ITDG. 130 pp. Disponible en: http://www.itdg.org.pe/publicaciones/pdf/CAMBIO%20CLIMATICO%20PERU.pdf.

General Secretariat of the Andean Community, United Nations Environmental Program y Spanish International Cooperation Agency. 2007. *Where do we start? The Andean Community´s top climate change priorities*. Lima: General Secretariat of the Andean Community, United Nations Environmental Program y Spanish International Cooperation Agency.

Gobierno del Perú. 2003. *Decreto supremo 086-2003-PCM. Estrategia nacional sobre cambio climático*. (Norma actualizada al 25 de mayo de 2009). Lima: Gobierno del Perú.

Greenwood, G. B. 2005. What are the important global change themes and issues in mountain biosphere reserves? Pp. 179-194 en *Projecting global change impact and sustainable land use and natural resources management in mountain biosphere reserves*. París: UNESCO.

GTZ – Grupo Biodiversidad. 2008. *Áreas de conservación municipal. Una oportunidad para la conservación de la biodiversidad y el desarrollo local. Reflexiones desde América Latina y el Caribe*. Disponible en: http://www.pdrs.org.pe/img_upload_pdrs/36c22b17acbae902af95f805cbae1ec5/Informativo_ACM.pdf.

Halpin, P. N. 1997. Global climate change and natural-area protection: management responses and research directions. *Ecological Applications* 7:828-843.

Hannah, L. 2008. Protected areas and climate change. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134:201-212.

Hannah, L., R. Dave, P. P. Lowry II, S. Andelman, M. Andrianarisata, L. Andriamaro, A. Cameron, R. Hijmans, C. Kremen, J. MacKinnon, H. Hanitriniaina Randrianasolo, S. Andriambololonera, A. Razafimpahanana, H. Randriamahazo, J. Randrianarisoa, P. Razafinjatovo, C. Raxworthy, G. E. Schatz, M. Tadross y L. Wilmé. 2008. Climate change adaptation for conservation in Madagascar. *Biology Letters* 4:590-594.

Hannah, L., G. Midgley, S. Andelman, M. B. Araújo, G. Hughes, E. Martínez-Meyer, R. G. Pearson y P. Williams. 2007. Protected area needs in a changing climate. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:131-138.

Hannah, L., G. Midgley, D. Millar. 2002. Climate change-integrated conservation strategies. *Global Ecology and Biogeography* 11:485-495.

Hansen, L. J. y J. L. Biringer. 2003. Building resistance and resilience to climate change. Pp. 9-14 en *Buying time: a user's manual for building resistance and resilience to climate change in natural systems*, editado por L. J. Hansen, J. L. Biringer y J. R. Hoffman. Berlin: WWF. 246 pp.

Hansen, L. J., J. L. Biringer y J. R. Hoffman (eds.). 2003. *Buying time: a user's manual for building resistance and resilience to climate change in natural systems*. Berlín: WWF. 246 pp.

Hewson, J., E. Ashkenazi, S. Andelman y M. Steininger. 2008. Projected impacts of climate change on protected areas. *Biodiversity* 9(3-4):100-105.

Higgins, P. A. T. 2007. Biodiversity loss under existing land use and climate change: an illustration using northern South America. *Gobal Ecology and Biogeography* 16:197-204.

Hoffmann, D. 2007. *El rol de las áreas protegidas municipales en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) de Bolivia*. La Paz: Servicio Nacional de Áreas Protegidas de Bolivia.

Hoffmann, D. 2008. Consecuencias del retroceso glaciar en la cordillera boliviana. *Pirineos* 163:77-84.

Hole, D. G., S. G. Willis, D. J. Pain, L. D. Fishpool, S. H. M. Butchart, Y. C. Collingham, C. Rahbek y B. Huntley. 2009. Projected impacts of climate change on a continent wide protected area network. *Ecology Letters* 12:420-431.

Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecologogy and Systematics* 4:1-23.

Ibisch, P. L. 2003. Actores que tienen impactos sobre la biodiversidad sin aprovecharla. Pp. 204-212 en *Biodiversidad: la riqueza de Bolivia*, editado por P. L. Ibisch y G. Mérida. Santa Cruz de la Sierra: Editorial FAN.

Ibisch, P. L. 2004. In situ biodiversity conservation: notes concerning gaps in protection in Bolivia. Pp. 382-406 en *Biodiversity: the richness of Bolivia*, editado por P. L. Ibisch y G. Mérida. Santa Cruz de la Sierra: Editorial FAN.

Ibisch, P. L. y N. Araújo. 2003. Conservación regional y corredores biológicos. Pp. 417-427 en *Biodiversidad: la riqueza de Bolivia*, editado por P. L. Ibisch y G. Mérida. Santa Cruz de la Sierra: Editorial FAN.

Ibisch, P. L., N. Araújo y C. Nowicki (eds.). 2007. *Visión de conservación de la biodiversidad del corredor Amboró – Madidi*. Santa Cruz de la Sierra: Editorial FAN.

Ibisch, P. L. y G. Mérida (eds). 2003. *Biodiversidad: la riqueza de Bolivia.* Santa Cruz de la Sierra: Editorial FAN.

Ibisch, P. L. y C. Nowicki 2004. Biodiversity patterns, conservation planning, and science: general reflections and examples from the tropical developing country Bolivia. Pp. 181-197 en *Results of worldwide ecological studies*, editado por S. W. Breckle, B. Schweizer y A. Fangmeier. Stuttgart, Alemania: Verlag Günter Heimbach.

IPCC. 2007a. *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, editado por S. Soloman, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor y H. L. Miller. Cambridge: Cambridge University Press.

IPCC. 2007b. *Climate change 2007: synthesis* report. Contribution of Working Groups I, II, and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, editado por R. K. Pachauri y A. Reisinger. Geneva: IPCC.

Jetz, W., D. S. Wilcove y A. P. Dobson. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology* 5:1211-1219.

Josse, C., F. Cuesta, G. Navarro, V. Barrena, E. Cabrera, E. Chacón-Moreno, W. Ferreira, M. Peralvo, J. Saito y A. Tovar. 2009. *Mapa de ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Lima: Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTAUNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM y RUMBOL SRL.

Lee, T. M. y W. Jetz. 2008. Future battlegrounds for conservation under global change. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 275:1261-1270.

Ministerio del Ambiente del Ecuador. 2007. *Políticas y plan estratégico del sistema nacional de áreas protegidas del Ecuador (MAE) 2007-2016*. Quito: Ministerio del Ambiente. 36 pp.

Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación. (MDSP) 2001. *Estrategia nacional para la conservación de la biodiversidad de Bolivia (ENCB)*. La Paz: Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación.

Midgley, G. F., L. Hannah, D. Millar, M. C. Rutherford y L. W. Powrie. 2002. Assessing the vulnerability of species richness to anthropogenic climate change in a biodiversity hotspot. *Global Ecology and Biogeography* 11:445-451.

Hohmann, R., E. Thalmann, G. Müller-Ferch, U. Neu, C. Ritz y C. Kull (eds.). 2007. *Klimaänderung und die Schweiz 2050. Erwartete Auswirkungen auf Umwelt, Gesellschaft und Wirtschaft*. Bern: Organe consultatif sur les changements climatiques y ProClim- Forum for Climate and Global Change.

Pauli, H., M. Gottfried, D. Hohenwallner, K. Reiter y G. Grabherr (eds.). 2003. *Manual para el trabajo de campo del proyecto GLORIA. Aproximación al estudio de las cimas*. Disponible en: www.gloria.ac.at/downloads/GLORIA_MS4_Web_espanol.pdf.

Peredo-Videa, B. 2008. Climate change, biodiversity conservation, deforestation and its policy responses in Bolivia under the current political context: what scope for synergies and interactions? Pp. 295-324 en *Climate change and biodiversity in the Americas*, editado por A. Fenech, D. MacIver y F. Dallmeier. Toronto: Environment Canada.

Programa Nacional de Cambios Climáticos (PNCC). 2007. *Vulnerabilidad y adaptación al cambio climático en las regiones del lago Titicaca y los valles cruceños de Bolivia*. La Paz: PNCC y Ministerio de Planificación y Desarrollo.

Protección del Medio Ambiente Tarija (PROMETA). 2008. Áreas protegidas municipales y departamentales facilitan las acciones contra el cambio climático. *Revista Hábitat* 74:4. Disponible en: http://www.lidema.org.bo/portal/index.php?option=com_content&view=article&id=205&Itemid=331.

Recharte, J. 2001. La categoría de reserva paisajística como estrategia de conservación en el contexto de los Andes: naturaleza y cultura en la Cordillera de Huayhuash, Perú. Pp. 137-148 en *Paisajes culturales en los Andes: memoria narrativa, casos de estudio, conclusiones y recomendaciones de la reunión de expertos*, editado por E. Mujica Barreda. Lima: Centro del Patrimonio Mundial de la UNESCO. Disponible en: http://www.condesan.org/unesco/paisajes_culturales_andes.htm.

Ribera, M. O. y 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*. La Paz: Servicio Nacional de Áreas Protegidas. 520 pp.

Salzmann, N., C. Huggel, P. Calanca, A. Díaz, T. Jonas, C. Jurt, T. Konzelmann, P. Lagos, M. Rohrer, W. Silverio y M. Zappa. 2009. Integrated assessment and adaptation to climate change impacts in the Peruvian Andes. *Advances in Geosciences* 22:35-39.

