



Biodiversidad



La diversidad de los páramos andinos en el espacio y en el tiempo

Luis Daniel Llambí¹ y
Francisco Cuesta²

¹ Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas –
ICAE, Universidad de los Andes.

² Área de Biodiversidad – CONDESAN.

La diversidad biológica puede ser interpretada como la variedad de organismos, ecosistemas o paisajes que existen en una región dada de la Tierra. Por lo tanto, es un concepto jerárquico que contempla varias escalas de análisis, desde los ecosistemas y los paisajes hasta las especies y los genes en un contexto de tiempo y espacio (Huston 1994). La existencia y mantenimiento de esta diversidad es uno de los fenómenos más fascinantes vinculados con la evolución de la vida en la Tierra y apenas estamos comenzando a entender e interpretar su importancia para el desarrollo pasado, presente y futuro de las sociedades humanas.

Los Andes Tropicales constituyen la región biogeográfica de mayor diversidad biológica de la Tierra aunque ocupa apenas el 1% de su superficie (Myers *et al.* 2000). Así, no debería resultar una sorpresa que, aunque para algunas personas los páramos sean sinónimo de zonas yermas o inhóspitas, estos ambientes constituyen los ecosistemas de mayor diversidad y grado de endemismo de las altas montañas del mundo, al menos en el caso de las plantas superiores (van der Hammen y Cleef 1986; Smith y Cleef 1988; Luteyn 1999).

En este capítulo centraremos nuestra atención en las múltiples dimensiones de la diversidad del páramo. En primer lugar, haremos un breve recorrido por las diferentes escalas en que esta diversidad ha sido conceptualizada y analizada considerando las dimensiones espaciales

(desde la escala continental hasta la de especies) y temporales (desde sus orígenes como ecosistema hasta su dinámica de transformación actual). Y en segundo lugar, revisaremos los que en nuestro concepto, son algunos de los retos que enfrenta la investigación sobre la diversidad de los páramos en la actualidad.

La bibliografía disponible sobre la diversidad paramera ha experimentado un crecimiento exponencial en las últimas décadas. Esta expansión ha estado vinculada a las contribuciones realizadas por investigadores de Europa y Norte América y a un importante proceso de consolidación de grupos de investigación en los países andinos. Un sencillo ejercicio de búsqueda de literatura en “Google Académico” arroja 17 estudios en los que aparecían las palabras “páramo” y “diversity” entre 1900 y 1960. Este número se eleva a 59 entre 1961 y 1980, a 469 entre 1981 y el 2000 y alcanza más de 1.500 publicaciones entre el 2001 y el presente. Por lo tanto, no pretendemos aquí realizar una revisión detallada de esta amplia literatura, sino más bien, presentar un marco general de análisis que permita contextualizar e introducir los estudios que se presentan en esta sección (realizados o promovidos en el marco del Proyecto Páramo Andino). También queremos contribuir a la discusión de las principales líneas de trabajo en torno a las que pensamos es importante orientar investigaciones que contribuyan de forma más efectiva al manejo y conservación de los páramos andinos.

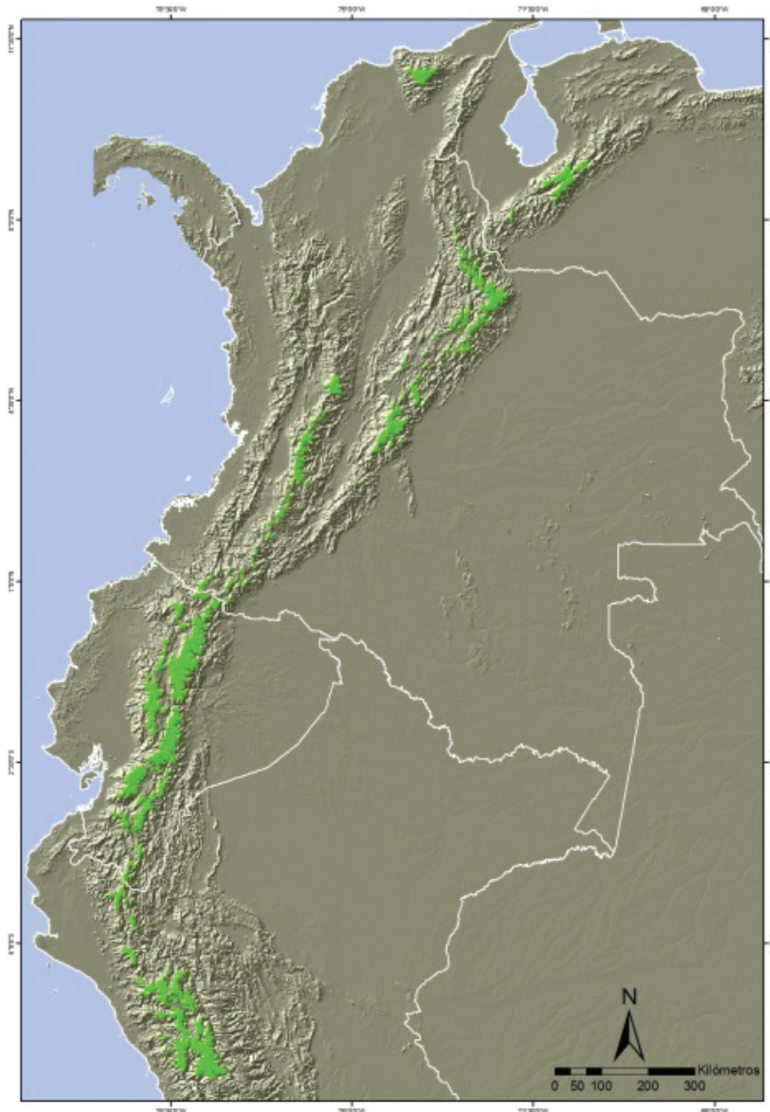


Figura 1. **Distribución de los páramos en Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú. En Perú se incluye el área de jalca.**

Los páramos andinos: diversos a todas las escalas

Los páramos en los Andes se extienden a lo largo de unos ~2.155 km, desde los 11° de latitud norte en la Sierra Nevada de Santa Marta hasta los 8° 39' de latitud sur en el norte del Perú. Podemos considerarlos como una suerte de islas confinadas a las cumbres de los volcanes y montañas andinas, representando un archipiélago continental rodeado de una inmensidad de bosques montanos (Luteyn 1999; Figura 1).

Aun cuando ocupan una extensión relativamente pequeña (41.521 km² o 9% de los Andes del Norte sobre los 500 msnm, Josse *et al.* 2009, Tabla 1), los páramos presentan una gran diversidad ambiental a múltiples escalas espaciales, así como desde el punto de vista de su historia de uso humano. Esta diversidad es uno de sus valores patrimoniales y una de las fuentes de oportunidades para la conservación y el desarrollo en la región.

Tabla 1. **Extensión de los ecosistemas de páramo en los Andes reportada por países. Para el caso de Perú se reporta también la extensión de los ecosistemas de jalca.**

País	Superficie páramos (km ²)	Superficie páramos (%)
Colombia	14.087	33,9
Ecuador	13.933	33,6
Perú	11.096	26,7
Venezuela	2.405	5,8
Total	41.521	100,0

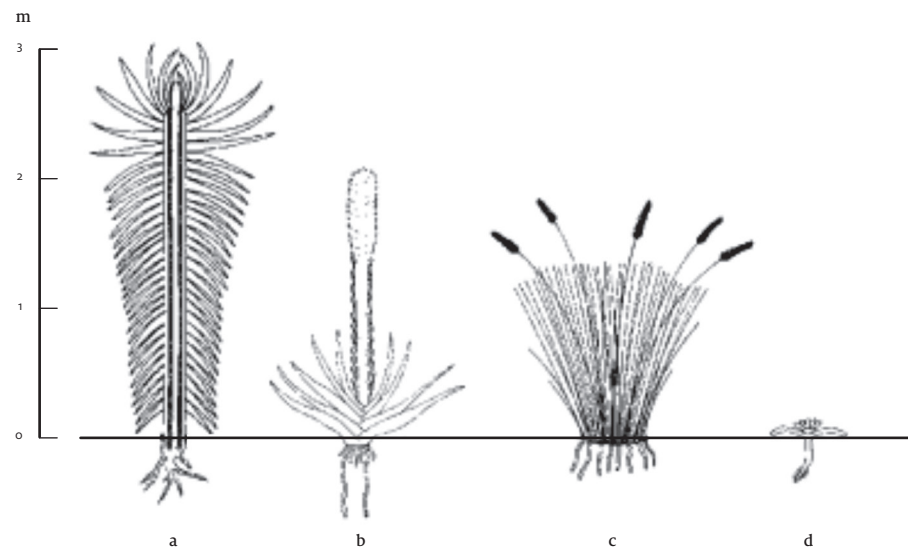
Fuente: CONDESAN 2012.

