

— CAPÍTULO 5

LA FAUNA DE LOS PÁRAMOS ECUATORIANOS: RIQUEZA, ENDEMISMO, ADAPTACIONES Y AMENAZAS

Galo Zapata Ríos | Aura Paucar-Cabrera | Yerka Sagredo |
Tatiana Santander | Fernando Anaguano-Yancha

Cóndor andino (*Vultur gryphus*).
Fotografía: Esteban Suárez Robalino



Resumen

La cordillera de los Andes ha generado innumerables oportunidades para la evolución, especiación y radiación de la fauna andina. La cordillera tiene una variedad de microhábitats como resultado de intrincadas interrelaciones entre altitud, temperatura y pluviosidad. Los páramos son islas altitudinales, generalmente por encima de 3000–3500 m, y su componente biótico está conformado por elementos neotropicales de origen local, elementos subantárticos, que emigraron desde el sur, y elementos neárticos, que llegaron desde el norte a través del Istmo de Panamá.

La riqueza de especies en los páramos está relacionada con la gradiente de elevación, y el número de especies se reduce con el incremento en altitud. En cambio, el endemismo en los páramos (especies de distribución restringida geográficamente) es muy alto como resultado del aislamiento geográfico y la adaptación de las especies a condiciones ambientales extremas. Este patrón de la riqueza frente al endemismo se repite en la mayor parte de grupos taxonómicos. Los páramos generan fuertes presiones selectivas sobre las especies de fauna por las condiciones inhóspitas de sus hábitats (bajas concentraciones de oxígeno, bajas temperaturas, vientos extremos, e intensa radiación ultravioleta). Como resultado de estos procesos de adaptación a ambientes extremos, y producto de evolución convergente, muchas especies de vertebrados comparten rasgos biológicos similares (mayor longevidad, baja fecundidad, número reducido de huevos, camadas más pequeñas, y cuidado parental prolongado). A pesar de estos mecanismos sofisticados de adaptación, la fauna de los páramos es muy sensible a los impactos negativos de las actividades humanas.

Actualmente, las amenazas principales para la conservación de la fauna silvestre en los páramos incluyen destrucción y la consiguiente fragmentación de los hábitats; sobreexplotación, incluyendo tráfico de fauna silvestre; cambio climático, y la introducción de especies exóticas. En este contexto de continuo incremento de impactos antrópicos, nuestro conocimiento sobre la diversidad e historia natural de las especies altoandinas es todavía muy limitado. A esto se suma nuestra falta de conocimiento sobre los patrones de abundancia y diversidad de las especies, diversidad funcional y redundancia, y resistencia a disturbios y al cambio climático.

El conocimiento de la riqueza, evolución y amenazas a la fauna es esencial para la conservación de los páramos. Para garantizarla, necesitamos establecer iniciativas a escala de paisaje que incluyan la protección de áreas núcleo y garanticen la conectividad para asegurar la persistencia de especies con áreas de vida grande, especies migratorias, especies raras, especies con distribución restringida y fragmentada, y la diversidad de atributos funcionales.

Summary

The Andes have generated innumerable opportunities for the evolution, speciation, and radiation of Andean fauna. The range has a variety of microhabitats because of intricate interrelationships between altitude, temperature, and rainfall. The páramos are altitudinal islands above 3000–3500 m and their biotic component is established by Neotropical elements of local origin, sub-Antarctic elements, which migrated from the south, and Nearctic elements, which arrived from the north through the Isthmus of Panama.

Species richness in páramo is related to the elevation gradient, and the number of species decreases with increasing altitude. On the other hand, páramo endemism (species with geographically limited distribution) is very high because of geographic isolation and the adaptation of species to extreme environmental conditions. This pattern of richness vs. endemism is repeated in most taxonomic groups. Páramos generate strong selective pressures on fauna species due to the inhospitable conditions of their habitats (low oxygen concentrations, low temperatures, extreme winds, and intense ultraviolet radiation). As a result of these processes of adaptation to extreme environments, and as a product of convergent evolution, many vertebrate species share similar biological traits (greater longevity, low fecundity, reduced number of eggs, smaller litters, and prolonged parental care). Despite these sophisticated adaptive mechanisms, páramo fauna is very sensitive to the negative impacts of human activities.

Currently, the main threats to wildlife conservation in páramos include destruction and consequent fragmentation of habitats; overexploitation, including wildlife trafficking; climate change; and the introduction of exotic species. In this context of continually increasing anthropogenic impacts, our knowledge of the diversity and natural history of high Andean species is still very limited. This is compounded by our lack of knowledge about patterns of species abundance and diversity, functional diversity and redundancy, and resilience to disturbance and climate change.

The knowledge of fauna richness, evolution and threats is essential for the conservation of the páramo. To guarantee it we need to establish landscape-scale initiatives that include the protection of core areas and guarantee connectivity to ensure the persistence of species with large life ranges, migratory species, rare species, species with restricted and fragmented distribution, and the diversity of functional attributes.

Introducción

La influencia de la cordillera de los Andes ha sido crucial en la evolución de la biota en América del Sur. La diversidad de ecosistemas y hábitats creados por su surgimiento y presencia han generado inconmensurables oportunidades para la evolución, especiación y radiación de la fauna andina (Novillo y Ojeda, 2012). Los Andes representan un ejemplo de barrera biogeográfica para la dispersión de especies, facilitando el aislamiento y la diferenciación de las biotas a ambos lados de la cordillera (Brumfield y Edwards, 2007). Por otra parte, los Andes han facilitado la dispersión de especies desde y hacia América del Sur durante el Gran Intercambio Biótico Americano (Carrillo et al., 2015). La cordillera, además, ha generado una variedad enorme de microhábitats, como resultado de complejas interacciones entre altitud, temperatura y pluviosidad, las que han generado niveles de endemismo¹ incomparables con otros ecosistemas neotropicales (Young et al., 2007).