Sandwith, T. 2008. Protected areas and climate turnaround strategy (PACT) – an insurance policy for the world's greatest risk. *Policy Matters* 16:119-126.

Schliep, R., M. Bertzky, M. Hirschnitz y S. Stoll-Kleemann. 2008. Changing climate in protected areas? Risk perception of climate change by biosphere reserve managers. *GAIA* 17:116-124.

Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SERNANP). 2009. *Plan director de las áreas naturales protegidas (estrategia nacional)*. Lima: Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas.

Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP). 2007. *Informe sobre el sistema nacional de áreas protegidas*. La Paz: Servicio Nacional de Áreas Protegidas.

Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP) y Comité de Gestión (CG) ANMIN Apolobamba. 2006. *Plan de manejo del ANMIN Apolobamba*. Reporte no publicado. La Paz: Servicio Nacional de Áreas Protegidas y Comité de Gestión ANMIN Apolobamba.

Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP) y Comité de Gestión (CG) ANMI San Matías. 2008. *Plan de manejo del ANMI San Matías*. Informee no publicado. La Paz: Servicio Nacional de Áreas Protegidas y Comité de Gestión ANMI San Matías.

Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP) y Consejo Regional T'simane Mosetene (CRTM). 2009. *Plan de manejo y plan de vida de la Reserva de la Biosfera y Tierra Comunitaria de Origen Pilón Lajas 2007-2017*. La Paz y Rurrenabaque: Servicio Nacional de Áreas Protegidas y Consejo Regional T'simane Mosetene. 249 pp.

Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP) y Wildlife Conservation Society (WCS). 2005. *Plan de manejo del PN – ANMI Madidi*. Informe no publicado. La Paz: Servicio Nacional de Áreas Protegidas y Wildlife Conservation Society.

Shepherd, G. 2006. *El enfoque ecosistémico: cinco pasos para su implementación.* Gland and Cambridge: UICN. 30 pp.

Stainforth, D. A., T. E. Downing, R. Washington, A. López, y N. New. 2007. Issues in the interpretation of climate model ensembles to inform decisions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A* 365:2163-2177.

Stolton, S., J. Randall y N. Dudley. 2008. Protected areas, climate change, and disaster mitigation. *Policy Matters* 16:82-91.

Ulloa, R., M. Aguirre, J. Camacho, M. Cracco, A. Dahik, M. Factos, I. Gutiérrez, S. Kigman, M.D. Quishpe, F. Moreno, M. Ribadeneira, J. Rivas, A. Rodríguez, J. Samaniego, L. Suárez, M. Tobar, X. Viteri y E. Von Horstman. 2007. *Situación Actual del Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Ecuador. Informe Nacional Ecuador* 2007. Quito: Ministerio del Ambiente del Ecuador, Comité Ecuatoriano de la Union Internacional para la Conservacion de la Naturaleza y Fundacion Natura. 152 pp.

Van der Hammen, T., J. D. Pabón Caicedo, H. Gutiérrez y J. C. Alarcón. 2002. El cambio global y los ecosistemas de alta montaña de Colombia. Pp. 163-209 en *Páramos y ecosistemas alto-andinos de Colombia en condición hotspot y global climatic tensor,* editado por C. Castaño Uribe. Bogotá: Ministerio del Medio Ambiente, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia.

Vílchez, S. 1968. *Parques nacionales del Perú*. Lima: Editorial Cajamarca. 128 pp.

Vuille, M., R. S. Bradley, M. Werner y F. Keimig. 2003. 20th century climate change in the tropical Andes: observations and model Results. *Climatic Change* 59:75-99.

Welch, D. 2008. What should protected area managers do to preserve biodiversity in the face of climate change? *Biodiversity* 9(3-4):84-88.

Caudales Ambientales: un Concepto para el Manejo de los Efectos de las Alteraciones Fluviales y el Cambio Climático en los Andes

Elizabeth P. Anderson, Andrea C. Encalada, Javier A. Maldonado-Ocampo, Michael E. McClain, Hernán Ortega y Bradford P. Wilcox

Los ríos son sistemas dinámicos y muchos aspectos de su régimen de caudal –magnitud, ritmo, frecuencia, duración y tasa de cambio– influyen en la estructura y función de los ecosistemas acuáticos y ribereños (Poff *et al.* 1997). El caudal determina el hábitat físico y la composición biótica de los ríos; las estrategias de historia de vida de las especies acuáticas han evolucionado en respuesta a la variabilidad natural del caudal (Bunn y Arthington 2002). A escala mundial, las alteraciones del caudal constituyen una seria e importante amenaza para la integridad de los ecosistemas acuáticos y la supervivencia de las especies de agua dulce. Más de la mitad de los principales sistemas fluviales del mundo se ven afectados en la actualidad por la regulación de su caudal (Nilsson *et al.* 2005) y se pronostica que el cambio climático modifique aún más los patrones de caudal históricos de muchos ríos. Los impactos de las alteraciones fluviales se manifiestan en riesgos para la biota acuática, especialmente para las especies migratorias (Pringle *et al.* 2000; Bunn y Arthington 2002; Xenopoulos *et al.* 2005) y en la reducción de la capacidad de los ríos para suministrar servicios ecosistémicos –fuentes de agua y alimento, recreación, asimilación de desechos, control de inundaciones (véase Anderson *et al.,* Capítulo 1)– de los que dependen los seres humanos (Postel y Richter 2003; Millennium Ecosystem Assessment 2005).

La respuesta a la alteración fluvial extensiva en muchos países ha sido el desarrollo de iniciativas para identificar las necesidades de caudal de los ecosistemas y en consecuencia asignarles agua dulce mediante la determinación de caudales ambientales (Naiman *et al*. 2002; Tharme 2003; Poff *et al*. 2010). Un caudal ambiental es un concepto de manejo cuyo objetivo es determinar el régimen de caudal necesario para preservar los ecosistemas y la cantidad de agua disponible para el uso humano fuera de los cauces o almacenarla en represas en diferentes épocas del año. Hasta ahora, el concepto se ha aplicado principalmente a los ríos templados (ej., EEUU, Sudáfrica,

Australia, Europa) o en los países tropicales donde las leyes y políticas del agua reconocen la necesidad de mantener regímenes de caudal específicos para preservar los ecosistemas (Tharme 2003). Las nuevas leyes y políticas del agua en algunas regiones tropicales (ej., África oriental) mencionan de forma explícita la preservación de los caudales para el mantenimiento de los ecosistemas.

Hasta hace poco, los países de los Andes tropicales no habían aplicado el concepto de caudal ambiental en el manejo, aún cuando los ríos andinos albergan importantes reservas de biodiversidad de agua dulce y están cada vez más sometidos a alteraciones de su caudal. La extracción de agua para la agricultura y las poblaciones urbanas ya ha afectado considerablemente al caudal, y los proyectos hidroeléctricos represan muchos ríos andinos (Buytaert *et al.* 2006; Harden 2006). Para abordar las futuras demandas de agua y energía de las poblaciones humanas en expansión, se ha propuesto construir nuevas redes de represas y proyectos de extracción de agua durante las próximas décadas (Peláez-Samaniego *et al*. 2007; Consejo Nacional de Electricidad del Ecuador com. pers.). Las proyecciones del cambio climático para los Andes también pronostican importantes alteraciones del caudal, con consecuencias tanto en el suministro de agua como en la integridad de los ecosistemas de agua dulce (Bradley *et al.* 2006; Vuille *et al*. 2008).

Un gran desafío que enfrentan los países andinos es encontrar la manera de satisfacer las crecientes demandas humanas de agua y energía sin comprometer la biodiversidad y la función ecológica de los ecosistemas ribereños. Debido al ritmo y la intensidad de las alteraciones fluviales en la actualidad, existe la urgente necesidad de desarrollar estándares de manejo del caudal ambiental para preservar los ecosistemas, que puedan aplicarse con efectividad en un contexto regional y que se puedan adaptar a futuros escenarios de cambio climático. Este capítulo revisa el concepto de caudales ambientales, discute las tendencias regionales de las alteraciones fluviales y sus implicaciones ecológicas y perfila las necesidades de investigación para el manejo del caudal en los cuatro países de los Andes tropicales: Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia.

Caudales Ambientales: Equilibrar las Necesidades Hídricas de los Seres Humanos y los Ecosistemas

El término caudal ambiental se refiere a la cantidad, calidad y régimen del flujo hídrico necesario para la preservación de los ecosistemas y los servicios que estos ofrecen a los seres humanos (Dyson *et al*. 2003; Poff *et al*. 2010). Se debe hacer una diferenciación entre el régimen de caudal natural de un río que mantendría los ecosistemas en su estado prístino y el caudal ambiental. Un caudal ambiental tiene como objetivo asignar a los ecosistemas el agua suficiente para mantener cierto nivel de integridad ecológica en base a una visión de manejo apropiada. Los estándares de caudal ambiental pueden ser umbrales de manejo restrictivos –diseñados para limitar las extracciones de agua o umbrales activos de manejo– diseñados para controlar la liberación de agua procedente de las represas (Poff *et al*. 2010).