Diversidad de los páramos: dimensión espacial

La diversidad ambiental del páramo en los Andes puede ser entendida a varias escalas espaciales. A escala continental, es decir desde Venezuela hasta Perú, existen complejos patrones de variación a través de gradientes geológicos y edáficos (ej. suelos volcánicos vs. suelos no volcánicos), climáticos (p.ej. páramos pluviales que drenan hacia el Atlántico o el Pacífico vs. páramos pluviestacionales en valles intermontanos), biogeográficos (p.ej. los páramos de la Cordillera Occidental vs. los páramos de la Cordillera Central u Oriental en Colombia), entre otros. Varios autores han analizado la relación entre estos gradientes continentales de variación en las condiciones ambientales y los patrones biogeográficos de la vegetación y de algunos grupos de animales como las aves o los anfibios (p. ej. Vuilleumier y Monasterio 1986; Monasterio y Sarmiento 1991; Fjeldsá 1992; Sklenář y Jørgensen 1999; Lynch y Suárez-Mayorga 2002).

Por otro lado, a escala regional o del paisaje, existen también complejos gradientes de variación asociados a gradientes altitudinales (desde las selvas altoandinas y subpáramos, hasta los páramos y superpáramos), topográficos (ej. humedales de fondo de valle vs. pajonales o rosetales en laderas), distancia a los centros poblados asociadas a diferencias en historias de uso (p. ej. páramos distantes relativamente intactos vs. páramos cercanos muy transformados, Zapata y Branch, esta publicación), entre otros. Finalmente, a escala local, pequeñas diferencias de exposición, pendiente, capacidad de drenaje, entre otros generan cambios importantes en propiedades como la fertilidad y humedad del suelo y la vegetación dominante (ej. Fariñas y Monasterio 1980; Bader *et al.* 2007; Llambí *et al.* esta publicación).

Figura 2. Principales formas de crecimiento de las plantas vasculares del páramo que representan diferentes estrategias de adaptación evolutivas en respuesta a las condiciones de estos ambientes.



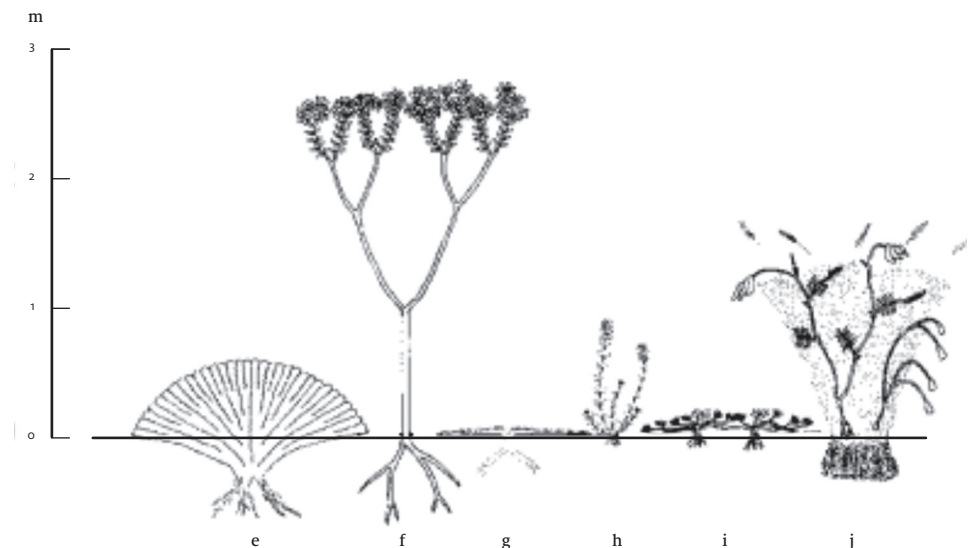
Para poder organizar y sistematizar esta enorme diversidad, es necesario establecer sistemas de clasificación de la vegetación de los páramos (deductivos o inductivos). Cada país ha adoptado un sistema particular de clasificación (ej. Monasterio 1980a; Rangel 2000; Sklenář y Ramsay 2001; Morales *et al.* 2007; Beltrán *et al.* 2009; Cuesta *et al.* esta publicación). Sin embargo, actualmente contamos con un sistema jerárquico común acordado entre los 4 países con páramo en Sur América desarrollado en el marco del Mapa de Ecosistemas de los Andes del Norte y Centrales (Josse *et al.* 2009), como un ejercicio de trabajo conjunto auspiciado por la Secretaría General de la Comunidad Andina (SGCAN) y los Proyectos Páramo Andino y ECOBONA. Independientemente del sistema de clasificación que utilizemos, es evidente que existe una impresionante diversidad de tipos fisionómicos de vegetación diferentes dentro del páramo. Algunas de las formaciones vegetales o tipos fisionómicos más comunes incluyen el bosque paramero o subpáramo, los rosetales, pajonales, arbustales o matorrales, el páramo desértico del superpáramo, los humedales altoandinos, entre otros (p. ej. Cuesta *et al.* esta publicación; Llambí *et al.* esta publicación).

En cada una de estas formaciones vegetales, dominan diferentes formas de vida de plantas que incluyen rosetas caulescentes, arbustos esclerófilos, cojines, rosetas acaules, gramíneas en macolla, hierbas no gramínoideas, entre otras. (ver Vareschi 1970; Hedberg y Hedberg 1979; Ramsay 1992; Ramsay y Oxley 1997; Sklenář 2000; Sklenář y Ramsay 2001; Azócar y Rada 2006). Cada forma de vida representa un plan de crecimiento, una "estrategia" diferente que las plantas del páramo han encontrado para enfrentar las difíciles condiciones ambientales de la alta montaña tropical y que incluyen bajas temperaturas nocturnas y gran amplitud térmica diaria, altos niveles de radiación y suelos generalmente pobres en nutrientes (Monasterio y Sarmiento 1991; Azócar y Rada 2006) Figura 2.

Las formas de crecimiento representan:

- (a) rosetas caulescentes,
- (b) rosetas basales,
- (c) penachos,
- (d) rosetas acaulescentes,
- (e) cojines y tapetes,
- (f) arbustos erectos,
- (g) arbustos prostrados,
- (h) hierbas erectas,
- (i) hierbas prostradas,
- (j) hierbas rastreras y trepadoras.

Adaptado de Ramsay & Oxley (1996).



A su vez, cada una de estas formas de vida está representada por un conjunto muy amplio de taxa. Aunque la riqueza de plantas vasculares del páramo es baja comparada con otros ecosistemas tropicales (10 a 20% de la riqueza florística de Los Andes) es muy alta comparada con otros ecosistemas de montaña en el mundo. Los compendios florísticos disponibles a nivel ecorregional ubican la riqueza de plantas en unas 4.700 especies (Luteyn 1999; Sklenář *et al.* 2005). De estas, Luteyn (1999) indica que cerca del 60% son endémicas, aunque advierte que esta cifra es posiblemente una sobrestimación. Los géneros con más especies incluyen *Espeletia*, *Pentacalia*, *Diplostephium*, *Senecio*, *Calceolaria*, *Valeriana*, *Lupinus*, *Hypericum*, *Miconia* y *Gentianella* (Luteyn 1999; Sklenář *et al.* 2005). Adicionalmente, más de la mitad de los géneros presentes en estos ambientes son monotípicos (Muriel *et al.* esta publicación).