En las secciones más altas de la cordillera de los Andes, por encima de 3000–3500 m, los páramos forman una serie de islas altitudinales (Anthelme et al., 2014; Muñoz-Tobar y Caterino, 2020). El ensamble de las comunidades bióticas de los páramos, como las conocemos ahora, sucedió durante el periodo más reciente de formación de los Andes, hace aproximadamente 3 millones de años (van der Hammen y Cleef, 1986). El componente biótico de los ecosistemas de páramo está conformado por elementos neotropicales de origen local, más elementos subantárticos que emigraron desde el sur, y elementos neárticos que llegaron desde el norte a través del Istmo de Panamá (Morrone, 2021). Se ha propuesto que los páramos representan centros de endemismo y que esto se debería a tasas de diversificación mucho más rápidas que en las tierras bajas, causadas por oscilaciones climáticas y la formación de refugios durante el Pleistoceno (Noonan, 1982; Calpa-Anaguano et al., 2021).

Los ecosistemas de los páramos representan un reto de adaptación para la fauna altoandina. La altitud ha dado forma a los patrones de adaptación de los organismos, y muchos de ellos presentan convergencias como resultado de condiciones ambientales compartidas. Como resultado, la fauna silvestre del páramo se ha adaptado eficientemente a condiciones extremas, pero es muy sensible a cambios rápidos en el clima y en la disponibilidad de hábitat, y a la competencia y depredación causada por especies recién llegadas (Báez et al., 2016; Zapata Ríos y Branch, 2016). Es así como los cambios producidos por las actividades humanas constituyen amenazas grandes para la fauna silvestre de

¹ Véase nota a pie #3, Capítulo 4, sobre endemismo.

los páramos. Aunque los impactos humanos son evidentes, los páramos mantienen todavía remanentes de ecosistemas en buen estado de conservación, y estos están en capacidad de mantener a largo plazo las comunidades faunísticas originales que evolucionaron a lo largo de millones de años. En este capítulo presentamos una síntesis del conocimiento actual sobre la fauna de los páramos. Nos hemos enfocado en insectos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Además, presentamos una sección sobre adaptaciones de las especies de fauna silvestre al ambiente extremo de los páramos y resumimos las amenazas antrópicas a la supervivencia de estas especies.

Insectos

Aún queda mucho por explorar sobre la entomofauna de los páramos ecuatorianos. Entre los pocos taxones con listados de especies están los carábidos, una familia diversa de coleópteros carnívoros, nocturnos y de hábitos terrestres (Moret, 2005). Carabidae cuenta con cerca de 230 especies distribuidas en páramos sobre los 3400 m; tiene un género endémico para los páramos del Ecuador, *Aquilex* (4300 m; Figura 5.1), y algunas especies orobiontes que habitan en los superpáramos áridos del Antisana, Cotopaxi y Chimborazo, sobre los 4400 m (Moret, 2009). Entre otros coleópteros estudiados en el país, Coccinellidae registra una especie en el páramo de Papallacta (González et al., 2018); Scarabaeidae, con sus subfamilias Rutelinae y Dynastinae (Figura 5.2), registran ocho y 56 especies en el páramo respectivamente, pero no son especies exclusivamente altoandinas (Paucar-Cabrera, 2005; Ratcliffe et al., 2020); Cicindelidae cuenta con cuatro especies altoandinas de los géneros *Eucallia* y *Pseudoxyscheila* (Pearson et al., 1999). Diptera tiene reportes en el páramo, con seis especies de *Drosophila* registradas en los bosques de *Polylepis* (Papallacta, sobre 3700 m). Existen también algunos listados sobre lepidópteros del páramo ecuatoriano hasta el nivel de género (Razowski et al., 2008; Padrón et al., 2021). En términos generales, se ha sugerido que en los páramos predominan los dípteros polinizadores sobre otros grupos como los himenópteros (Figuro y Rafael, 2013; Vásquez Espinoza, 2019).



Figura 5.1 *Aquilex diabolica* (Coleoptera, Carabidae) pertenece a un género endémico de los Andes centrales de Ecuador. Fotografía: Terry Erwin



Figura 5.2 *Ancognatha castanea* (Coleoptera, Dynastidae) es un escarabajo que no es exclusivo de páramo, pero alcanza los 4000 m de altitud en los Andes ecuatorianos. Fotografía: Aura Paucar

Estas y otras especies de insectos usan diferentes estrategias de supervivencia a las condiciones extremas de los páramos ecuatorianos. Sus adaptaciones pueden ser morfológicas, fisiológicas o etológicas. Estos niveles de especialización llevan a la entomofauna terrestre y acuática del páramo a tener altos niveles de endemismo, especialmente sobre los 4400 m hay especies que no se encuentran a menor altitud (Moret, 2005; Ríos-Touma et al., 2022). Sin embargo, el páramo también recibe especies de tierras bajas que logran alcanzar los subpáramos y zonas de transición hasta los 4200 m (Paucar-Cabrera, 2005; González et al., 2018; Ratcliffe et al., 2020). Las condiciones de altitud, composición vegetal, humedad y morfología del suelo de los ecosistemas altoandinos son determinantes para la entomofauna que albergan. Por ejemplo, los páramos húmedos como Guamaní y Llanganates tienen una alta riqueza de especies, mientras que los páramos secos son significativamente menos diversos (Moret, 2009). La riqueza taxonómica y funcional de los recursos florales también influyen en la diversidad de insectos polinizadores (Vásquez Espinoza, 2019). Mientras tanto, a mayor altitud, la diversidad de insectos acuáticos disminuye (Villamarín et al., 2020; Ríos-Touma et al., 2022). Este patrón altitudinal no se cumple en todos los grupos de insectos porque los ensambles de especies también dependen del aislamiento continental y de su capacidad de dispersión. Algunas especies son estenotópicas, con niveles bajos de intercambio genético (Moret, 2005), mientras que otras especies, voladoras o no, se dispersan con efectividad en la matriz circundante a los picos altoandinos, ya sean matrices naturales o antrópicas (Anthelme et al., 2014; Muñoz-Tobar y Caterino, 2020).

A los estudios básicos de diversidad se suman algunas investigaciones sobre entomofagia, sucesión, entomología forense, biogeografía, efectos del cambio climático y uso de macroinvertebrados acuáticos como bioindicadores (Moret et al., 2016; Moret et al., 2021; Onore, 2005; Ríos-Touma et al., 2014; Rosero-López et al., 2019). No obstante, aún queda mucho por descubrir sobre los insectos del páramo y faltan listados y descripciones de la biología de casi todos los grupos taxonómicos. Con estos vacíos de información resulta difícil evidenciar los reemplazos de especies, posibles extinciones y pérdida de servicios ecosistémicos por el cambio global, y el impacto de estos factores sobre el funcionamiento de los ecosistemas altoandinos.