Desde que surgió el concepto a mediados del siglo XX, se han desarrollado más de 200 métodos para estimar caudales ambientales a nivel mundial. Estos métodos se pueden clasificar dentro de cuatro enfoques (Cuadro 23.1; Tharme 2003). Las *metodologías hidrológicas* utilizan los registros históricos de descarga para hacer recomendaciones sobre el caudal ambiental, que se expresan normalmente como una proporción fija del caudal destinada a mantener la salud de los ríos (ej., 10% de la descarga media anual). Las *metodologías de valoración hidráulica* utilizan parámetros hidráulicos básicos (ej., profundidad, perímetro mojado) relacionados con el hábitat de la biota acuática; las recomendaciones sobre el caudal ambiental se hacen graficando los niveles aceptables de estos parámetros versus la descarga. Las metodologías de valoración hidráulica precedieron a las *metodologías de simulación de hábitat* más sofisticadas, que emplean datos hidrológicos, hidráulicos y de respuesta biológica para cuantificar el hábitat físico adecuado de las especies objetivo, normalmente peces, en el cauce del río, bajo diferentes regímenes de caudal. Las curvas hábitat-descarga que representan la variedad de hábitats de la biota en función del caudal son utilizadas entonces para establecer las recomendaciones de caudal ambiental.

Cuadro 23.1. Ejemplos de metodologías comúnmente utilizadas para determinar caudales ambientales a nivel mundial (extraído de Tharme 2003).

Categoría	Metodología	Breve descripción
Hidrológica	Método de Tennant (Montana) (Tennant 1976)	Proporciona las pautas para el manejo del caudal en base al porcentaje del caudal promedio que mantendría los atributos biológicos de un río como óptimos (>60%), sobresalientes (40%), excelentes (30%), buenos (20%), razonables, pobres, mínimos o degradados (10%).
Modelos de hábitat	Metodología Incremental para la Asignación de Caudales (IFIM; Stalnaker *et al*. 1995)	Utiliza un modelo (PHABSIM) para simular el hábitat físico y modelar las modificaciones del hábitat con el cambio del caudal, cuantifica las preferencias de hábitat de la biota seleccionada (normalmente peces) basándose en variables hidráulicas e identifica entonces los caudales a los que se dispone de un hábitat aceptable para las especies objetivo.
Holística	Metodología de Bloques de Construcción (BBM; King y Louw 1998; King *et al*. 2000)	Utiliza el régimen natural de caudal como pauta e involucra a un equipo interdisciplinario de científicos para examinar las necesidades de caudal de los procesos ecológicos. La recomendación del caudal ambiental se presenta como un conjunto de objetivos de caudal durante diferentes meses que buscan alcanzar los objetivos de manejo.
	Respuesta Aguas Abajo a la Transformación Impuesta de Caudales (DRIFT; King *et al.* 2003)	Combina datos y conocimientos de varias disciplinas para producir escenarios relacionados con el caudal que puedan ser tomados en cuenta para determinar caudales ambientales. Su objetivo es manejar todos los aspectos de los caudales, incluyendo la variabilidad temporal y espacial.
	Benchmarking (Arthington 1998; Arthington *et al.* 2006)	Su objetivo es identificar el nivel de alteración del caudal al que comenzarían a detectarse cambios ecológicos y geomorfológicos importantes mediante exhaustivas mediciones de las condiciones del río.

Los actuales avances del conocimiento científico han demostrado que los ríos son ecosistemas dinámicos y que se requiere un régimen de caudal naturalmente variable para preservarlos (Poff *et al*. 1997; Richter *et al*. 1997). El objetivo de las *metodologías holísticas* es aproximar el régimen de caudal natural, y utilizan con frecuencia algunas de las herramientas de los enfoques hidrológicos, de valoración hidráulica y de simulación de hábitat. Las recomendaciones de caudal ambiental pueden expresarse como un régimen de caudal construido y modificado que varía intra-anualmente, o definirse como los niveles aceptables de modificación respecto a las condiciones naturales o de referencia del caudal (Tharme 2003). El mayor reconocimiento de los servicios suministrados por los ecosistemas intactos de agua dulce ha conducido al desarrollo de metodologías holísticas que involucran a la sociedad en la fijación de metas para el manejo del caudal (King *et al*. 2000; Arthington *et al*. 2006). Las recomendaciones de caudal ambiental están diseñadas para ayudar a alcanzar estos objetivos (Cuadro 23.2).

Perspectivas sobre el Uso del Agua y la Alteración de los Ríos en los Andes

Las poblaciones humanas de los Andes y de las tierras bajas adyacentes han utilizado durante mucho tiempo los ríos para cubrir sus necesidades de agua y energía (Buytaert *et al.* 2006; Harden 2006). Históricamente, el impacto humano en los paisajes andinos ha sido más intenso a altitudes superiores (>2500 m), pero la creciente colonización a altitudes intermedias y bajas (500-2500 m) ha extendido la influencia humana sobre los recursos hídricos (Buytaert *et al*. 2006;

Cuadro 23.2. Ejemplo del sistema de clasificación de los objetivos de manejo de los ríos, que se utilizan para orientar el proceso de evaluación del caudal ambiental. Basado en aplicaciones de las metodologías de caudal ambiental en Sudáfrica (King *et al.* 2000).

Categoría ecológica	Descripción
A	No modificado, natural
B	Muy natural con pocas modificaciones. Pequeños cambios en los hábitats naturales y ensamblajes biológicos. Las funciones ecosistémicas están básicamente inalteradas.
C	Moderadamente modificado. Ciertas pérdidas y cambios en el hábitat natural y los ensamblajes biológicos. Las funciones ecosistémicas básicas se mantienen intactas.
D	Muy modificado. Gran pérdida de hábitat natural, ensamblajes biológicos y funciones ecosistémicas básicas.
E	Seriamente modificado. Amplia pérdida de hábitat natural, ensamblajes biológicos y funciones ecosistémicas básicas.
F	Crítico/extremadamente modificado. Las alteraciones del río han conducido a una pérdida casi completa del hábitat natural y los ensamblajes biológicos. Las funciones ecosistémicas básicas están destruidas y los cambios pueden ser irreversibles.

Las categorías E y F solo se utilizan para describir el estado actual de un río. Las clases de manejo son A-D.

Mena *et al*. 2006). Las represas y desviaciones de agua existentes ya han ocasionado alteraciones considerables del caudal en muchos ríos andinos. Se espera que el alcance y magnitud de las alteraciones del caudal se incrementen en la próxima década en función del crecimiento de la población humana, aumentando la demanda de agua y energía, y del cambio climático. Debido a la escasez de datos, es difícil cuantificar el número de represas y desviaciones actuales y futuros y la disponibilidad de información es diferente en cada país. Algunas tendencias generales se discuten más adelante.

En lo que se refiere al uso doméstico del agua, algunas de las mayores ciudades de la región dependen de los arroyos del páramo andino como su fuente principal de abastecimiento de agua (Bradley *et al.* 2006; Vuille *et al*. 2008). Por ejemplo en Quito, Ecuador, aproximadamente el 85% del suministro de agua proviene de los ríos que drenan los páramos andinos (Buytaert *et al.* 2006). La demanda promedio de agua de Bogotá, Colombia, se satisface casi en su totalidad por desviaciones de agua procedentes de los arroyos del páramo andino (Buytaert *et al*. 2006; P. Téllez com. pers.). Lima y otras ciudades de la costa árida de Perú obtienen el agua a través de un sistema de represas y desviaciones de alta ingeniería que se extienden hasta las cabeceras de los ríos andinos. Por otra parte, una proporción cada vez mayor del agua de las ciudades costeras es transferida a través de la divisoria continental desde los ríos que desembocan en la Amazonía (La Touche 1997). La Paz, Cochabamba y Potosí en Bolivia también dependen fundamentalmente de los ríos altoandinos como fuente de agua (M. Maldonado, com. pers.)

El agua para la agricultura de regadío es el mayor uso consuntivo del agua dulce en Ecuador, Perú y Bolivia (más del 80% de las extracciones del agua superficial) y corresponde aproximadamente al 40% de las extracciones en Colombia (FAO 2003; J. Jurado com. pers.). En los Andes ecuatorianos, muchos ríos están sujetos a extracciones de agua para múltiples proyectos de regadío a lo largo de sus cursos, lo que ocasiona una reducción sustancial de sus caudales o su desaparición durante los períodos secos (Buytaert *et al*. 2006). La eficiencia del regadío es una preocupación para el uso y manejo del recurso hídrico. El área potencial apropiada para la irrigación de los países andinos sobrepasa enormemente la superficie actual irrigada (FAO 2000), por lo que se espera que las extracciones de agua para la agricultura se incrementen en el futuro.

El clima y la topografía han creado un considerable potencial hidroeléctrico de los ríos andinos. Un caudal base relativamente constante en los ríos de altura alimentados por glaciares y una precipitación anual de más de 2 metros a altitudes intermedias y bajas garantizan agua suficiente para la generación de electricidad en la región; un relieve elevado incrementa la cantidad de energía que puede producirse con el agua disponible. A nivel regional, las represas hidroeléctricas generan aproximadamente el 54% de la electricidad, aunque la dependencia de la energía hidroeléctrica es diferente en cada país. Estas tendencias son similares a las reportadas en la vecina América Central, donde la energía hidroeléctrica genera también más de la mitad de la electricidad de la región (Anderson *et al*. 2006). Colombia lidera el desarrollo hidroeléctrico de la región andina, donde aproximadamente 50 represas grandes (más de 15 m de altura) y muchas más pequeñas generan alrededor del 80% de la electricidad (World Commission on Dams 2000;

Díez y Burbano 2006; P. Petry, com. pers.). En Ecuador, alrededor del 45% de la electricidad es de procedencia hídrica, generada en gran parte por una planta de 1075 MW en el río Paute (Consejo Nacional de Electricidad del Ecuador com. pers). Otras represas importantes de los Andes ecuatorianos son las plantas de Pucara (68 MW), Agoyan (156 MW) y San Francisco (230 MW) en la cuenca del río Pastaza (Consejo Nacional de Electricidad del Ecuador com. pers.). En Perú, alrededor del 70% de la electricidad se genera en represas hidroeléctricas, incluyendo la de Santiago Antúnez de Mayolo, uno de los mayores proyectos del país (798 MW), y numerosos proyectos pequeños, muchos de menos de 1 MW (Ministerio de Energía y Minas, Perú 2010). En Bolivia, la energía hidroeléctrica aporta alrededor del 40% de la electricidad (US EIA 2009).