Aunque la diversidad de plantas vasculares de los páramos es relativamente bien conocida, siendo el grupo de organismos que ha recibido mayor atención, todavía existe muy poco conocimiento sobre la diversidad de especies de otros grupos como los líquenes y las plantas no vasculares. En el caso de los musgos, Churchill y Griffin (1999) estiman la riqueza de especies en Costa Rica, Venezuela, Colombia y Ecuador en 543. En el caso de los líquenes, Sipman (2002) indica que es posible que en los Andes del Norte se haya estudiado menos del 25% de la flora existente, siendo llamativo el aparente bajo grado de endemismo en este grupo (inferior al 10%). También existe un gran vacío en nuestro conocimiento de la diversidad específica y funcional de la microbiota del suelo, a pesar del papel clave que esta cumple en la dinámica de la materia orgánica y en la regulación de la disponibilidad de nutrientes. En este sentido, algunos de los temas que han recibido atención incluyen la abundancia y diversidad en grupos clave como las micorrizas y la diversidad funcional de las comunidades microbianas edáficas en respuesta a disturbios como la agricultura (p. ej. Montilla *et al.* 1992; González 2004).

La fauna del páramo y su ecología ha sido mucho menos estudiada que la vegetación y las comunidades de plantas vasculares. Quizás esto se debe a que los páramos se consideran regiones poco diversas y con bajas densidades animales, lo que complica la realización de estudios estadísticamente representativos. Algunas pocas excepciones son las aves y los anfibios y en menor grado los grandes mamíferos, siendo los grupos que han recibido mayor atención.

Los estudios disponibles sobre la fauna del páramo evidencian que en general presentan valores absolutos de riqueza de especies inferiores que los ecosistemas boscosos, pero con una alta singularidad (Fjeldså y Krabbe 1990; Díaz *et al.* 1997; Torres-Carvajal 2007; Tirira 2011). En particular, las aves (Fjeldså *et al.* 1995; Kattan *et al.* 2006) y los anfibios

(Duellman 1988; Ron *et al.* 2011) siguen un patrón monotónico con un máximo de la riqueza de especies a altitudes intermedias, similar a lo reportado para las plantas vasculares (Jørgensen *et al.* 1995; Rahbek 1997; Kessler *et al.* 2001, 2002).

Si bien la riqueza de especies no es muy alta, si lo es el grado de especialización y endemismo que presentan muchas de las taxa presentes en estos ambientes. En este sentido, los ecosistemas altoandinos son ambientes extremadamente interesantes desde el punto de vista evolutivo y de la radiación de la fauna. En particular porque son procesos recientes, que se dieron durante los últimos 2 millones de años, y por lo tanto, es factible reconstruir procesos de colonización y diversificación de varias de los clados de origen andino como los colibrís *Metallura* (García-Moreno *et al.* 1999) y *Eriocnemis* (Schuchmann *et al.* 2002). En estos grupos existen varias especies endémicas del límite del bosque y el páramo (Tabla 2). A partir de los patrones de diversidad y singularidad

Tabla 2. **Especies de aves de rango restringido exclusivas del páramo y su categoría de amenaza de acuerdo a las categorías de la Lista Roja de la UICN.**

CR = En peligro crítico, EN = En peligro, VU = Vulnerable, LC = Preocupación menor.

Especies	Categoría UICN
<i>Phalcoboenus carunculatus</i>	LC
<i>Bolborhynchus ferrugineifrons</i>	VU
<i>Eriocnemis nigrivestis</i>	CR
<i>Oxypogon guerinii</i>	LC
<i>Metallura baroni</i>	EN
<i>Metallura odomae</i>	NT
<i>Doliornis remseni</i>	VU
<i>Cinclodes excelsior</i>	LC
<i>Asthenes griseomurina</i>	LC
<i>Urothraupis stolzmanni</i>	LC
<i>Buthraupis wetmorei</i>	VU

Fuente: Birdlife International: <http://www.birdlife.org/datazone/ebafactsheet.php?id=77>

de las aves, BirdLife International delineó un conjunto de áreas de importancia para la conservación de aves a nivel global, denominadas EBAs (Endemic Bird Areas). Los páramos andinos fueron definidos como una EBA debido a su gran concentración de especies con rangos restringidos inferiores a 50.000 km² y en los que los bosques de *Polylepis*, *Escallonia* y *Gynoxys* juegan un papel fundamental como hábitats que contienen muchas de estas especies de importancia global (Fjeldsà y Krabbe 1990).

Los mamíferos tienen un patrón similar; en particular los mamíferos pequeños exhiben un gran porcentaje de especies endémicas y de rango restringido en los páramos. Por ejemplo, se piensa que los ratones marsupiales (Caenolestidae) son un grupo que se originó e irradió en el páramo y los bosques altoandinos (Tirira 2007). Un patrón similar se observa para los ratones de la familia Cricetidae, en particular el género *Thomasomys* (Voss 2003) que incluye 36 especies en los Andes y de las cuales más del 50% son endémicas (Pacheco 2003; Tirira 2007). También en el caso de los anfibios, algunas familias han colonizado los ambientes altoandinos y se han irradiado y generado nuevas especies, generalmente por procesos alopatricos o peripatricos de especiación. Las familias más conspicuas en estos ambientes son Craugastoridae (*Pristimantis*) y Bufonidae (*Atelopus*, ranas arlequín) (Navas 2002; Ron 2012).

La diversidad de peces no es grande y se reduce, en la mayoría de los cuerpos de agua, a las truchas, especies introducidas en este ecosistema y que al parecer siendo un pez carnívoro muy voraz, tuvo un gran impacto sobre la diversidad nativa de peces en los páramos. Entre los invertebrados se encuentran un alto número de artrópodos (insectos, arácnidos, crustáceos y miriápodos), moluscos y anélidos, entre otros (Díaz *et al.* 1997). En algunos grupos como los coleópteros o los lepidópteros se han reportado también procesos de radiación adaptativa y diversificación reciente (Rodríguez y Rojas-Suárez 1995; Somme *et al.* 1996). Los invertebrados de los suelos del páramo, entre los que destacan grupos como los ácaros, colémbolos, coleópteros, dípteros y lombrices de gran tamaño, juegan un papel muy importante en la descomposición de la materia orgánica, al fraccionar y movilizar la hojarasca producida por la vegetación e incorporarla al suelo (Díaz *et al.* 1997; Morales y Sarmiento 2002).

Diversidad de los páramos: dimensión temporal histórica

Desde el punto de vista de su origen, la evidencia disponible (e.g. registros palinoecológicos, evolución de formas de crecimiento y adaptaciones ecofisiológicas, entre otros) indica inequívocamente que el páramo es un ecosistema natural que se desarrolló mucho tiempo antes del inicio de las actividades humanas en la región (van der Hammen 1974; Salgado-Labouriau 1991; Brunschön y Behling 2009). Así, el páramo tiene más de tres millones de años de historia como ecosistema, asociada al último proceso de levantamiento de los Andes del Norte a partir del Plioceno (~3-4 millones de años), mientras que la actividad humana se inicia hace algo más de 10.000 años (van der Hammen 1974; Di Pasquale *et al.* 2008; Moscol- Olivera y Cleef 2009; Moscol-Olivera y Hooghiemstra 2010). Las plantas que colonizaron estos nuevos ambientes de la alta montaña tropical, llegaron desde tres zonas de origen diferente (van der Hammen y Cleef 1986; Smith y Cleef 1988; Simpson y Todzia 1990; Gentry 1982, 1995): Norte América (elementos holárticos), extremo sur de Sur América (elementos austral-antárticos) y tierras más bajas tropicales, de ecosistemas como las sabanas y los bosques amazónicos (elementos tropicales Gondwanicos). Las nuevas condiciones ambientales generadas por el levantamiento de los Andes, crearon un diverso conjunto de nichos ambientales que fueron colonizados por los diferentes organismos; para esto, tuvieron que desarrollar adaptaciones fisiológicas y ecológicas específicas a las nuevas condiciones del “trópico frío” con una distribución de “islas continentales” en las zonas más altas de la cordillera (Vuilleumier 1970; Vuilleumier y Monasterio 1986). A lo largo del Pleistoceno, ocurrieron varios períodos fríos glaciares alternados con períodos más cálidos. Durante los períodos fríos y más secos, los páramos aumentaron su extensión y descendieron en altitud, permitiendo una mayor conexión entre ellos a lo largo de los Andes del Norte. Por otro lado, durante los períodos más cálidos (períodos inter-glaciares), los páramos se encontraban restringidos a zonas más altas y por lo tanto, ocupaban una extensión menor (van der Hammen 1974; Sevink *et al.* esta publicación). Las fluctuaciones climáticas, especialmente los ciclos glaciares-interglaciares del Pleistoceno, tuvieron una gran influencia en los procesos de radiación y especiación de las taxa andinas. Varios autores (Fjeldsà 1995; Roy *et al.* 1997; Arctander y Fjeldsà 1997; García-Moreno y Fjeldsà 2000) proponen un modelo de especiación controlado por un proceso dinámico de aislamiento entre las islas de páramos y bosques andinos con dispersiones ocasionales entre ellos. Estos estudios describen al paisaje andino del Pleistoceno como altamente heterogéneo en términos de la vegetación (e.g. calidad

del hábitat), clima y topografía; en este contexto, las áreas que mantuvieron condiciones climáticas más estables actuaron a manera de refugio para las poblaciones andinas.