Peces

La Cordillera de los Andes alberga una ictiofauna muy distinta a la de las regiones bajas, a ambos lados de los Andes (Albuja et al., 2012). Los ecosistemas acuáticos altoandinos por encima de los 3000 m de altitud poseen una diversidad de peces

extremadamente baja, representada por la sardina *Grundulus quitoensis* (Figura 5.3) y tres especies de preñadillas *Astroblepus* spp. (Barriga y Terneus, 2005; Alexiades y Encalada, 2017; Figura 5.4). Esta riqueza constituye el 0,4 % del total de especies dulceacuícolas registradas en el Ecuador (Aguirre et al., 2021). *Grundulus quitoensis* (Characiformes: Characidae) es una especie endémica del norte de los Andes del Ecuador, habita exclusivamente en la laguna El Voladero, en el interior de la Reserva Ecológica El Ángel (Román-Valencia et al., 2005). Las observaciones en campo sugieren que esta especie podría estar organizada en metapoblaciones que presentan tamaños poblacionales pequeños con una alta especificidad en sus hábitats (Barriga y Terneus, 2005). A nivel nacional, su estado de conservación es Vulnerable, debido principalmente a su rango restringido de distribución (Aguirre et al., 2021). Sin embargo, la introducción de especies exóticas en su hábitat y la baja tasa de fecundidad que presenta podrían contribuir a agravar su situación actual (Barriga y Terneus, 2005; Valdivieso-Rivera et al., 2016).



Figura 5.3 *Grundulus quitoensis* (Characiformes: Characidae), una especie de sardina endémica para los Andes septentrionales del Ecuador. Fotografía: Fernando Anaguano



Figura 5.4 *Astroblepus* sp. (Siluriformes, Astroblepidae), un género de preñadilla que tiene tres especies en los Andes del Ecuador. Fotografía: Fernando Anaguano

Las preñadillas, *Astroblepus* spp. (Siluriformes: Astroblepidae), constituyen un grupo de peces de amplia distribución en los Andes y sus estribaciones; la mayor diversidad de especies ha sido registrada sobre los 1000 m de altitud (Schaefer et al., 2011). En el Ecuador se ha reportado la presencia de 24 especies de *Astroblepus* (Barriga, 2012). De ellas, *Astroblepus ubidiai*, *A. regani* y *A. vaillanti* están presentes en sistemas acuáticos altoandinos (Alexiades y Encalada, 2017). Los astroblépidos presentan adaptaciones morfológicas especiales como ventosas bucales y movilidad de la cintura pélvica que les permiten adherirse a las rocas y remontar los cauces torrentosos (De Crop et al., 2013). Se ha reportado que estas especies habitan aguas claras y son sensibles a la degradación ambiental, por lo que podrían ser buenos indicadores del estado de salud de los ríos (Schaefer et al., 2011). Sin embargo, algunas especies también podrían sobrevivir en ríos muy impactados (Alexiades y Encalada, 2017), lo que sugiere que se requieren más estudios sobre la ecología y tolerancia de las especies de este grupo. Los astroblépidos también son muy sensibles a la introducción de peces invasores (Vélez-Espino, 2003a). La introducción de peces exóticos en ecosistemas acuáticos andinos del Ecuador es frecuente: en ríos y lagunas altoandinas de todo el país se ha registrado la presencia de la trucha arcoíris y la trucha marrón *Salmo trutta* (Aguirre et al., 2021). En las lagunas del callejón interandino también se ha reportado la presencia de la carpa dorada *Carassius auratus* y la lubina negra *Micropterus salmoides* (Vélez-Espino, 2003a). Existen evidencias de que la trucha arcoíris altera las redes tróficas en los ecosistemas acuáticos altoandinos (Vimos et al., 2015), depreda ranas y peces nativos (Buitrago-Suarez et al., 2015; Martín-Torrijos et al., 2016) y desplaza a las especies de *Astroblepus* hacia zonas más bajas de la cuenca (Alexiades y Encalada, 2017).

Otras amenazas que enfrentan los astroblépidos son la degradación de sus hábitats y la construcción de embalses para proyectos hidroeléctricos (Anderson y Maldonado-Ocampo, 2011; Capítulo 11), y la contaminación y modificación de los cursos de agua que cambian las condiciones físicas y químicas de los cuerpos de agua (Dudgeon, 2012; Tognelli et al., 2016). Estos impactos alteran la estructura y la conectividad de los sistemas acuáticos dentro de la red hídrica, lo que ocasiona el aislamiento poblacional e interrumpe el flujo genético entre las poblaciones (Tognelli et al., 2016). La sinergia de estos impactos, sumada a las amenazas causadas por los peces invasores, han promovido el declive de los astroblépidos altoandinos, sobre todo de las especies endémicas como *A. ubidiai* que se encuentra en Peligro Crítico de extinción (Vélez-Espino, 2003a, b). Por otra parte, se ha reportado que el aislamiento poblacional influye en la aparición de aberraciones pigmentarias producto de la endogamia o el estrés ambiental (Mena-Valenzuela y Valdivieso-Rivera, 2016; Anaguano-Yancha, 2018) y el retraso de la madurez

sexual como una respuesta adaptativa para aumentar la supervivencia de los juveniles en condiciones de estrés (Vélez-Espino y Fox, 2005). Debido al alto grado de amenaza al cual se enfrentan los peces altoandinos, es de suma importancia seguir incrementando la información existente sobre el estado de sus hábitats, la tendencia, estructura y distribución de sus poblaciones, y su historia natural. Además, urge el establecimiento de programas de control de especies invasoras, las cuales, constituyen la principal amenaza de los peces nativos altoandinos.

Anfibios

Los páramos son ecosistemas con características ambientales extremas (Hofstede et al., 2003), que parecerían poco propicias para la supervivencia de anfibios. Sin embargo, estos están presentes debido a dos factores, principalmente: la presencia de microhábitats y la existencia de especies de anfibios con una capacidad de termorregulación y metabolismos extraordinarios (Navas, 1999). Algo notorio en los páramos es que solo se han adaptado eficientemente los anuros, no así sus órdenes hermanos, las cecilias y las salamandras. Así, las tierras altas del Ecuador albergan al menos 56 especies de anfibios, es decir, un 9 % del total de la herpetofauna ecuatoriana (Ron et al., 2022). A pesar de que las cifras son bajas, el nivel de endemismo en los páramos del Ecuador es impresionantemente alto: el 80 % (45 especies) de las especies registradas se encuentra únicamente en el país y 15 de estas están únicamente en páramo; Ron et al., 2022). Asimismo, de las 56 especies de anfibios registradas en los páramos, 31 están en alguna de las categorías de amenaza (IUCN, 2022; Ortega et al., 2021), lo que los convierte en uno de los grupos de fauna más amenazados del país.