Gran parte del potencial hidroeléctrico de la región andina sigue sin ser explotado. Ecuador es un ejemplo: hasta 2007, Ecuador había explotado sólo el 15 % de su potencial hidroeléctrico estimado (Peláez-Samaniego 2007). A nivel regional, se han propuesto muchas más represas y esto dará lugar a un aumento de la fragmentación y alteración del caudal de los ríos. El futuro desarrollo de la energía hidroeléctrica se ve incentivado por el potencial no explotado de la región pero también por otros factores interrelacionados. En primer lugar, para satisfacer las demandas de electricidad actuales y futuras, la capacidad de generación instalada en muchos países andinos se incrementará. En Ecuador, por ejemplo, se espera que la demanda de electricidad crezca a un ritmo del 4-6% anual entre 2006-2015 y las nuevas represas hidroeléctricas se consideran una solución para cubrir las demandas (Peláez-Samaniego 2007; Consejo Nacional de Electricidad del Ecuador com. pers.). Un plan presentado por el Consejo Nacional de Electricidad (CONELEC) en 2007 propuso 23 nuevos proyectos hidroeléctricos de más de 100 MW, 76 proyectos de 10-100 MW, 45 proyectos de 1-10 MW y 82 de menos de 1 MW (Consejo Nacional de Electricidad del Ecuador com. pers.). Muchas de estas represas podrían estar situadas en zonas sin pendiente entre los 500 y 2000 m de altitud en las cuencas de los ríos Napo, Pastaza y Santiago. En Bolivia, se está evaluando el potencial hidroeléctrico de cada cuenca, y actualmente se han propuesto varios proyectos para los ríos andino-amazónicos (M. Pouilly, IRD, com. pers.). Un segundo punto digno de mención es el papel del Mecanismo de Desarrollo Limpio en la promoción del desarrollo hidroeléctrico de la región. En Perú, se están proponiendo muchas represas hidroeléctricas nuevas bajo ese marco (T. Zamora com. pers.). Por último, no se debería pasar por alto la influencia de los países vecinos, principalmente Brasil, en el desarrollo hidroeléctrico de los países andinos. Brasil ha propuesto nuevas obras hidroeléctricas en ríos tanto de Perú como de Bolivia. La electricidad generada por estos proyectos estará destinada en gran parte a la exportación hacia Brasil.

Además de las modificaciones humanas directas como las represas y extracciones de agua, el cambio climático tiene la capacidad de alterar considerablemente los patrones históricos del caudal de los ríos andinos. Las proyecciones actuales sugieren que las temperaturas en los Andes

pueden aumentar en 4.5-5 °C durante el siglo XXI (Vuille *et al*. 2008). Este calentamiento podría causar un deshielo excesivo de los glaciares de montaña y dar lugar a un aumento inicial de la escorrentía seguido de cambios abruptos en los regímenes de caudal de los ríos alimentados por los glaciares andinos. Los glaciares se están derritiendo en otras regiones tropicales (ej., África oriental), pero el caso andino es especialmente preocupante porque existe una dependencia muy fuerte de las fuentes de agua que provienen de glaciares para satisfacer de las demandas hídricas y energéticas de los seres humanos (Bradley *et al*. 2006; Vuille *et al.* 2008).

Conectando los Caudales y la Biodiversidad Acuática en los Ríos Andinos

Los ríos de los Andes tropicales son extremadamente diversos, variando desde las corrientes de movimiento lento a alturas superiores hasta los torrentes de montaña de caudal rápido en áreas de relieve elevado y desde los sistemas no estacionales ecuatoriales hasta los ríos con marcadas estaciones húmeda y seca. Esta heterogeneidad natural del caudal a escalas espaciales y temporales ha ayudado a conformar las comunidades biológicas y los procesos ecológicos y evolutivos. La ecología general de los ríos andinos aún se ha estudiado poco (Allan *et al*. 2006), y se sabe todavía menos sobre las consecuencias específicas de las alteraciones del caudal en la biodiversidad acuática andina. Sin embargo, pueden hacerse algunos pronósticos en base a investigaciones anteriores en los ríos andinos.

Los macroinvertebrados (ej., insectos, crustáceos, moluscos, oligoquetos) son componentes clave de la fauna fluvial, y la estructura y composición de los ensamblajes de macroinvertebrados varían mucho dentro de un mismo río y entre diferentes ríos en función de las condiciones del caudal, la geomorfología y la altitud (Jacobsen *et al.* 1997; Jacobsen 2003, 2004). Las alteraciones del caudal (ej., inundaciones, sequías) y la estacionalidad han demostrado tener una fuerte influencia en la densidad y diversidad de los macroinvertebrados presentes en diferentes épocas del año (Flecker y Feifarek 1994; Ríos 2008). Los cambios en la estacionalidad o en el ritmo y magnitud de los eventos de alto y bajo caudal causados por las alteraciones de los ríos podrían tener profundos efectos en la distribución y abundancia de los macroinvertebrados. Las alteraciones del caudal podrían afectar a las estrategias de historia de vida de los macroinvertebrados, especialmente donde la liberación periódica de agua procedentes de las represas interrumpen las señales naturales para el movimiento aguas abajo, normalmente ligado a los caudales altos (Turcotte y Harper 1982; Ríos 2008). La alteración de los caudales también podría influir en el ritmo de otros acontecimientos de la historia de vida como la frecuencia y el tiempo de la reproducción y el momento de la eclosión (Jacobsen *et al.* 2008). En algunos casos, las modificaciones del caudal asociadas a las represas y extracciones de agua alteran el régimen térmico del río, que controla muchos procesos vitales (Sweeney *et al.* 1991; Poff *et al.* 1992; Atkinson 1994; Olden y Naiman 2010).

Los Andes tropicales son un centro mundial de riqueza de especies de peces de las corrientes tropicales de altura, caracterizadas por una ictiofauna de endemismo elevado (estimado en un

40% de las especies), aún poco estudiada. Los Siluriformes (44%) y Characiformes (40%) son los órdenes dominantes, seguidos de los Gymnotiformes, Perciformes, Cyprinodontiformes, y Synbranchiformes. Maldonado-Ocampo *et al*. (2005) clasifican los peces andinos en tres grupos: especies de torrente que pueden adherirse a superficies duras y resistir fuertes corrientes; especies fusiformes que habitan en zonas de caudal rápido y que presentan una forma corporal hidrodinámica; y especies que se encuentran en ambientes de aguas más tranquilas. Muchas especies de Siluriformes (bagres), ampliamente distribuidas a lo largo de los gradientes altitudinales, se consideran especies de torrente y potencialmente muy susceptibles a las alteraciones del caudal y los subsiguientes cambios en el hábitat (ej., Astroblepidae, Trichomycteridae y Loricariidae). Varias especies migratorias importantes para la pesca regional (ej., *Prochilodus magdalenae*, *P. reticulatus*, *P. nigricans*, *Salminus affinis*, *Brycon* sp., *Pseudoplatystoma* sp.) también habitan en los ríos andinos (Ortega e Hidalgo 2008). Las alteraciones hidrológicas y las barreras físicas que presentan los embalses impiden las migraciones vitales de estas especies, especialmente cuando las modificaciones se dan en los cauces principales (Pringle *et al.* 2000; Galvis y Mojica 2007). Las alteraciones del caudal también afectan a la disponibilidad de recursos y a la reproducción de los peces andinos en general. Los macroinvertebrados son un componente fundamental en la dieta de muchas especies y cualquier cambio en estas comunidades como consecuencia de las alteraciones del caudal podría afectar a los peces. Las evidencias sugieren que algunos peces de los Andes tropicales se reproducen durante los períodos secos (Torres-Mejía y Ramírez-Pinilla 2008), por lo que los cambios en los patrones estacionales del caudal podrían afectar a las estrategias reproductivas de estas especies.

Las alteraciones del caudal de los ríos andinos, ocasionadas por las represas y desviaciones de agua o debidas al cambio climático, pueden afectar potencialmente a ecosistemas situados miles de kilómetros aguas abajo. Los Andes tropicales abarcan las cabeceras de dos de las cuencas fluviales más largas y de mayor diversidad biológica del mundo, el Amazonas y el Orinoco, y ejercen una fuerte influencia sobre muchas características fundamentales de la geomorfología, biogeoquímica y ecología de estos ríos principales (McClain y Naiman 2008). Los ríos andinos constituyen una importante fuente de sedimentos, materia orgánica y nutrientes, y diversos organismos, especialmente los peces, se han adaptado al suministro temporal de agua y materiales procedentes de los Andes hacia los ecosistemas aguas abajo (Edmund *et al.* 1996; Allan *et al*. 2006; Jepsen y Winemiller 2007; McClain y Naiman 2008). Los ecosistemas aguas abajo tanto en el Amazonas como en el Orinoco dependen de que exista una conectividad fluvial expedita entre los Andes y las tierras bajas. Al retener sedimentos y alterar los caudales, las represas de los ríos andinos podrían dar lugar a cambios en la geomorfología en áreas aguas abajo, afectando a los hábitats acuáticos y ribereños, e impedir el movimiento de las muchas especies ictícolas que migran a lo largo de los corredores fluviales entre las montañas y las tierras bajas (McClain y Naiman 2008).