Debido a que estas “áreas estables” eran pequeñas en extensión, las poblaciones de las especies contenidas en ellas deben haber sido pequeñas, propiciando una rápida divergencia de las poblaciones parentales debido a una rápida fijación de alelos y efecto colonizador (Bradshaw *et al.* 1995). Como consecuencia de este proceso de especiación, muchas de las especies presentes en estos ecosistemas son endémicas o con un rango de distribución restringido (Kattan *et al.* 2004) como es el caso del grupo de los frailejones, que tuvieron un marcado proceso de diversificación y radiación adaptativa (Monasterio y Sarmiento 1991), varios géneros de aves (*Metallura*, *Eriocnemis*), roedores (*Thomasomys*), reptiles (*Stenocercus*) y anfibios (*Pristimantis*, *Atelopus*) (ver arriba).

Desde el punto de vista del uso humano, la historia de la transformación del páramo puede dividirse, de manera muy esquemática, en 4 períodos principales (Monasterio 1980b; Hofstede 2003): a) pre-incaico (uso principalmente ceremonial, cacería); b) incaico (pastoreo de camélidos andinos, papas nativas); c) colonial (pastoreo ovino-vacuno y cereales); d) moderno (intensificación de las actividades agrícolas y pecuarias, minería, forestación con exóticas, expansión de la frontera agrícola).

Obviamente, la importancia, extensión e intensidad de las actividades agrícolas y pecuarias desarrolladas en los páramos en cada uno de estos períodos, así como la evolución de los sistemas socio-ambientales que sirvieron de contexto a estas actividades, variaron enormemente de un lugar a otro de los Andes del Norte y Centrales. En Venezuela y Colombia, antes de la llegada de los conquistadores españoles, la evidencia disponible sugiere que las actividades humanas más importantes en el páramo estuvieron relacionadas a su uso como sitios ceremoniales y para la cacería (ej. Wagner 1978; Hofstede 2003). En otros casos, principalmente en Ecuador y Perú, a partir de la llegada de los Incas, el avance de la frontera agrícola, la introducción de camélidos andinos y el uso de tecnologías agrícolas (ej. complejos sistemas de riego, terrazas) ya había producido importantes cambios en el espacio paramero antes de la llegada de los españoles (Ramón 2000). El impacto de las actividades humanas durante la conquista y la colonia, también varió mucho de un lugar a otro. El establecimiento de los sistemas de encomienda, repartimiento, huasipungo, etc., transformó radicalmente en algunas zonas las condiciones ambientales, la organización social y la cultura de las sociedades indígenas, produciendo, un primer período de marginación y pobreza para la población local (Hofstede 2003). La introducción de cultivos como el trigo y del ganado ovino estuvo asociada a

la introducción de nuevas tecnologías (ej. el arado con bueyes, nuevas técnicas de bordado, etc.) y a ciclos de boom económico y colapso (ej. exportación de trigo a las Antillas desde los bolsones secos intermontanos en Venezuela). Así mismo, en muchas zonas, el período colonial estuvo asociado a un primer ciclo de sobre-explotación, degradación ecológica y pérdida de biodiversidad de los páramos (Podwojewski *et al.* 2002; Poulénard *et al.* 2004; Sarmiento y Smith 2011; Tovar *et al.* 2011; Peralvo y Cuesta esta publicación).

Por su parte, durante los años 40-50 se dio inicio a otro gran proceso espacialmente heterogéneo de transformación de los páramos, vinculado a la modernización e intensificación de la agricultura, expansión de la frontera agrícola, “potrerización” e instalación de sistemas de ganadería intensiva, forestación con exóticas como los pinos y eucaliptos, y más recientemente, expansión de la minería legal e ilegal (Hofstede *et al.* 2002).

La gran diversidad de historias de uso del páramo, lejos de ser únicamente fuente de fascinación para los estudiosos del pasado, tiene implicaciones fundamentales para la conservación de la diversidad y el manejo y restauración de los páramos actuales. De hecho, las diferentes dinámicas de transformación y ocupación de los páramos a lo largo de los Andes del Norte, no solo ha sido una fuerza para su degradación, sino también un motor generador de contextos y paisajes culturales diversos (ver Mujica 2002); “nuevos ecosistemas” (*sensu* Hobbs *et al.* 2009) y agroecosistemas vinculados a procesos de evolución de las tecnologías agropecuarias (ej. técnicas de manejo del agua), al desarrollo de infinidad de variedades autóctonas en rubros como la papa (agrodiversidad) o a la diversificación de los sistemas de vida de los pobladores rurales andinos (Ellis 1998; Bebbington y Perreault 1999).

Así, en los casos donde existe una historia de acceso y control a los territorios del páramo, existe comúnmente una larga historia de manejo, la cual está asociada a un patrimonio cultural y tecnológico de evolución y adaptación de las estrategias de uso del páramo. Este patrimonio puede incluir aspectos espirituales de relación con el territorio del páramo que se manifiesta en las tradiciones de muchas culturas indígenas y campesinas (ej. el carácter mágico y reverencial de las lagunas, muchos de los usos medicinales de las plantas del páramo, ver ej. López-Zent 1993; Sánchez, esta publicación).

Sin embargo, en muchos otros casos, el tipo de tenencia y acceso a la tierra ha ocasionado un desplazamiento gradual hacia las zonas más altas y menos productivas de los sistemas agrícolas, junto con un proceso de parcelación y reducción de las unidades productivas familiares

asociados a niveles de pobreza extremos (Peralvo y Cuesta esta publicación; Robineau *et al.* 2010). En estos casos, los páramos tienen una larga historia de procesos de degradación y deterioro ambiental y social que pueden limitar seriamente las posibilidades para la conservación, restauración y manejo sustentable del páramo (Tovar *et al.* 2011; Peralvo y Cuesta, esta publicación).

Así, el conocer cómo y cuándo ocurrieron los diferentes procesos de cambio en el uso y cuáles fueron sus efectos ambientales, sociales, culturales y económicos, es crítico para la toma de decisión en el presente. Por ejemplo, procesos erosivos severos asociados con sistemas como el cultivo de trigo o la ganadería ovina en la colonia han dejado una vegetación degradada sin capacidad natural de regeneración (sucesiones congeledas) y suelos decapitados que condicionan seriamente las opciones de manejo viables, aún hoy (p. ej. ver Sarmiento y Smith 2011). Los procesos que llevaron al colapso económico y ecológico de estos sistemas, pueden encerrar importantes lecciones sobre cómo prevenir la ocurrencia de nuevos ciclos de sobreexplotación y colapso.

Varios autores han analizado el impacto de estos procesos de transformación antrópica sobre la biodiversidad de los páramos. Algunos de los temas que han recibido mayor atención incluyen la recuperación sucesional de la vegetación en sistemas agrícolas tradicionales con descansos largos (ej. Ferwerda 1987; Jaimes y Sarmiento 2002; Sarmiento *et al.* 2003), los impactos del pastoreo y/o las quemadas en diferentes ecosistemas incluyendo rosetales, pajonales y humedales (ej. Verweij 1995; Hofstede 1995; Molinillo y Monasterio 1997; Suárez y Medina 2001) y los efectos sobre la diversidad del páramo del establecimiento de plantaciones de coníferas (ej. Hofstede *et al.* 2002).

Cada uno de estos disturbios tienen efectos que son propios a los procesos que son alterados y que varían en magnitud en función del régimen de manejo (i.e. intensidad, duración, frecuencia, etc.). Sin embargo, es posible identificar indicadores que tienden a mostrar respuestas similares bajo diferentes escenarios de transformación. Por ejemplo, en áreas sometidas a sobrepastoreo, áreas en etapas serales tempranas de regeneración luego de ser cultivadas o quemadas y bajo plantaciones de pinos, se observa generalmente una disminución del pH y de la materia orgánica del suelo así como de su capacidad de regulación hídrica, una marcada disminución en la riqueza de especies de plantas nativas (especialmente aquellas de distribución restringida o baja capacidad de regeneración-recolonización), y un aumento en la abundancia de especies exóticas invasoras (ej. *Rumex acetosella*).