El ensamble de anfibios en los páramos es completamente diferente a los reportados para otros ecosistemas como la selva amazónica. Existen nueve géneros que dominan en los páramos: *Gastrotheca* (ranas que poseen un marsupio en su espalda), *Lynchius*, *Niceforonia* y *Pristimantis* (ranas cutines que tienen desarrollo directo), *Hyloscirtus* (ranas de torrente), *Hyloxalus* (ranas cohete asociadas a cuerpos de agua con caudal), *Osornophryne* (comúnmente conocidos como osornosapos), *Atelopus* (ranas arlequín o jambatos) y *Telmatobius* (ranas uco). Los dos últimos géneros, como resultado de una alta dependencia al agua, han sufrido reducciones poblacionales significativas en los últimos 40 años (Young et al., 2001; La Marca et al., 2005). La reducción poblacional del jambato, *Atelopus ignescens*, es uno de los eventos más drásticos que se ha documentado en los páramos del Ecuador. Las poblaciones de esta especie, muy abundantes décadas atrás, declinaron drásticamente hasta finales de los ochenta. La IUCN llegó a considerarla extinta, hasta que fue redescubierta en 2016 (Coloma, 2016) (Figura 5.5).



Figura 5.5 *Atelopus ignescens*, el legendario jambato: antes abundante, después extinto, ahora redescubierto. Fotografía: Kyle E. Jaynes, Creative Commons Attribution-ShareAlike 4.0 International. Disponible en https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Atelopus_ignescens_2019.jpg

Aunque la riqueza de especies de los anfibios en los páramos del Ecuador es baja, en los últimos cinco años se han descrito no menos de 15 especies (Yáñez-Muñoz et al., 2010, Ramírez-Jaramillo et al., 2018; Sánchez-Nivicela et al., 2018; Székely et al., 2018; 2020; Páez y Ron, 2019) y no es extraño que a futuro se sigan describiendo más especies y que muchas fueran endémicas. Sin embargo, así como se incrementa año a año el descubrimiento de nuevas especies, la declinación de anfibios va también en aumento. Salvaguardar la diversidad de anfibios en los páramos es fundamental, pues a través de ellos podemos conocer cómo se encuentra la salud de un ecosistema, sea este acuático o terrestre, ya que son susceptibles a la modificación o fragmentación de sus entornos, son vulnerables a la elevada radiación ultravioleta, al ataque de patógenos asociados al agua, y al cambio extremo de temperatura (Blaustein, 1994; Blaustein y Johnson, 2003; Menéndez-Guerrero y Graham, 2013).

Reptiles

Existen pocas especies de reptiles en los páramos, y todas ellas exhiben respuestas adaptativas a los ambientes extremos en los que se encuentran (Navas, 1999; Torres-Carvajal et al., 2022). Los reptiles tienen la capacidad de termorregular, tienen tasas metabólicas bajas y son muy eficientes conservando energía (Navas, 1999). Se han registrado al menos 15 especies de reptiles, lo que representa un 3 % del total de especies registradas en el Ecuador (Torres-Carvajal et al., 2022). Estas cifras son relativamente bajas, pero, al igual que los anfibios, el nivel de endemismo para el país es muy alto, alcanzando el 53 % (Torres-Carvajal et al., 2022). Algo que llama la atención es que hasta ahora se han registrado solo dos especies de serpientes en los páramos, la corredora de Simons (*Incaspis simonsii*; Figura 5.6) y la Corredora de Amaru (*Incaspis amaru*), esta última endémica de los páramos de la provincia del Azuay (Zaher et al. 2014).

La estructura de la comunidad de reptiles en los páramos es muy diferente a la que encontramos en las tierras bajas. En los páramos, esta comunidad está dominada por las lagartijas palo de la familia Gymnophthalmidae (*Andinosaura vespertina*, *Pholidobolus fascinatus*, *P. macbrydei*, *P. montium*, *Riama cashcaensis*, *R. colomaromani*, *R. simotera* y *R. unicolor*) y las iguanas del género *Stenocercus*, conocidas localmente como guagsas (*Stenocercus angel*, *S. cadlei*, *S. festae*, *S. guentheri*, *S. humeralis* y *S. ornatus*; Figura 5.7). En los últimos tres años, solo se ha descrito una especie nueva de lagartija para los páramos del Ecuador (*Pholidobolus fascinatus*), una especie endémica para la parte suroccidental del país (Parra et al., 2020). En la actualidad, los reptiles de los páramos se encuentran amenazados, principalmente, por el cambio climático y la pérdida de hábitat (Uribe, 2015). Es todavía muy poco lo que conocemos sobre los reptiles de los páramos, incluyendo su historia natural, dinámica poblacional, comportamiento y sensibilidad a los impactos de las actividades humanas.



Figura 5.6 *Incaspis simonsii*, una culebra corredora que es el único ofidio registrado en los páramos ecuatorianos. Fotografía: disponible en Pazmiño-Otamendi (2020).