Manejo Sostenible del Caudal en los Andes

Considerando las alteraciones actuales y futuras del caudal en los ríos andinos y sus potenciales consecuencias de gran alcance, existe la fuerte necesidad de un manejo proactivo del caudal para preservar los ecosistemas de agua dulce y los servicios ecosistémicos que suministran. Debería reconocerse el valor social y ecológico de los caudales ambientales, ya que atender las necesidades del caudal de los ecosistemas normalmente genera beneficios para la sociedad (Dyson *et al.* 2003). La evaluación del caudal ambiental es relativamente nueva en los países andinos y el respaldo legal y la capacidad institucional actual para determinar e implementar caudales ambientales es diferente en cada país (Cuadro 23.3).

La investigación científica puede ayudar a orientar a los países andinos a medida que avanzan en la definición de políticas de apoyo a los caudales ambientales. Identificamos varias prioridades de la investigación para facilitar un manejo del caudal más sustentable en los ríos andinos:

1. *Mantenimiento, rehabilitación y expansión de la red de medidores de caudal*. Los registros hidrológicos de muchos ríos de los Andes tropicales están incompletos o no existen. Sin datos de medición de libre acceso y científicamente sólidos, los caudales ambientales son muy difíciles de evaluar.

2. *Investigación de las relaciones entre el caudal y la ecología de la biota acuática y ribereña y los patrones de migración de las especies migratorias*. Comprender la dependencia entre el caudal y la biota de agua dulce y ribereña es esencial para determinar caudales que mantengan las condiciones necesarias para su supervivencia. Gran parte de la investigación acuática en los Andes tropicales se centra en la distribución de las especies. La colecta y análisis de datos cuantitativos del hábitat junto con relevamientos de especies ayudarían a proporcionar información fundamental sobre sus preferencias de caudal.

3. *Identificación de las metas del manejo de los ríos y de los niveles aceptables de alteración fluvial para la sociedad*. Los ríos de los Andes tropicales no son solo una fuente de agua y energía. La pérdida o reemplazo de otros servicios (ej., belleza escénica, recreación, asimilación de desechos, alimento) que se ven comprometidos por las alteraciones del caudal serían costosos (Constanza *et al*. 1997). Es de interés para la sociedad tener en cuenta el conjunto de beneficios que proporcionan los ríos al momento de tomar decisiones de manejo.

4. *Mayor conocimiento de los efectos acumulativos de las múltiples extracciones de agua y las represas sobre los distintos sistemas fluviales y las posibles interacciones con el cambio climático.* Bajo escenarios presentes y futuros, las cuencas de los Andes tropicales son objeto de múltiples represas y desviaciones de agua. Muchas de ellas constituyen además sistemas alimentados por glaciares. Conocer qué ríos no regulados deberían preservarse para conservar su biota y sus servicios ecosistémicos es crucial para el manejo del caudal.

Cuadro 23.3. Resumen de las evaluaciones e implementaciones de caudal ambiental en los cuatro países andinos. Las fuentes de esta información incluyen: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (2000), Díez y Burbano (2006), Díez y Ruiz (2007), M. Pouilly y M. Maldonado (Bolivia) com. pers. (2009), L. Ruiz (Perú) com. pers. (2009).

País	Marcos legislativos para los caudales ambientales	Marcos institucionales para los caudales ambientales	Ejemplos de investigación relacionada con los caudales ambientales hasta la fecha
Colombia	El Artículo 21 de la nueva Ley de Aguas propuesta define el concepto de caudal ambiental (Ministerio de Ambiente 2006); Ley Ambiental 99/1993 (y modificaciones), se requiere una "licencia ambiental" para los proyectos hidroeléctricos.	El Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM) es una de las autoridades gubernamentales responsables de la determinación e implementación de los caudales ambientales.	Estimación del caudal ambiental del río Palacé aguas abajo de una desviación de agua utilizando la simulación de hábitat y aplicando la Metodología Incremental para la Asignación de Caudales (Díez y Ruiz 2007). Proyecto piloto para determinar caudales ambientales en el río Chuza, aguas abajo de la represa que suministra agua a Bogotá utilizando una metodología holística similar a la de Richter *et al.* 2006 (P. Téllez com. pers.). Desarrollo de una metodología preliminar para estimar los caudales ambientales en los proyectos hidrológicos que requieren licencias (Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial y Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional de Colombia, Taller, Octubre 2008).
Ecuador	El Acuerdo Ministerial No. 155 (Ministerio del Ambiente, 14 de marzo 2007) menciona los caudales ambientales pero no proporciona normas específicas para calcularlo; una ley del agua recientemente propuesta también menciona los caudales ambientales. La nueva Constitución (2008) contiene varios artículos importantes para el manejo de los recursos hídricos y menciona de forma específica los caudales ambientales.	La Secretaría Nacional de Agua (SENAGUA) y sus unidades administrativas a nivel de cuenca, las Agencias de Agua, coordinan con otras autoridades gubernamentales para determinar e implementar caudales ambientales.	Definición de los caudales ambientales de los ríos del sistema Papallacta, aguas abajo de las represas que suministran agua a la ciudad de Quito utilizando los modelos de hábitat AndeSim y PHABSIM (D. Rosero *et al.* com. pers.). Determinación de los caudales ambientales para los ríos de la cuenca del Pastaza, sujeta a múltiples desviaciones de agua y alteraciones del caudal, usando métodos hidrológicos (C. Moreno y C. Galárraga com. pers.; Moreno 2008) y enfoques holísticos. Estimación de los caudales aguas abajo de un proyecto hidroeléctrico en el río Topo utilizando métodos hidrológicos como parte de una evaluación de impacto ambiental (ENTRIX reporte no publicado).
Perú	La actual ley del agua, que data de 1969, no hace referencia a los caudales ambientales.	Se ha creado recientemente la Autoridad Nacional del Agua (ANA), con base en el Ministerio de Agricultura, que participará en la determinación e implementación de caudales ambientales.	
Bolivia	La actual ley de agua no hace referencia a los caudales ambientales, pero la nueva Constitución (2009) indica la necesidad de evitar daños en los ecosistemas de agua dulce.	El Ministerio del Medio Ambiente y Agua (MMyA) participará en la determinación e implementación de caudales ambientales.	Proyecto de investigación sobre la aplicación de PHABSIM para estudiar los requerimientos de caudal ambiental en el río Beni y otros sistemas (C. Ibáñez com. pers.)

5. *Desarrollo de nuevos enfoques o adaptación de las actuales metodologías de caudal ambiental para que sean aplicables a escala regional y de naturaleza adaptativa.* El ritmo de la alteración fluvial en los Andes supera en gran medida el tiempo y capacidad necesarios para llevar a cabo evaluaciones del caudal ambiental en cada río. Para salvaguardar los ríos en medio de las alteraciones actuales y futuras, se necesitan metodologías que sean apropiadas a nivel regional y estrategias de manejo del caudal que puedan adaptarse para hacer frente a los cambios en los patrones de caudal.

Agradecimientos

Agradecemos a M. Maldonado, R. Naiman, M. Pouilly, J. Schedlbauer y a todos los participantes del taller de mayo de 2009 por su información y sugerencias que nos ayudaron a perfeccionar este capítulo. J. A. Maldonado-Ocampo agradece al Programa de Becas de Posgrado TWAS-CNPq por su apoyo.

Literatura Citada

Allan, J. D., A. S. Flecker, S. Segnini, D. C. Taphorn, E. Sokol y G. W. Kling. 2006. Limnology of Andean piedmont rivers of Venezuela. *Journal of the North American Benthological Society* 25:66-81.

Anderson, E. P., C. M. Pringle y M. Rojas. 2006. Transforming tropical rivers: an environmental perspective on hydropower development in Costa Rica. A*quatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16:679-693.

Arthington, A. H. 1998. *Comparative evaluation of environmental flow assessment techniques: review of holistic methodologies. Occasional Paper No. 26/98.* Canberra: Land and Water Resources Research and Development Corporation.

Arthington, A. H., S. E. Bunn, N. L. Poff y R. J. Naiman. 2006. The challenge of providing environmental flow rules to sustain river ecosystems. *Ecological Applications* 16:1311-1318.

Atkinson, D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25:1-58.

Bradley, R. S., M.Vuille, H. F. Díaz y W. Vergara. 2006. Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science* 312:1755-56.

Bunn, S. E. y A. H. Arthington. 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management* 30:492-507.

Buytaert, W., R. Celleri, B. DeBievre, F. Cisneros, G. Wyseure, J. Deckers y R. Hofstede. 2006. Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews* 29:53-72.

Costanza, R., R. d'Arge, R. deGroot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton y M. van den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.