En cuanto a la fauna del páramo, existen pocos estudios sobre los impactos de las dinámicas del uso de la tierra sobre su distribución y estructura de poblaciones y comunidades (ver Zapata y Branch esta publicación; Pelayo y Soriano esta publicación). Existen estudios a nivel macro (continental) sobre los posibles efectos en la viabilidad de las poblaciones de oso andino (*Tremarctos ornatus*) por efectos de la fragmentación de los bosques montanos y páramos andinos en los Andes del Norte (Kattan *et al.* 2004, Peralvo *et al.* 2007) y de los efectos de la construcción de obras de infraestructura en la conectividad de individuos de una población de este animal (Cuesta *et al.* 2003), aunque estos efectos son todavía poco claros. Sin embargo, contamos con muy pocos estudios sobre cómo los regímenes de pastoreo y quemadas o el establecimiento de cultivos alteran los microambientes de la fauna del páramo. En el caso de la dinámica de recuperación en parcelas agrícolas en sucesión secundaria, se han observado cambios marcados en la estructura de las comunidades edáficas de macroinvertebrados (ej. Morales y Sarmiento 2002). Las comunidades de macroinvertebrados acuáticos también han sido utilizadas como indicadores de cambios en la calidad de agua en los páramos (ej. Correa 2000).

Otro tema importante es el conflicto que se genera entre la fauna silvestre y las comunidades campesinas por depredación de ganado (vacuno, ovino principalmente) o por destrucción de chacras de cultivo como el maíz. Este conflicto se da por el traslapo de las áreas de pastoreo o cultivo y los hábitats naturales que ocupa la fauna silvestre (Goldstein 2002; Goldstein *et al.* 2006). Estos conflictos generalmente terminan con la muerte de los “animales problema” por parte de los pobladores locales que en el caso de grandes carnívoros como el oso andino o el puma (*Puma concolor*) tiene implicaciones fuertes sobre su conservación debido a ser especies con poblaciones pequeñas, baja diversidad genética y tasas reproductivas (Viteri y Waits 2009; García-Rangel 2012). Sin embargo, todavía quedan muchos vacíos de conocimiento que requieren ser abordados para reducir el grado de conflicto y lograr la conservación de especies que tienen un rol clave en el ecosistema.

Algunos desafíos para la investigación

Aun cuando la investigación en torno a la diversidad biológica de los páramos ha experimentado un proceso sostenido de expansión, todavía existen vacíos muy significativos en términos de los grupos de organismos objeto de estudio (ver arriba), las regiones y localidades analizadas, y quizás más importante, en términos de las temáticas abordadas y los enfoques utilizados. A partir de estas consideraciones, a continuación discutimos los que en nuestra opinión pudieran ser algunos de los temas prioritarios de investigación sobre la diversidad del páramo en los próximos años que apoye procesos de gestión y manejo sostenible del ecosistema.

Estudios comparativos y sistemas integrados de monitoreo

Aun cuando existen muchos estudios sobre la diversidad paramera, en muchos casos los estudios se han desarrollado utilizando metodologías de muestreo y análisis de la información diferentes por grupos de investigación que trabajan de manera relativamente aislada en los diferentes países y regiones. Por lo tanto, se hace necesario el desarrollo de plataformas nacionales e internacionales integradas de investigación (que incluyan el desarrollo de protocolos metodológicos, bases de datos y sistemas de gestión-difusión de la información de fácil acceso, ej. Muriel *et al.* esta publicación) así como el establecimiento de metodologías cuantitativas y estandarizadas que permitan establecer sistemas de monitoreo y realizar estudios comparativos a diferentes escalas espaciales. El contar con este tipo de información es prioritario por varias razones: a) contar con una línea base que permita monitorear el estado de salud de la biodiversidad a escala regional andina y evaluar el impacto de actividades humanas como el avance de la frontera agrícola o el cambio climático global; b) profundizar nuestro conocimiento de los patrones y procesos biogeográficos-evolutivos de la diversidad paramera y los factores que han condicionado su dinámica; c) identificar ecosistemas y sitios prioritarios para la conservación de la diversidad de diferentes grupos de organismos y servir de base para promover y evaluar la efectividad de estrategias de conservación a escala regional (ej. ver Pelayo y Soriano, esta publicación) y d) desarrollar un conjunto sintético de indicadores que garanticen la efectividad de los procesos de monitoreo y la evaluación del estado de conservación del ecosistema en diferentes gradientes ambientales, contextos sociales y regímenes de manejo.

Algunos esfuerzos recientes en este sentido incluyen el proyecto para el Mapa de Ecosistemas de los Andes del Norte y el Centro (Josse *et al.* 2009), el uso de metodologías comunes de monitoreo de la diversidad de la vegetación en Venezuela y Ecuador acordadas en el marco del PPA (ver Cuesta *et al.* esta publicación; Llambí *et al.* esta publicación), la red de sitios GLORIA para el monitoreo del impacto del cambio climático sobre la vegetación en cumbres de los Andes (Cuesta *et al.* 2013) y el proyecto de dinámicas de cambios de cobertura y uso de la tierra en la Comunidad Andina (SGCAN 2012).

Significado funcional de la diversidad del páramo

Mucha de la investigación sobre la diversidad de los páramos ha estado enfocada hacia la descripción e identificación de patrones. Aunque este tipo de estudios son fundamentales para el establecimiento de una línea base de información (ver arriba), se hace necesario profundizar la investigación sobre los procesos y mecanismos que permiten entender y explicar estos patrones, así como de estudios que permitan una mejor comprensión de la relación entre la diversidad, el funcionamiento y los servicios ecosistémicos de los páramos (en términos de regulación hídrica, ciclaje de nutrientes, dinámica del carbono).

En este sentido, algunos temas prioritarios incluyen: a) la relación entre la diversidad de especies y formas de vida y la diversidad funcional (diversidad de grupos funcionales o gremios, ver Körner 1993; Smith *et al.* 1997). Aunque contamos con algún conocimiento sobre la existencia de grupos funcionales “respuesta” en términos de conjuntos de especies con estrategias adaptativas similares frente a factores ambientales limitantes (ver p. ej. Azócar *et al.* 2000, Sklenář *et al.* 2010; Llambí *et al.* en prensa), sabemos muy poco sobre los grupos funcionales “efecto” del páramo, es decir, grupos de especies que tienen efectos similares sobre el funcionamiento del ecosistema; b) el análisis del grado de redundancia funcional existente, así como el papel que la diversidad dentro de cada grupo funcional juega desde el punto de vista de la estabilidad y resiliencia de los páramos frente a disturbios ambientales y antrópicos; c) la identificación de especies clave para el funcionamiento y dinámica del ecosistema y el análisis del papel que las interacciones entre especies (ej. facilitación, dispersión, polinización, herbivoría) juegan en el mantenimiento de la diversidad y la productividad del ecosistema (Ramsay y Oxley 2001; Sklenář 2009; Anthelme y Dangles 2012).

Efectos del manejo y estrategias de restauración ecológica

Como vimos arriba, contamos con una serie de estudios que han analizado el impacto de diferentes sistemas de manejo agrícolas, pecuarios o forestales sobre la diversidad de los páramos. En términos generales, estas investigaciones nos muestran que disturbios como la agricultura, el fuego, el sobrepastoreo o la forestación con especies exóticas (pinos) afectan significativamente no solo la diversidad de especies sino también servicios ecosistémicos clave como la regulación hídrica o la acumulación de carbono (ej. Ramsay y Oxley 1996; Poulenard *et al.* 2004; Farley y Kelly 2004; Buytaert *et al.* 2006, 2007). Sin embargo, algunos aspectos en los que es necesario profundizar en esta línea de investigación incluyen: a) el efecto de diferentes regímenes de disturbios sobre diferentes procesos y tipos de ecosistemas (ej. subpáramos, rosetales, humedales, pajonales) y grupos de organismos (ej. vegetación, fauna, microorganismos); b) la forma en que varios tipos de disturbios interactúan combinando de forma compleja sus efectos (ej. cambio climático-fuego-pastoreo); c) el uso de experimentos controlados y herramientas estadísticas apropiadas para evaluar los efectos de la interacción entre la variabilidad ambiental y el manejo (ej. análisis de diseños complejos multifactoriales).