Figura 5.7 *Stenocercus* sp., una guagsa o iguana de páramo. Fotografía: Robert Hofstede

Aves

Los altos Andes de América del Sur constituyen un importante centro de diversidad de aves, concentrando un elevado número de especies tanto endémicas como amenazadas, lo que los convierte en una región prioritaria para la conservación (Fjeldsâ y Krabbe, 1990). Los páramos son ecosistemas únicos, donde las aves son el grupo más abundante y diverso de vertebrados (Sevillano-Ríos et al., 2020). A pesar de que varios estudios describen la avifauna asociada a los páramos, no sabemos con certeza el número total de especies en estos ecosistemas (Sevillano-Ríos et al., 2020). Vuilleumier y Simberloff (1980) documentaron 60 especies (29 especialistas de los páramos), mientras que Stotz et al. (1996) reportaron 53 especies. En el Ecuador, algunos estudios previos consideran un número total que varía entre 33 y 44 especies (Champan, 1926; Sierra et al., 1999; Koenen y Gale, 2000). Las especies residentes cuentan con diversas estrategias de forrajeo y adaptaciones a ambientes de tierras altas, predominando los insectívoros terrestres y los colibríes. Algunas especies representativas son el chungüi (*Cinclodes albidiventris*, Figura 5.8), el caracara carunculado o curiquingue (*Phalcoboenus carunculatus*, Figura 5.9) y la estrella ecuatoriana (*Oreotrochilus chimborazo*). Además, algunas investigaciones recientes sugieren que algunas especies de los páramos pueden alimentarse y anidar directamente en áreas cubiertas de glaciár, como el frígilo unicolor (*Geospizopsis unicolor*) y la agachona ventrírufa (*Attagis gayi*, Hardy et al., 2018).



Figura 5.8 *Cinclodes albidiventris* (Passeriformes, Furnariidae), una especie de chungüi ampliamente distribuido entre 3200 y 4500 m en los Andes ecuatorianos. Fotografía: Galo Zapata Ríos



Figura 5.9 *Phalcoboenus carunculatus* (Falconiformes, Falconidae), una especie de caracara ampliamente distribuida entre 3000 y 4200 m en los Andes ecuatorianos. Fotografía: Robert Hofstede

Por otra parte, los humedales altoandinos incluyen lagos, lagunas, turberas y áreas pantanosas que reciben el agua de la lluvia y de los glaciares, y mantienen la humedad todo el año. La avifauna de estas áreas es peculiar y está representada por especies como la bandurria (*Theristicus branickii*, Figura 5.10) y el zambullidor plateado (*Podiceps occipitalis*), ambas consideradas especies amenazadas en el Ecuador, y otras especies como el ligle (*Vanellus resplendens*), la gaviota andina (*Chroicocephalus serranus*, Figura 5.11) y varias especies de patos. Los humedales y páramos juegan un rol importante en la migración de varias especies de aves, como lugar de descanso y recarga de reservas. Estas especies migratorias pertenecen principalmente a la familia Scolopacidae. Entre ellas está el cuviví (*Bartramia longicauda*), conocida localmente como el ave suicida.



Figura 5.10 *Theristicus branickii* (Pelecaniformes, Threskiornithidae), es una especie de ibis andino con una distribución restringida en los Andes septentrionales de Ecuador. Fotografía: Galo Zapata Ríos

Figura 5.11 *Chroicocephalus serranus* (Charadriiformes, Laridae), es una especie de gaviota que habita lagunas, ríos y bofedales entre los 3000 y 4500 m. Fotografía: Galo Zapata Ríos



Dentro del páramo, los bosques de *Polylepis* son ecosistemas fragmentados que existen como parches de diferentes tamaños en la matriz de pajonal. Varias especies de aves son altamente dependientes de estos ecosistemas (Fjeldså y Krabbe, 1990; Astudillo et al., 2018). A lo largo de los Andes se han reportado 214 especies de aves, 31 endémicas y 23 especialistas (Fjeldså, 2002; Sevillano et al., 2018); mientras que, en un estudio en el Ecuador, se registraron 30 especies (Tinoco et al., 2013). Los Andes del norte cuentan con menos especialistas de *Polylepis* (por ejemplo, picocono gigante, *Conirostrum binghami*, *Xenodacnis parina*), y más bien comparten varias especies de los bosques húmedos montanos, así como algunas generalistas que se mueven entre los parches de *Polylepis* y la matriz de páramo.

Tomando como referencia la última versión de la lista de aves del Ecuador, que reporta un total de 1721 especies (Freile et al., 2022), y contando solamente las especies que tienen una distribución altitudinal sobre los 3500 m, existirían más de 110 especies en los ecosistemas de páramo, los bosques de *Polylepis* y los humedales altoandinos. Adicionalmente, existirían alrededor de 45 especies de los bosques montanos que también se registran en los páramos. De estas últimas, 13 son aves migratorias, nueve son aves con rangos de distribución restringidos (Stattersfield et al., 1998) y cinco están consideradas como especies amenazadas, incluyendo a la recientemente descubierta estrella de garganta azul (*Oreotrochilus cyanolaemus*). Nuestro conocimiento de las aves altoandinas todavía presenta vacíos importantes sobre su historia natural y el rol que desempeñan en el funcionamiento y el mantenimiento de los ecosistemas de los páramos.

Mamíferos

Todavía no conocemos todas las especies de mamíferos que existen en los páramos, y cada año nuevas especies (incluso nuevos géneros) continúan siendo descritas (Alvarado-Serrano y D'Elía, 2013; Brito et al., 2019; Oliveira do Nascimento et al., 2021). Los inventarios de mamíferos en un número representativo de localidades altoandinas están lejos de estar completos; por esta razón, las publicaciones taxonómicas de mamíferos se generan continuamente (Hanson et al., 2015; Lee et al., 2022). Actualmente, en los páramos del Ecuador, por arriba de los 3000 m de altitud se estima que existen 75 especies, lo que representa 16 % de los mamíferos de todo el país (Tirira et al., 2022). Si bien la riqueza de especies es relativamente baja, especialmente si la comparamos con otras regiones del país (por ejemplo, 219 especies en la Amazonía baja; una reducción altitudinal del 65 % en número de especies), el porcentaje de endemismo para el Ecuador no tiene comparación. Con un total de 20 especies (36 %), el piso altoandino contiene el mayor número de especies endémicas en todo el Ecuador. En comparación, en la

Amazonía baja ninguna de las especies es endémica (Tirira et al., 2022). Estos niveles impresionantes de endemismo no están distribuidos equitativamente entre todos los órdenes de mamíferos, lo que se debe, principalmente, al aporte de las especies de roedores, que comprenden el 75 % de todas las especies endémicas altoandinas (Tirira et al., 2022).