Díez H., J. M. y L. Burbano B. 2006. Técnicas avanzadas para la evaluación de caudales ecológicos en el ordenamiento sostenible de cuencas hidrográficas. *Revista Ingeniería e Investigación* 26:58-68.

Díez H., J. M. y D. H. Ruiz C. 2007. Determinación de caudales ambientales confiables en Colombia: el ejemplo del río Palacé (Cauca). *Gestión y Ambiente* 10(4):153-166.

Dyson, M., M. Bergkamp y J. Scanlon. 2003. *Flow: the essentials of environmental flows*. Gland and Cambridge: International Union for the Conservation of Nature.

Edmond, J. M., M. R. Palmer, C. I. Measures, E. T. Brown y Y. Huh. 1996. Fluvial geochemistry of the eastern slope of the northeastern Andes and its foredeep in the drainage of the Orinoco in Colombia and Venezuela. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 60:2949-2976.

FAO. 2000. Irrigation in Latin America and the Caribbean in figures. *FAO Technical Papers, Water Reports 20*. Rome: Food and Agriculture Organization.

FAO. 2003. *Review of world water resources by country. FAO Technical Papers, Water Reports 23*. Rome: Food and Agriculture Organization.

Flecker, A. S. y B. P. Feifarek. 1994. Disturbance and temporal variability of insect assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology* 31:131-142.

Galvis, G. y J. I. Mojica. 2007. The Magdalena River fresh water fishes and fisheries. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 10:127-139.

Harden, C. P. 2006. Human impacts on headwater fluvial systems in the northern and central Andes. *Geomorphology* 79:249-263.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2000. *Estudio nacional del agua*. Bogotá: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 39 pp.

Jacobsen, D. 2003. Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes. *Archiv für Hydrobiologie* 158:145-167.

Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology* 49:1293-1305.

Jacobsen, D., C. Cressa, J. M. Mathooko y D. Dudgeon. 2008. Macroinvertebrates: composition, life histories, and production. Pp. 65-105 en *Tropical stream ecology*, editado por D. Dudgeon. London: Elsevier Academic Press.

Jacobsen, D., R. Schultz y A. Encalada. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology* 38:247-261.

Jepsen, D. B. y K. O. Winemiller. 2007. Basin geochemistry and isotopic ratios of fishes and basal production sources in four Neotropical rivers. *Ecology of Freshwater Fish* 16:267-281.

King, J., C. Brown y H. Sabet. 2003. A scenario-based holistic approach to environmental flow assessments for rivers. *River Research and Applications* 19:619-639.

King, J. M. y D. Louw. 1998. Instream flow assessments for regulated rivers in South Africa using the building block methodology. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 1:109-124.

King, J. M., R. E. Tharme y M. S. de Villiers (eds.). 2000. *Environmental flow assessments for rivers: manual for the building block methodology*. *Water Research Commission Report TT 131/00*. Pretoria: South African Water Research Commission.

La Touche, M. C. D. 1997. The water resources of Lima, Peru. *Water and Environment Journal* 11:437-439.

Maldonado-Ocampo, J. A., A. Ortega-Lara, J. Usma, G. Galvis, F. Villa- Navarro, G. Vásquez, S. Prada-Pedreros y C. Ardila. 2005. *Peces de los Andes de Colombia, guía de campo*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

McClain, M. E. y R. J. Naiman. 2008. Andean influences on the biogeochemistry and ecology of the Amazon River. *BioScience* 58:325-338.

Mena, C. A., R. Bilsborrow y M. E. McClain. 2006. Socioeconomic drivers of deforestation in the Napo River Basin of Ecuador. *Environmental Management* 37:802-815.

Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Millennium Ecosystem Assessment synthesis report*. Washington, DC: Island Press.

Ministerio de Energia y Minas, Peru. 2010. Disponible en: www.minem.gob.pe. Accedido en mayo 2010.

Moreno, C. 2008. *Metodología y determinación de caudales ambientales en la cuenca del río Pastaza*. Tesis de licenciatura. Quito: Escuela Politécnica Nacional.

Naiman, R. J., S. E. Bunn, C. Nilsson, G. E. Petts, G. Pinay y L. C. Thompson. 2002. Legitimizing fluvial ecosystems as users of water: an overview. *Environmental Management* 30:455-467.

Nilsson, C., C. A. Reidy, M. Dynesius y C. Revenga. 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science* 308:405-408.

Olden, J. y R. J. Naiman. 2010. Incorporating thermal regimes in environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshwater Biology* 55:86-107.

Ortega, H. y M. Hidalgo. 2008. Freshwater fishes and aquatic habitats in Peru: current knowledge and conservation. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 11:257-271.

Peláez-Samaniego, M. R., M. García-Pérez, L. A. B. Cortez, J. Oscullo y G. Olmedo. 2007. Energy sector in Ecuador: current status. *Energy Policy* 35:4177-4189.

Poff, N. L., J. D. Allan, M. B. Bain, J. R. Karr, K. L. Prestegaard, B. D. Richter, R. E. Sparks y J. C. Stromberg. 1997. The natural flow regime. *BioScience* 47:769-784.

Poff, N. L., B. D. Richter, A. H. Arthington, S. E. Bunn, R. J. Naiman, E. Kendy, M. Acreman, C. Apse, B. P. Bledsoe, M. C. Freeman, J. Henriksen, R. B. Jacobson, J. G. Kennen, D. M. Merritt, J. H. O'Keeffe, J. D. Olden, K. Rodgers, R. E. Tharme y A. Warner. 2010. The ecological limits of hydrologic alteration (ELOHA): a new framework for developing regional environmental flow standards. *Freshwater Biology* 55:147-170.

Poff, N. L., S. Tokar y P. Johnson. 1992. Stream hydrological and ecological responses to climate change assessed with an artificial neural network. *Limnology and Oceanography* 41:857-863.

Postel, S. y B. D. Richter. 2003. *Rivers for life: managing water for people and nature*. Washington, DC: Island Press.

Pringle, C. M., M. C. Freeman y B. J. Freeman. 2000. Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the new world: tropical-temperate comparisons. *BioScience* 50:807-823.

Richter, B. D., J. V. Baumgartner, R. Wigington y D. P. Braun. 1997. How much water does a river need? *Freshwater Biology* 37:231-249.

Richter, B. D., A. T. Warner, J. L. Meyer y K. Lutz. 2006. A collaborative and adaptive process for developing environmental flow recommendations. *River Research and Applications* 22:297-318.

Ríos, B. 2008. *Comunidades de macroinvertebrados en un río altoandino: importancia de microhábitat, dinámica de la deriva, papel de la materia orgánica, y relevancia de la oviposición.* Tesis de doctorado. Barcelona: Universidad de Barcelona.

Stalnaker, C. B., B. L. Lamb, J. Henriksen, K. D. Bovee y J. Bartholow. 1995. *The instream flow incremental methodology: a primer for IFIM. Biological Report 29*. Washington, DC: National Biological Service, United States Department of the Interior. 45 pp.

Sweeney, B. W., J. K. Jackson, J. D. Newbold y D. H. Funk. 1991. Climate change and the life histories and biogeography of aquatic insects in eastern North America. Pp. 143-176 en *Global climate change and freshwater ecosystems*, editado por P. Firth y S. G. Fisher. Nueva York: Springer.

Tennant, D. L. 1976. Instream flow regimes for fish, wildlife, recreation and related environmental resources. *Fisheries* 1(4):6-10.

Tharme, R. E. 2003. A global perspective on environmental flow assessment: emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers. *River Research and Applications* 19:397-441.

Torres-Mejía, M. y M. P. Ramírez-Pinilla. 2008. Dry-season breeding of a characin in a Neotropical mountain river. *Copeia* 1:99-104.

Turcotte, P. y P. P. Harper. 1982. Drift patterns in a high Andean stream. *Hydrobiologia* 89:141-151.

United States Energy Information Administration (US EIA).2009. *Bolivia energy profile*. Disponible en: www.eia.doe.gov. Accedido en mayo 2009.

Vuille, M., B. Francou, P. Wagnon, I. Juen, G. Kaser, B. G. Mark y R. S. Bradley. 2008. Climate change and tropical Andean glaciers: past, present and future. *Earth-Science Reviews* 89:79-96.

World Commission on Dams. 2000. *Dams and development*. Disponible en: www.dams.org.

Xenopoulos, M. A., D. M. Lodge, J. Alcamo, M. Marker, K. Schulze y D. P. Van Vuurens. 2005. Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology* 11:1557-1564.