Por otro lado, llama mucho la atención el que la mayoría de los estudios sobre los impactos del manejo sobre la diversidad de los páramos han analizado situaciones de manejo “convencional”, mientras que contamos con muy poca información sobre los efectos de estrategias de manejo “alternativo” o “sustentable”, que rara vez son objeto de programas integrales de monitoreo de sus impactos ecológicos y socio-económicos (deseados y *no deseados*, positivos y *negativos*).

Esto incluye una amplia variedad de estrategias de agricultura ecológica (ej. policultivos, control biológico de plagas), exclusión de humedales del pastoreo, uso de herramientas del manejo del paisaje (ej. establecimiento de cercas vivas y corredores), restauración ecológica utilizando especies nativas, entre otros. En este contexto, la aplicación de estrategias de manejo alternativo con fines de producción sustentable, restauración o conservación, deberían ser interpretadas como “experimentos de manejo” que ofrecen una oportunidad única de evaluar y comparar la efectividad de diferentes prácticas en diferentes escenarios de la alta montaña tropical (evitando la aplicación de “recetas de cocina” o “soluciones mágicas” extrapoladas de otros contextos) y de incorporar a múltiples actores utilizando estrategias de investigación-acción participativa (ej. guardaparques, productores agropecuarios, estudiantes). Un excelente ejemplo del uso de este tipo de enfoques ha sido el utilizado por el Grupo de Restauración Ecológica de la

Universidad Nacional de Colombia (ver Vargas 2007, 2008), modelo que podría ser estudiado para ser adaptado y replicado en diferentes contextos sociales y ambientales de los ecosistemas altoandinos.

Importancia cultural y económica de la diversidad

Los páramos no solo constituyen ecosistemas de una alta diversidad biológica, sino que han sido también escenarios para el desarrollo de una gran diversidad de grupos humanos y culturas (ver arriba). El significado que la diversidad de este ecosistema ha tenido y tiene para la gente del páramo y para los habitantes de tierras más bajas que son beneficiarios de esta diversidad, apenas comienza a ser reconocido y entendido, aunque es clave para la implementación de estrategias de conservación y manejo sustentable en estos territorios.

La investigación en esta compleja temática debería constituir una oportunidad para el uso de estrategias de investigación transdisciplinarias y participativas, que involucren desde el propio diseño de la investigación a los pobladores y pobladoras. Algunos de los temas que consideramos importantes para profundizar incluyen: a) la evolución del conocimiento de las comunidades parameras de la ecología y diversidad de los páramos a lo largo de los procesos de transformación socio-ambiental de su entorno; b) las diferentes visiones que diferentes grupos humanos tienen de los páramos y de los servicios que prestan; c) los usos tradicionales (ver Sánchez, esta publicación) e importancia económica, social y cultural, directa e indirecta de la diversidad de los páramos (ej. uso de plantas medicinales, agrobiodiversidad de cultivos como la papa).

Referencias

- Anthelme F, Dangles O.** 2012. Plant–plant interactions in tropical alpine environments. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 363-372.
- Arctander P, Fjeldså J.** 1997. Andean Tapaculos of the Genus *Scytalopus* (Rhinocryptidae): A study of speciation using DNA sequence data. In Loeschcke V, Tomiuk J, Jian SK, editors. *Conservation Genetics*. Basel: Birkhauser Verlag, pp 205-225.
- Azócar A, Rada F.** 2006. *Ecofisiología de plantas de páramo*. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de los Andes. Mérida: Editorial Litorama.
- Azócar A, Rada F, García-Núñez C.** 2000. Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes. *Boletín de la Sociedad Botánica de Méjico* 65:89-94.
- Bader MY, Rietkerk M, Bregt AK.** 2007. Vegetation structure and temperature regimes of tropical Alpine treelines. *Artic, Antartic, and Alpine Research* 39:353-364.
- Bebbington A, Perreault T.** 1999. Social Capital, development, and access to resources in Highland Ecuador. *Economic Geography* 75:395-418.
- Beltrán K, Salgado S, Cuesta F, León-Yáñez S, Romoleroux K, Ortiz E, Cárdenas A, Velástegui. A.** 2009. Distribución espacial, sistemas ecológicos y caracterización florística de los páramos en el Ecuador. Quito: EcoCiencia, Proyecto Páramo Andino y Herbario QCA.
- Bradshaw HD, Wilbert SM, Otto KG, Schemske DW.** 1995. Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkey-flowers (*Mimulus*). *Nature* 376:762–765.
- Brunschön C., Behling, H.** 2009. Late Quaternary vegetation, fire and climate history reconstructed from two cores at Cerro Toledo, Podocarpus National Park, Southeastern Ecuadorian Andes. *Quaternary Research* 72: 388-399.
- Buytaert W, Célleri R, De Bièvre B, Cisneros F, Wyseure G, Deckers J, Hofstede R.** 2006. Human impact on the hydrology of the Andean paramos. *Earth-Science Reviews* 79:53-72.
- Buytaert W, Iñiguez V, de Bièvre B.** 2007. The effects of afforestation and cultivation on water yield in the Andean paramo. *Forest Ecology and Management* 251:22-30.
- Churchill SP, Griffin D.** 1999. Mosses. In: Luteyn JL. Paramos: their phytodiversity, geographical distribution and botanical literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 84:53-64.
- Correa IY.** 2000. Desarrollo de un índice biótico utilizando macroinvertebrados béticos para evaluar la calidad ecológica del agua de la Cuenca Alta del Río Chama. Tesis de Grado. Mérida: Universidad de los Andes.
- Cuesta F, Peralvo MF, van Manen FT.** 2003. Andean Bear Habitat Use in the Oyacachi River Basin, Ecuador. *Ursus* 14:198-209.
- Cuesta F, Baez S, Muriel P, Salgado S.** 2013. La vegetación de los páramos del Ecuador. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, Editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN.
- Cuesta F, Muriel P, Halloy S, Beck S, Meneses RI, Salgado S, Aguirre N, Viñas P, Suárez D, Becerra MT.** 2013. Biodiversidad y Cambio Climático en los Andes Tropicales - Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación. Red Gloria-Andes, Lima-Quito. Pp 180.
- Díaz A, Pefaur JE, Durant P.** 1997. Ecology of South American Paramos with emphasis on the Fauna of the Venezuelan paramos. En: Wielgolaski FE, editor. *Polar and Alpine Tundra, Ecosystems of the World* 3. Amsterdam: Elsevier, pp 263-310.
- Di Pasquale G, Marziano M, Impagliazzo S, Lubritto C, de Natale A, Bader MY.** 2008. The Holocene treeline in the northern Andes (Ecuador): First evidence from soil charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 259:17-34.
- Duellman EW.** 1988. *Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics*. St. Louis, MO, ETATS-UNIS: Missouri Botanical Garden.
- Ellis F.** 1998. Household strategies and rural livelihood diversification. *Journal of Development Studies* 35:1-38.