La comunidad de mamíferos de los páramos del Ecuador es representativa de los Andes del norte, región cuyo límite meridional se encuentra en la Depresión de Huancabamba, en el norte del Perú. Desde una perspectiva biogeográfica, de acuerdo con Voss (2003), el ensamble de especies altoandinas está constituido por géneros que se distribuyen en los Andes meridionales templados (por ejemplo, *Lycalopex*-Figura 5.12, *Pudu*-Figura 5.13 y *Phyllotis*); géneros que se distribuyen desde latitudes septentrionales templadas (por ejemplo, *Odocoileus*-Figura 5.14, *Cryptotis* y *Reithrodontomys*); géneros que se distribuyen tanto en latitudes septentrionales como meridionales templadas (por ejemplo *Sylvilagus*-Figura 5.15, *Puma*, *Conepatus*-Figura 5.16 y *Neogale*); géneros con una distribución amplia en los trópicos de tierras altas y bajas (por ejemplo, *Tapirus*-Figura 5.17, *Coendou* y *Cuniculus*-Figura 5.18), y géneros que son endémicos de los Andes Tropicales (por ejemplo, *Caenolestes*, *Tremarctos*-Figura 5.19, y *Thomasomys*).



Figura 5.12 *Lycalopex culpaeus* (Carnivora, Canidae) o zorro andino, una especie ampliamente distribuida entre 1600 y 5100 m en los Andes ecuatorianos. Fotografía: Robert Hofstede



Figura 5.13 *Pudu mephistophiles* (Artiodactyla, Cervidae) o pudú del norte, una especie poco conocida de venado enano. Fotografía: Wildlife Conservation Society–Ecuador Program



Figura 5.14 *Odocoileus virginianus* (Artiodactyla, Cervidae) o venado de cola blanca. Una especie crecientemente común en los páramos ecuatorianos. Fotografía: Robert Hofstede



Figura 5.15 *Sylvilagus andinus* (Lagomorpha, Leporidae) o conejo de páramo, una especie de las alturas andinas del Ecuador y el sur de Colombia. Fotografía: Robert Hofstede



Figura 5.16 *Conepatus semistriatus* (Carnivora, Mephitidae) o zorrillo rayado, una especie común en los ecosistemas andinos del Ecuador entre 2000 y 4200 m. Fotografía: Galo Zapata Ríos



Figura 5.17 *Tapirus pinchaque* (Perissodactyla, Tapiridae) o tapir andino, una especie considerada En Peligro Crítico (CR) en el Ecuador. Fotografía: Robert Hofstede



Figura 5.18 *Cuniculus taczanowskii* (Rodentia, Cuniculidae) o guanta de altura, una especie andina poco conocida y considerada Vulnerable (VU) en el Ecuador. Fotografía: Galo Zapata Ríos



Figura 5.19 *Tremarctos ornatus* (Carnivora, Ursidae) u oso andino. Esta especie está ampliamente distribuida en los Andes ecuatorianos entre 900 y 4300 m. Fotografía: Esteban Suárez Robalino

Los grupos taxonómicos abundantes en tierras bajas y que no están presentes en los páramos son los órdenes Cingulata (armadillos), Pilosa (perezosos) y Primates. Mientras tanto, los carnívoros, los artiodáctilos (venados) y los perisodáctilos (ta-pires) mantienen sus niveles de diversidad constantes a lo largo de la gradiente altitudinal. Finalmente, los marsupiales cenoléstidos (ratones marsupiales) y los sorícidos (musarañas) son las únicas familias que están presentes en el páramo y están ausentes en tierras bajas (Voss, 2003).

A pesar de las cifras presentadas aquí, nuestro conocimiento sobre la fauna de los mamíferos de los páramos sigue siendo escaso y fragmentario (Voss, 2003; Palacios et al., 2018). Por ejemplo, más allá de las especies presentes, no tenemos información sobre densidades poblacionales, uso de hábitat, recambio de especies a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales, o respuestas a los impactos de las actividades humanas (Amori et al., 2013; Andermann et al., 2020). Los mamíferos son considerados un grupo bien conocido porque la tasa de descubrimiento de especies es relativamente baja. Sin embargo, no solo que nuevas especies son descritas continuamente, sino que nuevos registros amplían el ámbito de distribución de las especies conocidas de forma significativa (Brito et al., 2016; Moreno-Cárdenas y Novillo-González, 2020). Todavía estamos aprendiendo sobre la fascinante diversidad de los mamíferos altoandinos; este conocimiento es crítico para la conservación de los páramos.

Adaptaciones de la fauna silvestre a los ambientes extremos de los páramos

Las especies que viven en los páramos están sujetas a fuertes presiones selectivas por las condiciones inhóspitas de sus hábitats (por ejemplo, bajas concentraciones de oxígeno, bajas temperaturas, vientos extremos, intensa radiación ultravioleta). Por ejemplo, a una altitud de 4000 m, la atmósfera contiene solo el 60 % del oxígeno disponible a nivel del mar (Peacock, 1988). Por otra parte, la temperatura, dependiendo de la humedad en la atmósfera, se reduce a una tasa de aproximadamente 0,54–0,65 °C por cada 100 m de elevación (Montgomery, 2006). La exposición a la radiación ultravioleta, mientras tanto, se incrementa, dependiendo de los niveles de contaminación del aire, entre un 7 y 15 % por cada 1000 m de elevación (Kerr y Fioletov, 2008). Estos factores están entre los determinantes principales para la reducción en la riqueza de especies en los páramos (McCain y Grytnes, 2010). Las especies adaptadas a grandes alturas presentan una gran plasticidad fenotípica; con frecuencia, la tolerancia al estrés se refleja en diferenciación ecotípica a escalas locales, derivada de genes de evolución rápida (Storz et al., 2010; Muir et al., 2014).

Los tipos de adaptaciones de los animales silvestres a las grandes alturas han recibido una atención considerable de los biólogos evolutivos (Storz et al., 2010; Kang et al., 2017). Muchos de estos estudios se han enfocado en las adaptaciones a la hipoxia y a las bajas temperaturas, especialmente en organismos endotermos (Castiglione et al., 2017; McClelland y Scott, 2019). Como respuesta a las bajas concentraciones de oxígeno, muchas especies presentan procesos mecánicos de ventilación más eficientes, cambios en la composición sanguínea (por ejemplo, incremento de hemoglobina), y mayor porosidad en las membranas exteriores de los huevos para facilitar el transporte de oxígeno hacia los embriones (Weber et al., 2002; Hille y Cooper, 2015). En insectos, las bajas temperaturas favorecen los cuerpos pequeños (Mani, 1968), ya que esta característica les capacita efectivamente para tomar ventaja de pequeños refugios con microclimas, bajo piedras y en grietas (Mani, 1968; Sømme et al., 1996). La atrofia alar (apteria, microptería, braquiptería) es también común en los insectos de ambientes extremos. En los páramos del Ecuador, por ejemplo, 94 % de los escarabajos carábidos son especies micrópteras (Moret, 2009). Este patrón tiende a incrementar con la altitud y posiblemente se debe a la influencia del viento (Sømme y Block, 1991), ya que los insectos voladores son fácilmente arrastrados por él y la pérdida de la capacidad de vuelo reduce el riesgo de ser llevados a lugares inhóspitos. Como consecuencia, la capacidad de dispersión de los insectos de los páramos es muy baja.