Colaboradores

Luis Marcelo Achite
Inter-American Institute for Global Change Research (IAI)
Av. dos Astronautas, 1758, 12227-010
São José dos Campos, SP
Brasil

Francisca Acosta
Universidad Mayor de San Simón (UMSS)
Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos
Campus Universitario, Calle Sucre y Parque La Torre s/n, Cochabamba
Bolivia

Luis Fernando Aguirre Urioste
Universidad Mayor de San Simón (UMSS)
Centro de Biodiversidad y Genética
Campus Universitario, Calle Sucre s/n., frente Parque La Torre, Cochabamba
Bolivia

Elizabeth P. Anderson
Florida International University
Department of Earth & Environment
Global Water for Sustainability Program
Miami, FL 33199
EEUU

Ángela Andrade
Integrated National Adaptation Plan (INAP)
Cr. 13 # 71-41, Bogotá
Colombia

Marcos Andrade
Universidad Mayor de San Andrés (UMSA)
Av. Villazón 1995 Monoblock Central, La Paz
Bolivia

Jaime Argollo Bautista
Universidad Mayor de San Andrés (UMSA)
Calle 27 s/n, Cota Cota, La Paz
Bolivia

Inge Armbrecht
Universidad del Valle
Facultad de Ciencias Naturales y Exactas
Dept. Biología
Calle 13 # 100-00 Ed. 320. Of. 3025, Cali
Colombia

Carlos Alberto Arnillas
Universidad Nacional Agraria de La Molina
Facultad de Ciencia Forestales
Centro de Datos para la Conservación
Apartado 12-056
Perú

María del Pilar Arroyave Maya
Escuela de Ingeniería de Antioquia
Programa en Ingeniería Ambiental
Grupo de Investigación Gestión del Ambiente para el Bienestar Social (GABiS)
km 2 + 200 Vía al Aeropuerto José María Córdoba, Envigado, Antioquia
Colombia

Jacinto Arroyo Aliaga
Instituto Geofísico del Perú (IGP)
Calle Badajoz # 169
Mayorazgo IV Etapa, Ate Vitarte
Perú

Jesús Eduardo Arroyo Valencia
Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca (CVC)
Carrera 56 # 11 - 36, Cali
Colombia

Grinia Ávalos
Servicio Nacional de Meteorologia e Hidrología (SENAMHI)
Jr. Cahuide 785, Lima
Perú

Diana K. Avilés Betancourt
Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE)
Av. 12 de Octubre 1076 y Roca, Quito
Ecuador

Víctor Barrena
Universidad Agraria La Molina
Laboratorio de Teledetección Aplicada
Dept. Manejo Forestal
Casilla Postal 456, Lima
Perú

María Teresa Becerra
Secretaría General de la Comunidad Andina (CAN)
Av. Paseo de la República 3895, San Isidro, Lima
Perú

Stephan G. Beck
Universidad Mayor de San Andrés
Herbario Nacional de Bolivia
Apartado Postal 10077, La Paz
Bolivia

Rodrigo Bernal
Universidad Nacional de Colombia
Instituto de Ciencias Naturales
Apartado 7495, Bogotá
Colombia

Luis A. Blacutt Benavides
Universidad Mayor de San Andrés (UMSA)
Av. Villazón, 1995, Monoblock Central, La Paz
Bolivia

Gunnar Brehm
Institute of Special Zoology
Erbertstrasse 1, 07743 Jena
Alemania

Edersson Cabrera
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt
Universidad Distrital Francisco José de Caldas
Carrera 7 No. 40 - 53 Bogotá
Colombia

Vanderlei Perez Canhos
Centro de Referência em Informação Ambiental (CRIA)
Av Romeu Tórtima, 388, 13084-791
Campinas, SP
Brasil

Juan Pablo Carrera
Texas Tech University
Department of Biological Sciences and the Museum
Lubbock, TX 79409
EEUU

Fernando M. Carvajal-Vallejos
Universidad Mayor de San Simón (UMSS)
Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos
Campus Universitario, Calle Sucre y Parque La Torre s/n
Cochabamba
Bolivia

Asociación Faunagua
Final Av. Max Fernández,
Zona Arocagua, Cochabamba
Bolivia

Eulogio Chacón-Moreno
Universidad de los Andes
Facultad de Ciencias, 3er Piso,
Núcleo La Hechicera, Mérida 5101
Venezuela

Marcela Celis
Universidad Nacional de Colombia
Instituto de Ciencias Naturales
Apartado 7495, Bogotá
Colombia

Steven P. Churchill
Missouri Botanical Garden
PO Box 299, St. Louis, MO 63166-0299
EEUU

Doris Cordero Camacho
International Union for the Conservation of Nature (IUCN)/Regional Office for South America
Calle Quiteño Libre E15-12 y La Cumbre,
Sector Bellavista, Casilla Postal 17-17-626,
Quito
Ecuador

Álvaro Crespo
Asociación FAUNAGUA
Final Av. Max Fernández,
Zona Arocagua, Cochabamba
Bolivia

Mónica Cuellar Buraglia
Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM)
Av. Carrera 45 No. 128 D-92, apto 406,
Bogotá
Colombia

Francisco Cuesta Camacho
Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina (CONDESAN)
Proyecto Páramo Andino
Diego De Brieda E17-169, Quito
Ecuador

Amelia Díaz
Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI)
Jr. Cahuide 785, Lima
Perú

Andrea C. Encalada
Universidad San Francisco de Quito
Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales
Diego de Robles y Vía Interoceánica, Quito
Ecuador

University of Coimbra
Institute of Marine Research (IMAR)
Department of Zoology, 3000 Coímbra
Portugal

Federico Escobar Sarria
Instituto de Ecología, A.C.
Carretera antigua a Coatepec 351, Colonia
El Haya, CP 91070, Xalapa, Veracruz
México

Juan Carlos Espinosa
World Wide Fund for Nature (WWF)
Colombia
Carrera 35 No.4A-25, Cali
Colombia

Susan Greenwood Etienne
Scientific Committee on Problems of the
Environment (SCOPE)
c/o UNESCO
Bât. VII, Room 316
1, rue Miollis
75015 París
Francia

Christian F. Euscátegui Collazos
Instituto de Hidrología, Meteorología y
Estudios Ambientales (IDEAM)
Carrera 10 No 20-30, Bogotá
Colombia

Wanderley Ferreira
RUMBOL S.R.L.
Avenida d'Orbigny 1608, Cochabamba
Bolivia

Padu Franco Creutzberg
Wildlife Conservation Society
Calle 3A no. 35A-57, Cali
Colombia

Fernando Gast
Car 7b # 134b - 11 Torre 1 Apto. 1105,
Bogotá
Colombia

Luis Humberto Gómez Cerveró
Fundación Amigos de la Naturaleza
Km 7 1/2 Doble Vía a La Guardia
Santa Cruz de la Sierra
Bolivia

Carla C. Gómez Wichtendahl
University of Ottawa, Institute of the
Environment
555 King Edward Avenue
Ottawa ON K1N 6N5
Canadá

S. Robbert Gradstein
Muséum National d'Histoire Naturelle,
57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05
Francia

Catherine H. Graham
Stony Brook University
Department of Ecology and Evolution
650 Life Sciences Building
Stony Brook, NY 11789
EEUU

Héctor Ricardo Grau
Universidad Nacional de Tucumán
Casilla de Correo 34 (4107)
Yerba Buena, Tucumán
Argentina

John-Arvid Grytnes
University of Bergen
Department of Biology
Postbox 7803, N-5020, Bergen
Noruega

María Elena Gutiérrez Lagoueyte
Escuela de Ingeniería de Antioquia
Programa en Ingeniería Ambiental
Grupo de Investigación Gestión del Ambiente para el Bienestar Social (GABiS)
km 2 + 200 Vía al Aeropuerto José María Córdoba, Envigado, Antioquia
Colombia

Stephan R. P. Halloy
The Nature Conservancy
Marchant Pereira 367, Of. 801
Providencia, Santiago
Chile

Sebastian K. Herzog
Asociación Civil Armonía
Av. Lomas de Arena 400
Casilla 3566, Santa Cruz de la Sierra
Bolivia

Dirk Hoffmann
Bolivian Mountain Institute (BMI)
Casilla 3-12417, La Paz
Bolivia

David G. Hole
Conservation International
2011 Crystal Drive, Suite 500
Arlington, VA 22202
EEUU

Dean Jacobsen
University of Copenhagen
Freshwater Biological Section, Department of Biology
Helsingørsgade 51, DK-3400 Hillerød
Dinamarca

Ena M. Jaimes Espinoza
Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI)
Jr. Cahuide, 785 Jesús María, Lima
Perú

Peter Møller Jørgensen
Missouri Botanical Garden
P.O. Box 299, St. Louis, MO 63166-0299
EEUU

Carmen Josse Moncayo
NatureServe
1101 Wilson Blvd., 15th floor
Arlington, VA 22209
EEUU

Mary T. Kalin de Arroyo
Universidad de Chile
Av. Libertador Bernardo O'Higgins 1058, Santiago
Chile

Gustavo H. Kattan
Depart. de Ciencias Naturales y Matemáticas
Universidad Javeriana Cali
Calle 18, No. 118-250, Cali, Colombia

Michael Kessler
University of Zurich
Institute of Systematic Botany
Zollikerstrasse 107, CH-8008 Zurich
Suiza

Jürgen Kluge
University of Marburg
Faculty of Geography
Deutschhausstrasse 10
D-35032 Marburg
Alemania

Thorsten Krömer
Universidad Veracruzana
Centro de Investigaciones Tropicales
Interior de la Ex-hacienda Lucas Martín,
Privada de Araucarias s/n, Col. 21 de Marzo,
C.P. 91019 Xalapa, Veracruz
México

Daniel M. Larrea Alcázar
Fundación Amigos de la Naturaleza
Km 7 1/2 Doble Vía La Guardia
Santa Cruz de la Sierra
Bolivia

Trond H. Larsen
Conservation International
Science and Knowledge Division
2011 Crystal Drive, Suite 500
Arlington, VA 22202
EEUU

Blanca León
University of Texas at Austin
Plant Resources Center &
Dept. of Geography and the Environment
1 University Station F0404
Austin, TX 78712-0471,
EEUU

Museo de Historia Natural
Universidad Nacional Mayor de San Marcos
Apartado 14-0434, Lima
Perú

Gloria León
Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM)
Carrera 10 No. 20-30, Bogotá
Colombia

Susana León-Yánez
Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE), Herbario QCA
Apartado 17-01-2184, Quito
Ecuador

Bette A. Loiselle
University of Florida
Center for Latin American Studies and Dept. of Wildlife Ecology and Conservation
343 Grinter Hall, Gainesville, FL 32611- 5530
EEUU

Roseli Luz
Inter-American Institute for Global Change Research (IAI)
Av. dos Astronautas, 1758, 12227-010
São José dos Campos, SP
Brasil

Manuel J. Macía
Universidad Autónoma de Madrid
Departamento de Biología, Área de Botánica, Edificio de Ciencias Biológicas,
Campus de Cantoblanco, Calle Darwin 2,
E-28049 Madrid,
España

Mabel T. Maldonado Maldonado
Universidad Mayor de San Simón (UMSS)
Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos
Campus Universitario, Calle Sucre y
Parque La Torre s/n, Cochabamba
Bolivia

Javier A. Maldonado-Ocampo
Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)
Departamento de Vertebrados, Setor Ictiologia, Museu Nacional, Quinta da Boa Vista, 20940-040 Rio de Janeiro, RJ
Brasil

José A. Marengo
Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE)
Centro de Ciência do Sistema Terrestre
Av. dos Astronautas, 1758, 12227-010
São José dos Campos, SP
Brasil

Rodney Martínez Güingla
Centro Internacional para la Investigación del Fenómeno de El Niño (CIIFEN)
Escobedo 1204 y 9 de Octubre, Guayaquil
Ecuador

Michael E. McClain
UNESCO-IHE Institute for Water Education,
Department of Water Engineering,
PO Box 3015
2601 DA Delft
Holanda

José Luis Mena Alvarez
Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)
Instituto de Ecología, México, DF
México

Edgard Montealegre
Universidad Nacional de Colombia
Carrera 45 No 26-85, Bogotá
Colombia

Mariano S. Morales
Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA)
CC 330, 5500 Mendoza
Argentina

Víctor R. Morales Mondoñedo
Universidad Ricardo Palma
Av. Benavides 4550, Apartado Postal 1801,
Las Gardenias, Surco, Lima
Perú

Douglas M. Muchoney
U.S. Geological Survey (USGS)
12201 Sunrise Valley Drive
Reston, VA 20192
EEUU

Luis Germán Naranjo
World Wide Fund for Nature (WWF) Colombia
Cra. 35 # 4A-25, Cali
Colombia

Hugo G. Navarrete Zambrano
Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE)
Av. 12 de Octubre 1076 y Roca, Quito
Ecuador

Gonzalo Navarro Sánchez
RUMBOL S.R.L.
Avenida d'Orbigny 1608, Cochabamba
Bolivia

Michael Nee
The New York Botanical Garden
Bronx, NY 10458-5126
EEUU

Imke Oetting
Fundación para el Desarrollo del Sistema Nacional de Áreas Protegidas
Prolongación Cordero 127, Casilla 3667,
La Paz
Bolivia

Marcella Ohira
Inter-American Institute for Global Change Research (IAI)
Av. dos Astronautas, 1758, 12227-010
São José dos Campos, SP
Brasil

Hernán Ortega
Universidad Nacional Mayor de San Marcos
Dep. de Ictiología, Museo de Historia Natural
Avenida Arenales 1256, Jesús María
San Isidro, Lima
Perú

José Daniel Pabón Caicedo
Universidad Nacional de Colombia
Oficina 317, Edificio 212, Bogotá
Colombia

Manuel Peralvo
Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina (CONDESAN)
Proyecto Páramo Andino
Diego De Brieda E17-169, Quito
Ecuador

Germán Poveda
Universidad Nacional de Colombia
Carrera 45 No 26-85
Edificio Uriel Gutiérrez, Bogotá
Colombia

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH)
Calle 28A# 15-09, Bogotá
Colombia

Juan Quintana
Dirección Meteorológica
Av. Portales 3450, Estación Central
Casilla 140, Sucursal Matucana, Santiago
Chile

Edson E. Ramírez Rodríguez
Universidad Mayor de San Andrés (UMSA)
Calle 30 s/n, Cota Cota, La Paz
Bolivia

Juan Francisco Rivadeneira
Ministerio de Relaciones Exteriores, Comercio e Integración
Carrión E1-76 y Av. 10 de Agosto, Quito
Ecuador

Carlos A. Rivera-Rondón
Centre for Advanced Studies of Blanes (CEAB)
Spanish Council for Scientific Research (CSIC)
Acces Cala St. Francesc 14,
Blanes 17300, Girona
España

Pontificia Universidad Javeriana
Unidad de Ecología y Sistemática,
Departamento de Biología, Cra 7 No. 40-82,
Bogotá
Colombia

Maisa Rojas
Universidad de Chile
Departamento de Geofísica
Blanco Encalada 2002, Santiago
Chile

Gabriela Rosas
Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI)
Jr. Cahuide 785 Jesús María, Lima
Perú

Daniel Ruiz Carrascal
Programa en Ingeniería Ambiental, Escuela de Ingeniería de Antioquia
km 2 + 200 Vía al Aeropuerto José María Córdoba, Envigado, Antioquia
Colombia

International Research Institute for Climate and Society, Lamont-Doherty Earth Observatory
Columbia University in the City of New York
61 Route 9W - PO Box 1000
Palisades, NY 10964-8000
EEUU

Javier Sabogal
World Wide Fund for Nature (WWF) Colombia
Carrera 35 No.4A-25, Cali
Colombia

José Antonio Saito
Universidad Agraria La Molina
Centro de Datos para la Conservación (CDC)
Facultad de Ciencia Forestales
Apartado 12-056, Lima
Perú

Fernando Salazar Holguín
Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM)
Calle 152B No. 59 C - 17 C.5, Bogotá
Colombia

Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE)
Av. 12 de Octubre 1076 y Roca, Quito
Ecuador

Silvia R. Sánchez Huaman
Asociación Peruana para la Conservación de la Naturaleza (APECO)
Parque José de Acosta 187, Lima
Perú

Klaus Schutze Páez
Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM)
Cra. 10 No. 20-30 P9, Bogotá
Colombia

Anton Seimon
Wildlife Conservation Society
2300 Southern Boulevard, Bronx, NY 10460
EEUU

Harrie J. M. Sipman
Free University of Berlin, Botanic Garden & Botanical Museum, Königin-Luise-Str. 6-8
D-14195, Berlín
Alemania

Sergio Solari
Universidad de Antioquia
Instituto de Biología
Calle 67 53 - 108 / P.O. Box 1226, Medellín
Colombia

Silvina Solman
Universidad de Buenos Aires
Centro de Investigaciones del Mar y la Atmósfera (CIMA), Facultad de Ciencias Naturales, Pabellón II - Piso 2, Ciudad Universitaria, 1428 Buenos Aires
Argentina

César Freddy Suárez
World Wide Fund for Nature (WWF) Colombia
Carrera 35 No.4A-25, Cali
Colombia

Holm Tiessen
Inter-American Institute for Global Change Research (IAI)
Av. dos Astronautas, 1758, 12227-010
São José dos Campos, SP
Brasil

Cecilia Toledo
Universidade de Taubaté
Av. Juscelino K Oliveira, 148, 12010-600
Taubaté, SP
Brasil

L. Antonio Tovar Narváez
Universidad Agraria La Molina
Centro de Datos para la Conservación (CDC)
Facultad de Ciencia Forestales
Apartado 12-056, Lima
Perú

Roberto Ulloa
Conservation Internacional (CI)
Ave. Coruña N29-44 y E. Noboa Caamaño,
Quito
Ecuador

Carmen Ulloa Ulloa
Missouri Botanical Garden
P.O. Box 299
St. Louis, MO 63166-0299
EEUU

Isabel Vega
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia
(INPA)/The Large Scale Biosphere-Atmosphere
Experiment in Amazonia (LBA)
Av. André Araújo, 2936, Aleixo
Manaus, AM 69060-001
Brasil

Jorge Velásquez-Tibatá
Stony Brook University
Department of Ecology and Evolution, 650
Life Sciences Building, Stony Brook, NY 11789
EEUU

Marcos Joshua Villacís Erazo
Escuela Politécnica Nacional
Ladrón de Guevara E11 – 253, Quito
Ecuador

Ricardo Villalba
Instituto Argentino de Nivología, Glaciología
y Ciencias Ambientales (IANIGLA)
CC 330, 5500 Mendoza
Argentina

Bradford P. Wilcox
Texas A&M University
Department of Rangeland Ecology and
Management
College Station, TX 77843
EEUU

Bruce E. Young
NatureServe
Apdo. 358, Plaza Colonial, 1260, San José
Costa Rica

Kenneth R. Young
University of Texas at Austin
Department of Geography and the
Environment
1 University Station A3100
210 W. 24th, Austin, TX 78712
EEUU

Paula Andrea Zapata Jaramillo
Escuela de Ingeniería de Antioquia
Programa en Ingeniería Ambiental
Grupo de Investigación Gestión del
Ambiente para el Bienestar Social (GABiS)
km 2 + 200 Vía al Aeropuerto José María
Córdoba, Envigado, Antioquia
Colombia

James L. Zarucchi
Missouri Botanical Garden
P.O. Box 299
St. Louis, MO 63166-0299
EEUU