- Fariñas M, Monasterio M.** 1980. La Vegetación del Páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. En: Monasterio M, editora. *Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos*. Mérida: Ediciones de la Universidad de los Andes, pp 263-307.
- Farley KA, Kelly EF.** 2004. Effects of afforestation of a paramo grassland on soil nutrient status. *Forest Ecology and Management* 195:281-290.
- Ferwerda W.** 1987. The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass paramo in the Colombian Cordillera Oriental. Internal report no. 220. Hugo de Vries Laboratory. Amsterdam: Universidad de Amsterdam.
- Fjeldså J, Krabbe N.** 1990. *Birds of the high Andes*. Svendborg, Denmark: Apollo Books.
- Fjeldså J.** 1992. Biogeography of the birds of the *Polylepis* woodlands of the Andes. In: Balslev, H, Luteyn JL, Editores. *Paramo: an Andean ecosystem under human influence*. London: Academic Press, pp 31-44.
- 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.** 1995. Geographical patterns of neoendemic and older relict species of Andean forest birds: the significance of ecologically stable areas. Pages 89-102 in Churchill SP, Balslev H; Forero E, Luteyn L., Editores. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. Proceedings of a symposium, New York Botanical Garden, 21-26 June 1993. New York: New York Botanical Garden. Bronx, NY, USA.
- García-Moreno J, Arctander P, Fjeldså J.** 1999. Strong Diversification at the Treeline among *Metallura* Hummingbirds. *The Auk* 116:702-711.
- García-Moreno J, Fjeldså, J.** 2000. Chronology and mode of speciation in the Andean avifauna. In: Rheinwald G, editor. *Isolated Vertebrate Communities in the Tropics*. Proceedings of the 4th International Symposium of Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn, Germany, pp 25-46.
- García-Rangel S.** 2012. Andean bear *Tremarctos ornatus* natural history and conservation. *Mammal Review* 42:85-119.
- Gentry AH.** 1982. Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean Orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:557-593.
- Gentry AH.** 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. En Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL, Editores. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium, pp 103-126
- Goldstein IR.** 2002. Andean Bear-Cattle Interactions and Tree Nest Use in Bolivia and Venezuela. *Ursus* 13:369-372.
- Goldstein I, Paisley S, Wallace R, Jorgenson JP, Cuesta F, Castellanos A.** 2006. Andean bear-livestock conflicts: a review. *Ursus* 17:8-15.
- González S.** 2004. Microbiota edáfica de los Andes Tropicales. Tesis de Doctorado. Santiago de Compostela: Universidad de Santiago de Compostela.
- Hedberg I, Hedberg O.** 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos* 33:297-307.
- Hobbs RJ, Higgs E, Harris JA.** 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 24(11):599-605
- Hofstede R.** 1995. Effects of burning and grazing on a colombian paramo ecosystem. Tesis de Doctorado. Amsterdam: Universidad de Amsterdam.
- Hofstede R, Cleef AM.** 1995. Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the North Andean montane forest and paramo. In Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL, editors. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium, pp 35-49.
- Hofstede R, Groenendijk JP, Coppus R, Fahese J, Sevink J.** 2002. Impact of pine plantations on soils and vegetation in the Ecuadorian high Andes. *Mountain Research and Development* 22:159-167.
- Hofstede R.** 2003. Los Páramos en el Mundo: su diversidad y sus habitantes. En: Hofstede R, Segarra P, Mena P. *Los Páramos del Mundo*.

Proyecto Atlas Mundial de Los Páramos. Quito: Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia, pp 15-38

Hofstede R, van der Hammen T. 2004. Quaternary ice-age dynamics in the Colombian Andes: developing and understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359(1442):173-181.

Huston MA. 1994. *Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge

Jaimes V, Sarmiento L. 2002. Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ecotropicos* 15(1):61-74.

Jørgensen PM, Ulloa-Ulloa CJ, Madsen E. 1995. A floristic analysis of the high Andes of Ecuador. En Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL, Editores. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium. Nueva York: The New York Botanical Garden, pp 221-237.

Josse C, Cuesta F, Navarro G, Barrena V, Cabrera E, Chacon-Moreno E, Ferreira W, Peralvo M, Saito J, Tovar A. 2009. *Ecosistemas de los Andes del Norte y Centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Peru y Venezuela*. Lima: Secretaria General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN-Proyecto Paramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTA-UNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM, Rumbol SRL.

Kattan GH, Hernández O.L., Goldstein I., Rojas V., Murillo O., Gómez C., Restrepo H., Cuesta, F. 2004. Range fragmentation in the spectacled bear *Tremarctos ornatus* in the northern Andes. *Oryx* 38:155-163.

Kattan GH, Franco P, Rojas V, Morales G. 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 GH, Franco P, Saavedra-Rodríguez CA, Valderrama C, Rojas V, Osorio D, Martínez J. 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, Herzog S, Fjeldså J, Bach K. 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. 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.

Körner CH. 1993. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In: Schultze ED, Mooney HA, editors. *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer Verlag, pp 97-116

Llambí LD, Sarmiento L, Rada F. en prensa. Evolución de la investigación ecológica en los páramos de Venezuela: múltiples visiones de un ecosistema único. En: Medina E, Hubber O, Nassar J, editores. *Recorriendo el Paisaje Vegetal de Venezuela: un homenaje a Volkmar Vareschi*. Caracas: Ediciones IVIC.

Llambí LD, Fariñas M, Smith JK, Castañeda SM, Briceño B. 2013. Diversidad de la vegetación en dos páramos de Venezuela: un enfoque multi escala con fines de conservación. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, Editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN.

López-Zent E. 1993. Plants and people of the Venezuelan páramos. *Antropologica* 79:17-42.

Luteyn J. 1999. *Paramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. New York: Memoirs of the New York Botanical Garden, Vol.84.

Luteyn J. 2002. Diversity, adaptation and endemism in neotropical Ericaceae: biogeographical patterns in the Vaccinieae. *The Botanical Review* 68:55-87.

Lynch JD, Suárez-Mayorga AM. 2002. Análisis biogeográfico de los anfibios paramunos. *Caldasia* 24:471-480.

Monasterio M. 1980a. Las Formaciones Vegetales de los Páramos de Venezuela. En: Monasterio M, editora. *Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos*. Mérida: Ediciones de la Universidad de los Andes, pp 93-158.

- Monasterio M.** 1980b. Poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela. En: Monasterio M, editora. *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Mérida, Venezuela: Editorial de la Universidad de Los Andes, pp 170-198.
- Monasterio M, Sarmiento L.** 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean Tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 6(12):387-391.
- Molinillo M, Monasterio M.** 1997. Pastoralism in paramo environments: practices, forage and impact on the vegetation in the Cordillera of Mérida, Venezuela. *Mountain Research and Development* 17:197-211.
- Montilla M, Herrera R, Monasterio M.** 1992. Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en los Andes Tropicales. *Suelo y Planta* 2:59-70.
- Morales J, Sarmiento L.** 2002. Dinámica de los macroinvertebrados edáficos en relación con la vegetación es una sucesión secundaria en el páramo venezolano. *Ecotropicos* 15:99-110.
- Morales M, Otero J, Van der Hammen T, Torres A, Cadena C, Pedraza C, Rodríguez N, Franco C, Betancourth JC, Olaya E, Posada E, Cárdenas L.** 2007. *Atlas de páramos de Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Moscol-Olivera MC, Cleef AM.** 2009. A phytosociological study of the paramo along two altitudinal transects in El Carchi province, northern Ecuador. *Phytocoenologia* 39:79-107.
- Moscol-Olivera MC, Hooghiemstra H.** 2010. Three millennia upper forest line changes in northern Ecuador: Pollen records and altitudinal vegetation distributions. *Review of Palaeobotany and Palynology* 163:113-126.
- Mujica E.** 2002. Paisajes Culturales en los Andes. Lima: UNESCO, Fondo de Patrimonio Mundial.
- Muriel P, Baez S, Cuesta F, Salgado S, Van Reenen G, Quintana C, Navarrete H.** 2013. Herramientas para el manejo de información florística y ecológica de los páramos del Ecuador: Lista Anotada de Especies y Base de datos cuantitativa. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, Editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier C, da Fonseca GA, Kent J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Navas CA.** 2002. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 133:469-485.
- Pacheco VR.** 2003. Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. Ph.D. dissertation, City University of New York.
- Pelayo R, Soriano P.** 2013. Áreas prioritarias para la conservación de las aves en las cuencas altas de tres ríos andinos. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, Editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN.
- Peralvo M, Sierra R, Young K, Ulloa C.** 2007. Identification of Biodiversity Conservation Priorities using Predictive Modeling: An Application for the Equatorial Pacific Region of South America. *Biodiversity and Conservation* 16:2649-2675.
- Peralvo M, Cuesta F.** 2013. Conversión de ecosistemas altoandinos: Vínculos entre patrones y procesos a múltiples escalas. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, Editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN.
- Podwojewski P, Poulenard J, Zambrano T, Hofstede RA.** 2002. Overgrazing effects on vegetation cover and properties of volcanic ash soil in the paramo of Llangahua and La Esperanza (Tungurahua, Ecuador). *Soil Use and Management* 18:45-55.
- Poulenard J, Michel JC, Bartoli F, Portal JM, Podwojewski P.** 2004. Water repellency of volcanic ash soils from Ecuadorian paramo: effect of water content and characteristics of hydrophobic organic matter. *European Journal of Soil Science* 55:487-496.
- Rahbek C.** 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *American Naturalist* 149:875-902.
- Ramón G.** 2000. *Cambios históricos en el manejo de los suelos serranos. Manejo, recuperación y conservación de suelos serranos*. Quito: CAMAREN.