En colibríes, el torpor nocturno representa uno de los ejemplos más espectaculares de adaptación a las bajas temperaturas. El torpor está caracterizado por reducciones de temperaturas corporales de hasta 30 °C, con una consiguiente reducción drástica del metabolismo (Wolf et al., 2020). Recientemente, se ha descubierto que las ranas del género *Pristimantis*, al igual que otros anuros de latitudes septentrionales, tienen adaptaciones fisiológicas en la forma de anti-congelantes a nivel celular para ser tolerantes al congelamiento (Carvajalino-Fernández et al., 2021). En cuanto a los altos niveles de radiación ultravioleta, el melanismo termal ayuda a muchas especies a protegerse de los rayos ultravioleta y a elevar la temperatura del cuerpo por absorción de calor (Sømme, 1989). Finalmente, el zooplancton en los lagos andinos evita la exposición a niveles altos de radiación ultravioleta, utilizando las capas más profundas de agua o realizando migraciones verticales diarias (Cabrera et al., 1997).

Como resultado de la adaptación a los ambientes extremos de los páramos, y producto de evolución convergente, muchas especies de vertebrados comparten rasgos biológicos similares. En comparación a sus contrapartes de tierras bajas, los vertebrados de tierras altas presentan mayor longevidad, baja fecundidad, número reducido de huevos (pero de mayor tamaño), camadas más pequeñas, y cuidado parental prolongado (Shine, 2005; Sternberg y Kennard, 2013; Liao et al., 2014). Estos rasgos biológicos son el resultado de la optimización de fenotipos individuales y el desarrollo de estrategias evolutivas estables. Como resultado de estos procesos de adaptación, la fauna de los páramos ha llegado a tener los altos niveles de endemismo existentes en la actualidad (Erwin, 1985; Stearns, 1992).

Impactos de las actividades humanas en la fauna de los páramos

Los animales de los páramos, a pesar de haber desarrollado mecanismos sofisticados para adaptarse a las condiciones extremas de sus hábitats, son muy sensibles a los impactos negativos de las actividades humanas. Las amenazas principales para la conservación de la fauna silvestre en los páramos incluyen destrucción y la consiguiente fragmentación de los hábitats; sobreexplotación, incluyendo tráfico de fauna silvestre; cambio climático, y la introducción de especies exóticas (Lambertini et al., 2011; Báez et al., 2016; Bonacic et al., 2016).

La destrucción de hábitats es probablemente la causa principal de la extinción de especies en tiempos recientes. La pérdida de hábitat no solamente resulta en una reducción del área total de hábitat disponible, sino que además frecuentemente produce discontinuidad en la distribución del hábitat remanente.

El resultado de este proceso es la fragmentación del hábitat original. La fragmentación es un proceso por el cual áreas de hábitat natural contiguas se dividen en parches de menor tamaño, aislados unos de otros en mayor o menor grado, dentro de una matriz dominada por actividades humanas (Andrén, 1994; Sih et al., 2000; Fahrig, 2003). Los páramos, y los paisajes andinos, en general, han sufrido destrucción de hábitats y fragmentación debido al crecimiento de las poblaciones humanas, el avance altitudinal de la frontera agrícola, la construcción de carreteras y la resultante colonización de áreas que estaban previamente aisladas. Con el avance de las actividades humanas, es previsible que las poblaciones de especies silvestres de los páramos estén disminuyendo como resultado de la pérdida de hábitats. Además, estas poblaciones deben estar perdiendo variabilidad genética como resultado de la reducción en el número de individuos, la extirpación de poblaciones y el incremento del aislamiento de las poblaciones remanentes causado por la fragmentación.

La información sobre cacería y tráfico de fauna silvestre en los páramos es escasa, y la poca información que existe en el Ecuador se ha generado en ecosistemas de tierras bajas. La extracción de animales silvestres de sus hábitats naturales produce una serie de impactos negativos, tanto ecológicos como sociales. Por ejemplo, la cacería y el tráfico de fauna silvestre producen la extinción local de especies con funciones ecológicas irremplazables, lo que afecta el funcionamiento de los ecosistemas de forma irreparable y afecta la provisión de servicios ecosistémicos (Bennett y Robinson, 2000; Zapata Ríos et al., 2011). A partir de información anecdótica, sabemos que existe demanda por partes constitutivas de especies andinas como colas de zorros andinos (*Lycalopex culpaeus*), pieles de venados de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y vísceras y grasa de oso andino (*Tremarctos ornatus*). Estas partes parecen ser amuletos de buena suerte, materias primas para zamarros y otros artículos de cuero, o tener usos medicinales. Por otra parte, existe cacería por retaliación, como resultado del conflicto entre la gente y la fauna silvestre. Las especies principalmente afectadas incluyen a zorros andinos, osos andinos, pumas (*Puma concolor*), cóndores andinos (*Vultur gryphus*) y águilas andinas (*Spizaetus isidori*). La cacería por retaliación es un tipo de cacería críptica ilegal (Liberg et al., 2012), por lo que es muy difícil obtener información sobre el número de individuos cazados, las áreas de extracción o los impactos en la dinámica poblacional de las especies afectadas.

Actualmente, las especies exóticas están presentes en la mayor parte de los ecosistemas del planeta. Los páramos no son una excepción y dos de las especies exóticas más conspicuas son las truchas y los perros domésticos. Las truchas (trucha arcoíris, *Oncorhynchus mykiss*; trucha café, *Salmo*

trutta; trucha de manantial, *Salvelinus fontinalis*), nativas del hemisferio norte, están ampliamente distribuidas en América del Sur, especialmente a lo largo de los Andes (Arismendi et al., 2019). El proceso de introducción de estas especies inició hace más de 150 años en nuestro continente y ahora son las especies de peces dominantes en la mayoría de los ríos y riachuelos andinos. En algunas localidades alcanzan una densidad poblacional de 0,99 individuos/m² y representan un 95 % de la biomasa total de especies acuáticas (Vimos et al., 2015; Arismendi et al., 2019). La trucha marrón es la especie más común en los páramos del Ecuador; se ha determinado que genera impactos negativos significativos en los ecosistemas acuáticos. A través de depredación, competencia y transmisión de enfermedades (por ejemplo, hongos patógenos como *Saprolegnia diclina*), las truchas han desplazado a las especies nativas de peces (al menos, 20 especies de preñadillas, *Astroblepus*), están extinguiendo a especies amenazadas de anfibios y han producido cambios etológicos y ontogénicos en las comunidades de macroinvertebrados (Vimos et al., 2015; Martín-Torrijos et al.; 2016, Alexiades y Encalada, 2017; Krynak et al., 2020).

Los perros domésticos son los carnívoros más abundantes en la actualidad. Se estima que existen aproximadamente mil millones de perros en todo el planeta (Gompper, 2014). Los perros (de libre rango y asilvestrados) se han convertido en un problema de conservación en muchas áreas de páramo como resultado del crecimiento poblacional humano, ausencia de tenencia responsable de mascotas, falta de manejo adecuado de desechos sólidos y falta de conocimiento de los impactos negativos de las especies exóticas invasoras. La distribución actual y la abundancia de los perros en los páramos es desconocida, pero se ha estimado una densidad poblacional de hasta 1,1 perros/ km² en algunas localidades de la cordillera Oriental (Zapata Ríos y Branch, 2016). Los perros (Figura 5.20) están desplazando a los carnívoros nativos, como pumas y osos andinos, en grandes áreas de los Andes septentrionales (Zapata Ríos y Branch, 2018); algunas especies de mamíferos han sido ya extirpadas en áreas donde los perros son abundantes (por ejemplo, coatí de montaña, *Nasua olivacea*; guanta de altura, *Cuniculus taczanowskii*; Pudú del norte, *Pudu mephistophiles*); otras especies presentan reducciones significativas de su abundancia en áreas con perros (por ejemplo, zorro andino; zorrillo, *Conepatus semistriatus*); y otras especies (por ejemplo, tapir de montaña, *Tapirus pinchaque*; cervicabra, *Mazama rufina*) alteran sus patrones de actividad para evitar la presencia de los perros (Zapata Ríos y Branch, 2016). Los perros representan una amenaza inminente para la fauna silvestre nativa, y en el futuro inmediato sus impactos son más graves que los de otras amenazas descritas aquí.



Figura 5.20 Un perro de libre rango y asilvestrado en el pajonal. Fotografía: Galo Zapata Ríos

El cambio climático está agravando los impactos de las otras amenazas para la conservación de la fauna altoandina (Malcolm et al., 2006; Báez et al., 2016; Capítulo 12). En los páramos, el aumento de temperatura podría producir que las especies y ecosistemas migraran fuera de sus rangos de distribución históricos, que se incrementaran las enfermedades humanas y de la fauna silvestre (por ejemplo, la quitridiomycosis en ranas), y que se alteraran las interacciones interespecíficas. Estos cambios alterarían radicalmente la distribución actual de la fauna altoandina y el funcionamiento de los ecosistemas de páramo (Ávalos y Hernández, 2015; Seimon et al., 2007; Morueta-Holme et al., 2015; Freeman et al., 2021). Además, podrían producirse interrupciones severas de las interacciones entre especies. Por ejemplo, los polinizadores podrían reducir, o detener, sus visitas a las plantas que dependen de ellos (Torres-Díaz et al., 2007). Los páramos y sus especies son especialmente vulnerables al cambio climático por estar localizados en las tierras altas, por lo que no tendrían espacio (altitudinal) donde desplazarse más arriba, y podrían desaparecer. Estas predicciones no toman en cuenta los efectos sinérgicos que existirían con cambios en el uso del suelo, la cacería, la introducción de especies exóticas o las respuestas de adaptación humanas al cambio climático. Las respuestas de las especies de fauna silvestre y

los ecosistemas al cambio climático se verán influenciadas por la configuración espacial de los elementos de los paisajes y otras actividades humanas (Jantz et al., 2015). Por ejemplo, el movimiento de las especies se vería inhibido o bloqueado por el incremento del aislamiento entre parches de vegetación nativa. Por el momento, contamos con predicciones, la mayor parte a escala gruesa, de lo que el cambio climático implicaría para la fauna silvestre altoandina. Sin embargo, realizar predicciones es muy complicado porque la distribución y abundancia de las especies no solo dependen del clima, sino de otros factores como las interacciones bióticas, de las cuales todavía conocemos muy poco.

Conclusiones

La riqueza de especies de fauna en los páramos está asociada con una gradiente de elevación, donde el número de especies se reduce con el incremento en altitud. En cambio, el endemismo en los páramos (es decir, las especies de distribución restringida geográficamente) es muy alto como resultado del aislamiento geográfico y la adaptación de las especies a condiciones ambientales extremas. Este patrón de riqueza *vs.* endemismo se repite en muchos grupos taxonómicos.

Nuestro conocimiento sobre la diversidad de las especies altoandinas todavía es muy limitado. Nuevas especies se describen continuamente, o se redescubren luego de haber sido consideradas extintas. A esto se suma nuestra falta de conocimiento sobre los patrones de abundancia y diversidad de las especies, diversidad funcional y redundancia, y resistencia a disturbios y a cambios climáticos, entre otros. Este conocimiento es esencial para la conservación de los páramos.

Aunque esta falta de información es problemática y representa un reto para la toma de decisiones, no debe limitar nuestra capacidad de diseñar acciones de conservación y manejo con la información disponible; debe haber apertura para incorporar nueva información sobre ecología y amenazas antrópicas tan pronto esta se genera.

Para garantizar la conservación de los páramos, necesitamos establecer iniciativas a escala de paisaje que incluyan la protección de áreas núcleo y garanticen la conectividad para asegurar la persistencia de especies con áreas de vida grande, especies migratorias, especies raras, especies con distribución restringida y fragmentada, y la diversidad de atributos funcionales.