- Ramsay PM, Oxley ER.** 1997. The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian paramos. *Plant Ecology* 131:173-192.
- Ramsay PM.** 1992. The paramo vegetation of Ecuador: The Community Ecology, Dynamics and Productivity of tropical Grasslands in the Andes. A thesis submitted for the degree of Philosophiae Doctor of the University of Wales.
- Ramsay PM, Oxley ER.** 2001. An assessment of aboveground net primary productivity in Andean grasslands of Central Ecuador. *Mountain Research and Development* 21:161-167.
- Ramsay PM, Oxley ER.** 1996. Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass paramo. *Plant Ecology* 124:129-144.
- Rangel JO.** 2000. *Colombia, Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna.* Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales.
- Robineau O, Châtelet M, Soulard CT, Michel-Dounias I, Posner J.** 2010. Integrating farming and paramo Conservation: A Case Study from Colombia. *Mountain Research and Development* 30:212-221.
- Rodríguez JP, Rojas-Suárez F.** 1995. *El Libro Rojo de la Fauna Venezolana.* Caracas: Provita, Fundación Polar.
- Ron SR.** 2012. Museo de Zoología of Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ). *FrogLog* 100:50.
- Ron S R, Guayasamin J M, Menéndez-Guerrero P.** 2011. Biodiversity and Conservation Status of Ecuadorian Amphibians. En: Heatwole H, Barrio-Amoros C. L. y Wilkinson, H. W. 2011. *Amphibian Biology*, Volume 9, Part 2. Pp. 129-170. Surrey Beatty & Soons PTY Limited, Baulkham Hills, Australia.
- Roy MS, Cardoso Da Silva JM, Arctander P, García-Moreno J, Fjeldsà J.** 1997. The speciation of South American and African birds in montane regions. In: Mindell DP, editor. *Avian Molecular Evolution and Systematics.* San Diego: Academic Press, pp 325-343.
- Salgado-Labouriau ML.** 1991. Palynology of the Venezuelan Andes. *Grana* 30:342-349
- Sanchez I.** 2013. Plantas medicinales de Cajamarca. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, Editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN.
- Sarmiento L, Llambí LD, Escalona A, Márquez N.** 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166: 63-74.
- Sarmiento L, Llambí LD.** 2011. Regeneración del páramo luego de un disturbio agrícola: una síntesis de 20 años de investigaciones en sistemas con descansos largos en la Cordillera de Mérida. En: Herrera F, Herrera I, editores. *La Restauración Ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias.* Caracas: Ediciones IVIC, pp 123-148.
- Sarmiento L, Smith JK.** 2011. Degradación de laderas durante el ciclo triaguero en los Andes venezolanos y factores que limitan su restauración. En: Herrera F, Herrera I, editores. *La Restauración Ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias.* Caracas: Ediciones IVIC, pp 17-34.
- Schuchmann KL, Weller A, Heynen I.** 2002. Systematics and biogeography of the Andean genus *Eriocnemis* (Aves: Trochilidae). [Systematik und Biogeografie der andinen Gattung *Eriocnemis* (Aves: Trochilidae)]. *Journal fur Ornithologie* 142:433-481.
- Secretaría General de la Comunidad Andina.** 2012. *Reporte final de la primera fase del Proyecto Dinámicas de cambio de cobertura de la tierra en la Comunidad Andina.* Lima: SGCAN, CONDESAN, ECOBONA.
- Sevink J, Tonneijck F, Jansen B, Hooghiemstra H.** 2013. Reconstrucción de la Línea Superior de Bosque en el norte de Ecuador: algunos resultados del Proyecto RUFLE. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, Editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN.
- Simpson BB, Todzia CA.** 1990. Patterns and processes in the development of the high Andean flora. *American Journal of Botany* 77:1419-1432.
- Sipman H.** 2002. The significance of the Northern Andes for lichens. *The Botanical Review* 68(1):88-99.
- Sklenář P.** 2000. *Vegetation ecology and phytogeography of Ecuadorian superparamos.* Prague: Charles University.

- Sklenář P, Jørgensen PM.** 1999. Distribution patterns of paramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography* 26(4):681-691.
- Sklenář P, Ramsay PM.** 2001. Diversity of zonal paramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions* 7:113-124.
- Sklenář P, Luteyn J, Ulloa C, Jørgensen M, Dillon M.** 2005. *Flora Genérica de los Páramos*. Memoirs of the New York Botanical Garden 92:1-499.
- Sklenář P.** 2009. Presence of cushion plants increases community diversity in the high equatorial Andes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 204:270-277.
- Sklenář P, Kucerova A, Macek P, Mackova J.** 2010. Does plant height determine the freezing resistance in the paramo plants? *Austral Ecology* 35:929-934.
- Smith J, Cleef AM.** 1988. Composition and origins of the world's tropical pine floras. *Journal of Biogeography* 15:631-645.
- Smith TM, Shugart HH, Woodward FI.** 1997. *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Somme L, Davison RL, Onore G.** 1996. Adaptation of insects at high altitudes of Chimborazo, Ecuador. *European Journal of Entomology* 93:313-318.
- Suárez E, Medina G.** 2001. Vegetation structure and soil properties in Ecuadorian paramo grasslands with different histories of burning and grazing. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 33:158-164.
- Tirira D.** 2007. Guía de Campo de los Mamíferos del Ecuador. Publicación Especial 6. Quito, Ecuador: Ediciones Murciélagos Blanco.
- Tirira D, editor.** 2011. Libro rojo de los mamíferos del Ecuador. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 8. 2ª edición. Quito: Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Ministerio del Ambiente del Ecuador.
- Torres-Carvajal O.** 2007. A taxonomic revision of South American *Stenocercus* (Squamata: Iguania) lizards. *Herpetological Monographs* 21:76-178.
- Tovar C, Duivenvoorden JF, Sánchez-Vega I, Seijmonsbergen AC.** 2011. Recent Changes in Patch Characteristics and Plant Communities in the Jalca Grasslands of the Peruvian Andes. *Biotropica* 0:1-10.
- van der Hammen T.** 1974. The Pleistocene changes in vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1:3-26.
- van der Hammen T, Cleef A.** 1986. Development of the high andean paramo flora and vegetation. In: Vuilleumier F, Monasterio M, editors. *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford: Oxford University Press, pp 153-201.
- van Wesenbeeck BK, van Mourik T, Duivenvoorden JF, Cleef AM.** 2003. Strong effects of a plantation with *Pinus patula* on Andean subparamo vegetation: a case study from Colombia. *Biological Conservation* 114:207-218.
- Vareschi V.** 1970. *Flora de los Paramos de Venezuela*. Mérida: Ediciones del Rectorado, Universidad de los Andes.
- Vargas O.** 2007. *Restauración Ecológica del Bosque Altoandino: estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del Embalse de Chisacá*. Bogotá: Grupo de Restauración Ecológica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Vargas O.** 2008. *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca)*. Bogotá: Grupo de Restauración Ecológica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Verweij P.** 1995. *Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the paramo of Los Nevados National Park, Colombia*. Enschede: International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences, ITC.
- Viteri MP, Waits LP.** 2009. Identifying polymorphic microsatellite loci for Andean bear research. *Ursus* 20:102-108.
- Voss R.** 2003. A new species of *Thomasomys* (Rodentia: Muridae) from Eastern Ecuador, with remarks on mammalian diversity and biogeography in the Cordillera Oriental. New York: *American Museum Novitates* 3421:1-47.
- Vuilleumier F.** 1970. Insular Biogeography in Continental Regions. I. The Northern Andes of South America. *The American Naturalist* 104:373-378.

Vuilleumier F, Monasterio M. 1986. *High altitude tropical biogeography*. Oxford: Oxford University Press, American Museum of Natural History.

Wagner E. 1978. Los Andes Venezolanos. Arqueología y ecología cultural. Ibero-Amerikanisches Archiv NF Jg. 4. HI.

Zapata G, Branch L. 2013. Evaluación de los factores determinantes de presencia - ausencia de los carnívoros en los Andes Ecuatorianos. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, Editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN.