

— CAPÍTULO 6

ECOLOGÍA DE LOS PÁRAMOS DEL ECUADOR: UN PAISAJE ALTOANDINO INTEGRADO POR MÚLTIPLES ECOSISTEMAS

Esteban Suárez Robalino | Andrea C.
Encalada | Segundo Chimbolema |
Ricardo Jaramillo | Sisimac Duchicela |
Claudia Segovía-Salcedo | Joselín Caiza |
Gabriela Pazmiño | Marcelo Guamán |
Diego Riveros-Iregui | Robert Hofstede

Paisaje de páramo en la
Reserva Ecológica El Ángel.
Fotografía: cortesía de Pablo
Corral Vega ©



Resumen

El páramo ecuatoriano constituye un bioma complejo y heterogéneo cuya composición y estructura varían ampliamente a lo largo de los gradientes de elevación, clima, sustrato geológico e historia biogeográfica. Desde el punto de vista de su ecología y conservación, este bioma ha sido caracterizado principalmente como un ecosistema abierto dominado por pajonales, pero puntuado de forma dispersa por parches de bosques azonales de varias especies de *Polylepis*. Aunque este sesgo tiene justificación en la dominancia de estos dos tipos de vegetación, en realidad el paisaje del páramo está formado por un mosaico complejo de comunidades vegetales que difieren ampliamente en sus características estructurales, en su composición y funcionamiento, y en los impactos antropogénicos a los que están expuestas.

Los elementos de este mosaico —que incluye además a las turberas de páramo, las zonas periglaciares, la línea arbórea (*treeline*) y la interfase entre ecosistemas terrestres y acuáticos— componen un paisaje mucho más complejo que hasta ahora solo ha sido descrito desde sus elementos individuales. En este capítulo se resume en estado del conocimiento sobre los principales tipos de ecosistemas presentes en los páramos del Ecuador, con énfasis en sus aspectos funcionales y en los vacíos más apremiantes de información que aún existen.

Más allá de la importancia de los pajonales de páramo y los bosques ocasionales de *Polylepis* o *Cynoxys*, describimos un paisaje heterogéneo en el que turberas, bosques, pajonales, y zonas periglaciares interactúan entre sí y con los ecosistemas acuáticos, dando lugar a la fábrica de procesos ecológicos y servicios ecosistémicos que representan los páramos.

Summary

The Ecuadorian páramo constitutes a complex and heterogeneous biome, whose composition and structure vary widely along gradients of climate, geological substrate, and biogeographic history. From the point of view of its ecology and conservation, this biome has been characterized mainly as an open ecosystem dominated by grasslands with patches of azonal forests of various *Polylepis* species. However, in reality the páramo landscape is formed by a complex mosaic of plant communities that differ widely in their structural characteristics, in their composition and functioning, and in the anthropogenic impacts that affect them.

The elements of this mosaic—which also includes páramo peatlands, peri-glacial zones, the treeline, and the interface between terrestrial and aquatic ecosystems—compose a much more complex landscape that, until now, has only been described from its individual elements. This chapter summarizes the state of knowledge about the main types of ecosystems present in the páramos of Ecuador, with emphasis on their functional aspects and the most pressing information gaps.

Beyond the importance of páramo grasslands and occasional *Polylepis* or *Gynoxys* forests, we describe a heterogeneous landscape in which peatlands, forests, grasslands, and peri-glacial areas interact with each other and with aquatic ecosystems, giving rise to the array of ecological processes and ecosystem services that the páramos represent.

Introducción

El páramo es uno de los biomas presentes en el Ecuador que más atención han recibido en los últimos treinta años. A lo largo de un par de décadas de intensa actividad académica se multiplicaron los estudios que documentaron su importancia como fuente de agua y otros servicios ecosistémicos, su riquísima diversidad y el complejo vínculo que tienen con las comunidades ancestrales y la sociedad en general. Al mismo tiempo, se fueron evidenciando la complejidad y la heterogeneidad de las dinámicas sociales, económicas, políticas e institucionales que condicionan el uso y conservación de los páramos. De la mera exaltación y exploración de las maravillas biológicas del páramo, pasamos a la constatación de la relación estrecha, pero muchas veces conflictiva, que las sociedades humanas han tenido con este ecosistema. Esta evolución se refleja perfectamente en el título del libro de Balslev y Luteyn (1992): *Páramo: un ecosistema natural bajo influencia humana*.

A escala regional, el periodo entre las décadas de los noventa y los dos mil representó, primero, una explosión de conocimiento sobre la estructura y el funcionamiento de los páramos; segundo, una serie de proyectos de conservación y desarrollo que exploraron mejores y más dignas alternativas para apoyar el manejo de los páramos desde la visión de las comunidades; y, tercero, la formación de nuevas cohortes de jóvenes, con novedosas herramientas y enfoques para el estudio de los ecosistemas y las especies de altura. Como resultado del trabajo de esas décadas, y a pesar de los vacíos que aún persisten, el páramo está ahora mucho mejor posicionado en el imaginario colectivo de lo que estuvo treinta años atrás.

A pesar de estos avances, el manejo y la conservación de los páramos sigue siendo una tarea pendiente y que hoy enfrenta nuevos y crecientes desafíos. El cambio climático está alterando las condiciones ambientales de las que dependen la estructura y el funcionamiento de los páramos, produciendo, por un lado, una reorganización de sus comunidades biológicas y, por otro, la pérdida de especies y servicios ecosistémicos. La expansión de la frontera agrícola, la minería y las nuevas dinámicas de migración humana imponen no solo una presión altísima sobre el ecosistema, sino también un cambio de la naturaleza y los actores de las actividades económicas que afectan a los páramos. En donde antes solo pensábamos en generación de alternativas económicas para comunidades indígenas marginalizadas, hoy también pensamos en los impactos a gran escala de las actividades mineras promovidas por un Estado en busca de recursos para financiar la economía de todo el país. En donde nuestra preocupación era la de los incendios y los impactos de la precaria ganadería de subsistencia, hoy tal vez

nos encontramos con las demandas de agua de grandes compañías agrícolas o las empresas de agua que drenan los páramos y muchas veces promueven la reubicación o migración interna de sus habitantes tradicionales. Y donde antes nuestra visión se centraba en los páramos entendidos casi estrictamente como ecosistemas de pajonal, hoy los reconocemos como ambientes complejos en los que los pajonales son parte de una matriz dinámica y heterogénea en la que se mezclan bosques de altura, ríos, lagunas, bosques, zonas periglaciares y turberas. En este contexto, el desafío actual se centra en cómo incorporar nuestra visión actual de los páramos como ecosistemas complejos, en enfoques de manejo que reconozcan las nuevas dinámicas socioambientales y la dimensión de las nuevas presiones que experimentan los ecosistemas altoandinos.

En este contexto, en este capítulo revisamos el estado del conocimiento sobre la ecología de los páramos desde la heterogeneidad de los ecosistemas que los componen.

Los pajonales de páramo en el Ecuador

Al ser los pajonales el tipo de vegetación más representativo de los páramos del Ecuador, gran parte de la investigación que se ha realizado en el país se ha implementado íntegra o parcialmente en este tipo de vegetación. Desde este punto de vista, nuestra comprensión sobre los factores ambientales, los patrones de diversidad, y el estado de conservación de los ecosistemas de páramo en el Ecuador posiblemente está basada en este tipo de ecosistema. Sin embargo, en esta sección queremos destacar no tanto la fisonomía y distribución de los pajonales de páramo como elemento del paisaje (Figura 6.1), sino más bien el papel que podrían tener como forma de vida esencial en la estructuración y funcionamiento de los ecosistemas de páramo.

Los pajonales de páramo están formados por varias especies de Poaceae formadoras de macollas o penachos (entre otras *Calamagrostis* spp., *Festuca* spp. y *Cortaderia* spp.), que les confieren varias características ecológicas importantes. Por un lado, los penachos de pajonal almacenan una considerable cantidad de carbono en su biomasa aérea (Tabla 6.1), especialmente por la acumulación de hojas muertas (necromasa) que en algunos casos puede alcanzar hasta un 80 % de la biomasa aérea (Hofstede, et al. 1995; Hofstede y Rossenaar, 1995). Esta biomasa, pese a no ser comparable con el almacenamiento de carbono en el suelo, parece tener un papel fundamental en la formación de una barrera física que protege el suelo, y en la generación de un microclima que mitiga los extremos de la temperatura del aire en el páramo. En un sistema experimental en el sector de Antisanilla, por ejemplo, se monitoreó la temperatura

del aire y del suelo en parcelas de pajonal intacto (*Calamagrostis intermedia*) durante tres meses, en parcelas quemadas o convertidas en cultivos de papa (Figura 6.2). De estas mediciones emergen dos patrones importantes. Primero, el suelo bajo el pajonal intacto tarda casi una hora más en calentarse por encima de la temperatura del aire que en las parcelas quemadas o cultivadas. Segundo, mientras que las temperaturas del suelo de las parcelas alteradas llegan a ser entre 6 y 7 °C más altas que las del aire, esta diferencia alcanza un máximo de 4 °C en las parcelas de pajonal intacto. Este calentamiento adicional de las parcelas quemadas o cultivadas refleja la pérdida de la cobertura vegetal y podría resultar en un incremento de la actividad microbiana (mayores tasas de descomposición de materia orgánica), y mayor evaporación del agua del suelo. Desde esta perspectiva, el microclima generado por los pajonales podría ser esencial para mantener el reservorio de carbono del suelo y los otros servicios ecosistémicos asociados. Al mismo tiempo, el microclima generado por los penachos de pajonal podría ser fundamental para el establecimiento y sobrevivencia del rico estrato herbáceo y arbustivo que caracteriza a muchas zonas de páramo (Zomer y Ramsay, 2021). Este potencial rol de facilitación de los pajonales no ha sido evaluado explícitamente.



Figura 6.1 Un paisaje de páramo de pajonal dominado por *Calamagrostis intermedia*. Fotografía: Robert Hofstede

Por otro lado, a pesar de que la biomasa aérea de los pajonales tiende a ser mayor que su biomasa subterránea (relación biomasa aérea:biomasa subterránea = $9,91 \pm 1,2$) (Suárez, 2020) su alta densidad y la extensión de su cobertura implican que los pajonales de páramo podrían almacenar no menos de 3,6 Mg de biomasa subterránea por hectárea. Desde esta perspectiva, estos pajonales posiblemente tienen un rol preponderante en la contribución de carbono al suelo, con las implicaciones que este proceso tiene para la regulación hídrica, la estabilidad de los suelos y la mitigación del cambio climático.

Los pajonales de páramo también podrían ser esenciales como base de las redes tróficas de muchos ambientes de páramo. En términos tróficos, los pajonales son una fuente importante de alimento para conejos, ratones y otros herbívoros de los que luego dependen los niveles tróficos superiores, incluyendo águilas, gavilanes, zorros y comadrejas, entre otros. Al mismo tiempo, la extensa y compleja estructura provista por los pajonales sirve como hábitat para un sinnúmero de especies de flora y fauna que dependen estrictamente del microclima que se genera en ellos. En este sentido, las especies de Poaceae que forman penachos de pajonal podrían ser consideradas como una especie clave (*keystone*) al contribuir desproporcionadamente a la estructura y funcionamiento de los paisajes de páramo. Al igual que en otros casos, este rol ecológico de los pajonales aún no ha sido explícitamente evaluado.

Lamentablemente, al igual que otros tipos de vegetación de páramo, los pajonales están amenazados por las actividades humanas que típicamente afectan a las zonas altoandinas, como la expansión de la frontera agrícola, los incendios y la ganadería extensiva. Algunas de estas amenazas, como los incendios, parecerían estar disminuyendo en su extensión y frecuencia como resultado de acciones de conservación y de los complejos patrones socioeconómicos que afectan a los pobladores del páramo y que son analizados en detalle en los Capítulos 8 y 9. Sin embargo, los pajonales enfrentan nuevas amenazas, algunas de ellas provenientes de prácticas de manejo o restauración mal concebidas. En muchas partes del país, por ejemplo, se han desarrollado proyectos de restauración de páramos que consisten únicamente en la plantación extensiva de especies arbóreas de géneros como *Polylepis*, incluso en áreas en las que no hay evidencia de que ese tipo de vegetación haya sido el original. Al ser una forma de vida completamente diferente, los árboles tienen necesidades ambientales y efectos en el ecosistema que pueden ser diametralmente diferentes a los de los pajonales. Por un lado, los árboles almacenan mucho más carbono en la biomasa aérea, pero, por otro lado, el hábitat y microclima que generan son muy diferentes, y sus demandas hídricas

podrían ser mucho mayores. Estos factores varían mucho entre especies, por lo cual las generalizaciones no son posibles. Sin embargo, el reemplazo del ecosistema abierto de los pajonales por el ambiente cerrado de los bosques de *Polylepis* podría tener efectos importantes en la dinámica de carbono, la regulación hídrica y la conservación de la biodiversidad. Así, parece urgente generar regulaciones y mejores prácticas de restauración que no generen impactos adicionales a los que se pretenden mitigar.

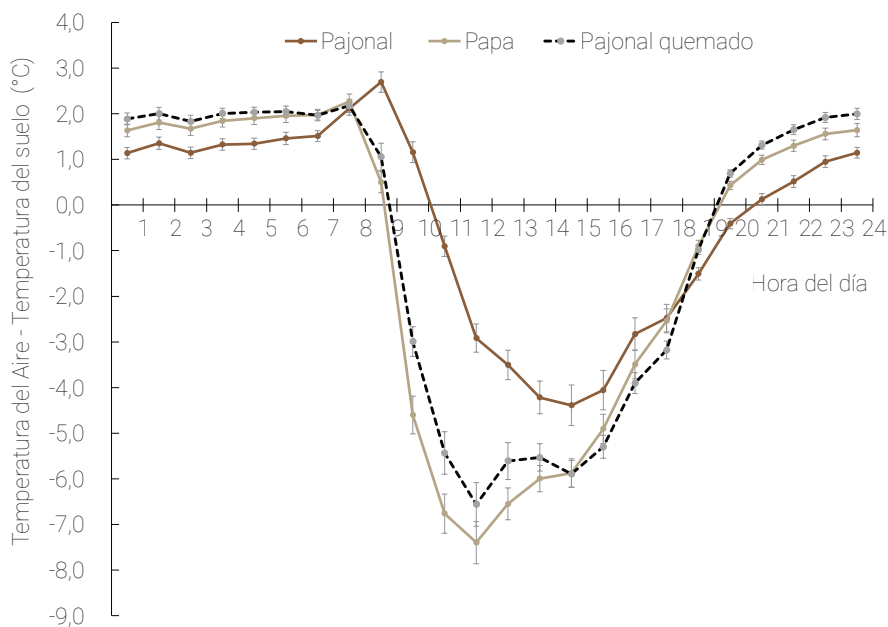


Figura 6.2 Promedios diarios de la diferencia entre la temperatura del aire y la temperatura del suelo en parcelas de pajonal intacto, parcelas de pajonal quemado y parcelas de pajonal transformado en sembríos de papa. Los valores negativos implican que la temperatura del suelo es más alta que la temperatura del aire y viceversa. Cada valor representa el promedio (\pm error estándar) de mediciones de temperatura durante 84 días consecutivos en tres parcelas de cada tipo de tratamiento.

Tabla 6.1 Compilación de datos sobre almacenamiento de carbono en biomasa aérea, subterránea, y suelos de ecosistemas de páramo.

Tipo de Vegetación	Elevación (m)	Biomasa aérea (kgC/m ²)	Biomasa subterránea (kgC/m ²)	Carbono en Suelo (kgC/m ²)	Fuente	Observaciones
Pajonal	3750	0,4185			(Ramsay y Oxley, 2001)	
Pajonal	4000	0,397			(Ramsay y Oxley, 2001)	
Campo agrícola	3100	0,027			(Ramsay y Oxley, 2001)	
Arbustivo	3000	0,46 a 1,44		3,74 a 16,4	(Eguiguren et al., 2015)	
Pajonal	3000	0,29 a 0,49		5,48 a 15,33	(Eguiguren et al., 2015)	
Pajonal	4100	1,74	0,61		(Hofstede y Rossenaar, 1995)	
Pajonal quemado	3950	0,57	0,6		(Hofstede y Rossenaar, 1995)	
Pajonal	3500	0,16			(Cabrera y Duivenvoorden, 2020)	
Pajonal quemado	3654	0,23		6,76	(Farley et al., 2013)	Suelo 0-10 cm
Pajonal	3645	2,29		6,72	(Farley et al., 2013)	Suelo 0-10 cm
Pino	3601	27,9		3,35	(Farley et al., 2013)	Suelo 0-10 cm
Agrícola	3518	1,71		4,08	(Farley et al., 2013)	Suelo 0-10 cm
Pajonal	4100	0,7	1,4	11,3	(Calderón-Loor et al., 2020)	Suelo 0-36 cm

Estructura y funcionamiento de las turberas de páramo en los Andes ecuatorianos

Las turberas son ecosistemas que se forman en áreas relativamente planas del paisaje que tienden a acumular agua en capas superficiales del suelo durante la mayor parte del año (Figura 6.3). Al estar casi permanentemente anegados, los suelos de las turberas se vuelven anóxicos (carentes de oxígeno), lo que resulta en un cambio de las comunidades bacterianas que descomponen la materia orgánica y su reemplazo por otro grupo de microbios que puede sobrevivir en el suelo anegado, pero que es mucho menos eficiente al procesar la materia orgánica. Este cambio en la comunidad microbiana da lugar a un desbalance entre el aporte de materia orgánica al suelo por parte de las plantas y su descomposición, lo que resulta en grandes acumulaciones de turba que pueden alcanzar hasta 12 m de profundidad (Vitt, 2008; Finlayson y Milton, 2018).



Figura 6.3 Una turbera en el páramo del Parque Nacional Cayambe Coca. Fotografía: Patricio Mena-Vásquez

En el Ecuador, las turberas de páramo han permanecido extrañamente alejadas del imaginario colectivo y de las estrategias de investigación y conservación del país (Suárez et al., 2022a, 2022c). En algunos sitios se las conoce como *pogjos*, *moyas* o *ciénegas*. Sin embargo, ninguno de esos nombres está ampliamente difundido y arraigado en el país. Igualmente, en el ámbito institucional las turberas de páramo no aparecen en los mapas oficiales de vegetación o lo hacen como una categoría más de pajonales (herbazal inundable) que no refleja las características ecológicas que distinguen a estos humedales.

El conocimiento de la diversidad biológica asociada a las turberas de páramo es aún incipiente y no contamos con estimados sobre la proporción de especies de flora y fauna que están estricta o facultativamente asociadas a estos humedales. Sin embargo, hasta el momento se han identificado tres grandes tipos de turberas (turberas de almohadillas, turberas de juncos y ciperáceas, y turberas de gramíneas y musgos) que se distinguen principalmente por su tipo de vegetación y por los patrones de nivel freático que experimentan (Suárez et al., 2022b). En términos generales, los niveles más altos de diversidad de plantas parecen estar asociados a las turberas de gramíneas y musgos que se encuentran en las elevaciones intermedias e inferiores del páramo (~3200–4100 m). Por el contrario, las turberas de almohadillas y las de juncos y ciperáceas suelen tener comunidades menos ricas, en el primer caso por ocurrir en las zonas más altas de páramo, mientras que, en el segundo, por desarrollarse en sitios con niveles de inundación elevados y casi permanentes que promueven la dominancia de unas pocas especies con alta tolerancia a la inundación (Suárez et al., 2022b).

El estudio de la ecología de las turberas de páramo en el Ecuador ha estado concentrado en temas como la caracterización de su estructura (Hribljan et al., 2016), su dinámica de carbono (Hribljan et al., 2017; Sánchez et al., 2017; Suárez et al., 2021) y su función en la regulación hídrica (Mosquera et al., 2015). De estos estudios se destaca una enorme capacidad de almacenamiento de carbono que puede variar entre 300 y 2000 MgC ha⁻¹ en las turberas del sur del país, que se han desarrollado sobre rocas plutónicas y metamórficas, y entre 250 y 3000 MgC ha⁻¹ en las turberas desarrolladas sobre suelos volcánicos en el resto del país (Tabla 6.2) (Suárez et al., 2022b). A diferencia de las turberas de montaña en otras partes del mundo, las turberas de páramo pueden tener grandes cantidades de carbono almacenado en suelos minerales que se intercalan con, o subyacen a, las capas de turba (suelos orgánicos originados de la descomposición incompleta de la vegetación). Este patrón es especialmente marcado en las turberas desarrolladas sobre paisajes volcánicos en las que el carbono en suelos minerales en promedio puede alcanzar hasta un 10 % del carbono total de la turbera (Tabla 6.2) (más detalles en el Capítulo 2).

Tabla 6.2 Patrones de almacenamiento de carbono en turberas desarrolladas sobre rocas volcánicas, plutónicas y metamórficas en los páramos del Ecuador.

		MgC ha ⁻¹		
		Turba	Suelo mineral	Total
Plutónica/Metamórfica	Mínimo	202,1	50,2	294,9
	Promedio	786,8	101,0	831,7
	Máximo	1929,8	193,2	1997,7
Volcánica	Mínimo	119,8	36,7	245,0
	Promedio	938,9	377,9	1094,1
	Máximo	3035,6	1175,2	3121,1

El almacenamiento de carbono en los tres tipos de turberas también es muy variable, pero tiende a ser especialmente alto en las turberas de juncos y ciperáceas que se desarrollan en el fondo de los valles glaciares. En estos humedales, el almacenamiento promedio de carbono puede alcanzar entre 1000 y 3000 MgC ha⁻¹, mientras que las turberas de almohadillas y las de gramíneas y musgos pueden almacenar entre 250 y 1400 MgC ha⁻¹ (Suárez et al., 2022b). En términos generales, esta gran capacidad de almacenamiento de carbono en las turberas de páramo se explica por su alta productividad de raíces y por las bajas tasas de descomposición que resultan de las condiciones anaeróbicas en los suelos anegados. Por ejemplo, en algunas turberas de almohadillas de los páramos del norte del Ecuador se han reportado altísimas tasas de productividad de raíces que varían entre 1030 y 1080 g m⁻² año⁻¹ para almohadillas de *Plantago rigida*, y entre 2000 y 2800 g m⁻² año⁻¹ para almohadillas de *Distichia muscoides* (Suárez et al., 2021). A largo plazo, la alta productividad de estas turberas, combinada con bajas tasas de descomposición de materia orgánica, ha resultado en elevadas tasas de acumulación que, en promedio, alcanzan los 26 gC m⁻² año⁻¹.

Los vacíos de información sobre la estructura, la diversidad y el funcionamiento de las turberas de páramo son aún considerables. Entre los temas de investigación más urgentes se destacan los siguientes:

- la caracterización ecofisiológica de las especies que producen turba en los páramos;
- el análisis de la respuesta del ciclo de carbono a los cambios en el uso del suelo;

- la influencia del nivel freático y la cantidad de nutrientes sobre los patrones de productividad y descomposición de materia orgánica;
- la caracterización funcional de la fauna asociada a las turberas;
- los efectos del cambio climático sobre los patrones de acumulación de materia orgánica y el balance de carbono;
- el papel de las turberas de páramo en la regulación hídrica y la provisión de servicios ecosistémicos para poblaciones y comunidades locales;
- el impacto de actividades como la ganadería extensiva y capacidad de respuesta sucesional de las turberas (por ejemplo, a la exclusión del pastoreo).

Respuesta de las turberas a la restauración hidrológica

Las turberas son especialmente sensibles a los efectos de las actividades humanas en los páramos. Al formarse en áreas relativamente planas y con abundante agua, son sitios ideales para el desarrollo de agricultura y ganadería. Pero para viabilizar estas actividades, las turberas deben ser secadas mediante la excavación de canales que drenan el agua y bajan su nivel freático. De esta manera, el uso de las turberas normalmente requiere la eliminación completa o parcial de las principales características que les confieren su funcionamiento ecológico (alto nivel freático y suelos anegados) (Suárez et al., 2022a).

Si bien existen pocas iniciativas de restauración de turberas en el norte de los Andes, Suárez et al. (2022c) describen el proceso de restauración de una turbera de 21 hectáreas donde se cavaron múltiples zanjas de drenaje hace más de 100 años. La estrategia de restauración consistió en la instalación de diques de madera en los canales con el fin de frenar el flujo de agua en las zanjas y así promover la redistribución del agua en toda la turbera y el rehumedecimiento del suelo. En solo tres años desde el inicio de la restauración, el nivel freático incrementó (2018: 27 ± 3 cm; 2021: 7 ± 1 cm) y se ha estabilizado, manteniéndose consistentemente dentro de los primeros 10 cm del suelo. Esto, a su vez, ha resultado en un cambio en la composición de la vegetación, con el apareamiento de especies típicas de turbera (*Plantago rigida*, *Juncus arcticus* y *Eleocharis dombeyana*), lo que indica que la funcionalidad de la turbera se está recuperando. Aunque estos resultados parecen prometedores, todavía queda mucho por conocer sobre la implementación y desarrollo de este tipo de proyectos y sus implicaciones ecológicas y funcionales en las turberas. Desde esta perspectiva, se requieren estudios adicionales que exploren un uso más sostenible de las turberas y permitan su restauración a largo plazo (Suárez et al., 2022b).

Los bosques altoandinos: ecología y conservación de bosques de *Polylepis* y *Gynoxys*

La vegetación de bosque asociada a los paisajes de páramo en el Ecuador puede ser agrupada en dos categorías más o menos discretas. Por un lado, los bosques de transición entre el bosque montano alto y la vegetación abierta de páramo y, por otro, los bosques azonales que ocurren en parches discontinuos por encima del límite arbóreo. Estos últimos, desarrollados generalmente en áreas relativamente resguardadas como el fondo de quebradas, las bases de murallas, o contrafuertes rocosos, donde las condiciones ambientales de sombra, protección del viento y mayor humedad favorecen su establecimiento y desarrollo. Estos bosques albergan a un gran número de especies que no ocurren en ningún otro tipo de vegetación, lo que les convierte en un importante *hotspot* de biodiversidad (Chuncho y Chuncho, 2019).

Los géneros *Polylepis* y *Gynoxys* son elementos importantes tanto de los bosques de transición como en los bosques aislados. La diferencia es que, en los primeros estos árboles crecen en una mezcla con árboles de géneros como *Weinmannia*, *Hesperomeles* y *Miconia*, mientras en los bosques aislados tienden a dominar el estrato arbóreo. Los bosques de *Polylepis* se distribuyen en los Andes desde los 3500 hasta los 5200 m. En los páramos, generalmente, se ubican en la franja de vegetación altoandina en los territorios de Venezuela, Colombia, Ecuador y norte de Perú (Kerr, 2004). Basados en un concepto de especie que considera la distinción morfológica, climática y biogeográfica como indicadores de independencia evolutiva, se han reorganizado 45 especies de *Polylepis* (Boza y Kessler, 2022). En el Ecuador se han reportado once de esas especies, entre las cuales *P. simpsoniae* es nueva, *P. lanuginosa* es endémica para el país y *P. racemosa* es introducida (Capítulo 4). A estas especies se unen las especies nativas *P. incana*, *P. reticulata*, *P. longipilosa*, *P. humboldtii*, *P. loxensis*, *P. ochreatea*, *P. microphylla* y *P. pauta* (Boza et al., 2020; Boza y Kessler, 2022), distribuidas desde los 2700 hasta 4350 m en las cordilleras Oriental y Occidental de los Andes ecuatorianos (Romoleroux et al., 2016).

A pesar de los avances recientes, la taxonomía de *Polylepis* aún no está completamente resuelta. La mayoría de las clasificaciones se han centrado en muestras de herbario, sin tomar en cuenta la plasticidad fenotípica y su respuesta a las condiciones ambientales, que muchas veces dan lugar a la presencia de individuos de una misma especie con hojas o folíolos más grandes, mayor o menor presencia de pubescencia o diferente número de flores por inflorescencia (Boza

y Kessler, 2022). En este contexto, el estudio de este género aún requiere de enfoques taxonómicos más integrales e información adicional de campo.

Desde el punto de vista ecológico, los bosques de *Polylepis* (Figura 6.4) se caracterizan por generar condiciones ambientales particulares que modifican significativamente la diversidad, estructura y función del ecosistema. Por ejemplo, la alta densidad de troncos y el dosel denso crean microclimas dentro de los bosques que bloquean la radiación y el viento, incrementando así la humedad que es aprovechada por plantas epífitas como musgos y líquenes que cubren las ramas y el suelo en los estratos más bajos. Adicionalmente, el filtro ambiental de estos bosques permite que animales nativos puedan protegerse y aprovechar de condiciones más favorables. Como resultado de estas condiciones ambientales, los bosques de *Polylepis* podrían tener un impacto importante en la regulación hídrica; se ha reportado que en su biomasa aérea pueden almacenar hasta 183 MgC ha^{-1} (Fehse et al., 2002), mientras que sus suelos almacenan entre 500 y 700 MgC ha^{-1} (Romoleroux, 2019). Al mismo tiempo, el microclima de estos bosques ha permitido el desarrollo de comunidades de flora y fauna diversas, con altos niveles de endemismo (Simpson 1986; Kessler, 2006; Servat-Valenzuela, 2006; Mendoza y Cano, 2011).



Figura 6.4 Un bosque de *Polylepis* cf. *reticulata* en la Reserva de Producción de Fauna Chimborazo. Fotografía: cortesía de Pablo Corral Vega©

El estado de conservación de los bosques de *Polylepis*

Al igual que el resto del páramo, los bosques de *Polylepis* han estado bajo constante presión antropogénica, especialmente por la expansión de la frontera agrícola, el uso de leña y las actividades mineras (UNEP-WCMC, 2004). Estas actividades tienden a fragmentar los bosques o reducir su cobertura, generando menor densidad y tamaño de los árboles, y afectando a las comunidades de plantas y animales que están estrictamente asociados a estos bosques (Kessler, 1995). Estos impactos se ven agravados por el hecho de que las especies que forman estos bosques tienen poblaciones pequeñas y una limitada propensión para colonizar nuevos hábitats (Cierjacks et al., 2007; Bader et al., 2007b), lo que las hace cada vez más vulnerables y reduce su posibilidad de adaptarse a nuevas presiones como el cambio climático. Entre estas especies, Boza y Kessler (2022) clasifican a *Polylepis longipilosa* y *P. humboldtii* en peligro crítico, *P. lanuginosa*, *P. simpsoniae* y *P. microphylla* en peligro, mientras que *P. pauta*, *P. ochreatea* y *P. reticulata* están como vulnerables. Las poblaciones de todas estas especies son pequeñas, se encuentran severamente fragmentadas y, en la mayoría de los casos, fuera de áreas protegidas.

Una de las amenazas más claras para los bosques de *Polylepis* en el Ecuador es la fragmentación, que desemboca en la pérdida de diversidad genética y afecta a su adaptación a nuevos cambios. Aunque no se cuenta con información específica, algunos estudios palinológicos en Perú reportan una disminución significativa de los bosques de *Polylepis* tras la presencia humana desde aproximadamente hace 11.000 años (Hansen et al., 1984, 1994; White, 2013). Al mismo tiempo, como parte del paisaje altoandino, estos bosques posiblemente han experimentado impactos antropogénicos por más de 12.000 años (Rademaker et al., 2014) y aún son frecuentemente utilizados por las comunidades locales.

Además de la pérdida de cobertura, el impacto humano en los bosques de *Polylepis* se evidencia en bosques menos densos, árboles más pequeños (Sylvester et al., 2017) y la presencia de híbridos por la translocación de especies para programas de forestación, producción de leña y para el establecimiento de cercas vivas (Kessler, 1995). Debido a que los procesos de hibridación son comunes entre especies de *Polylepis*, tanto entre especies simpátricas como alopátricas, la identificación morfológica es muchas veces difícil. Esta falta de claridad taxonómica afecta su uso en los procesos de restauración o forestación, lo que ha llevado a la generación de potenciales áreas híbridas (Segovia-Salcedo et al., 2021). En el Ecuador se ha reportado la presencia extensiva de híbridos entre *P. ochreatea* y *P. pauta* en el norte del país, y posiblemente entre *P. incana* y otras especies del mismo complejo.

La situación de los bosques de *Gynoxys*

El género *Gynoxys* está formado por 138 especies distribuidas a lo largo de los Andes entre Venezuela y Bolivia. En el Ecuador se han reportado 33 especies (23 de ellas endémicas), que se distribuyen entre los 3000 y 4000 m. Generalmente crecen en suelos con alto contenido de humedad y materia orgánica (Figura 6.5), aunque también se las puede encontrar en laderas rocosas y en arenales del superpáramo.



Figura 6.5 Un bosque de *Gynoxys acostae* en la antigua vía a Papallacta, Parque Nacional Cayambe Coca. Fotografía: Patricio Mena-Vásconez

Tanto las especies del género *Polylepsis* como las del género *Gynoxys* capturan una gran cantidad de agua proveniente de la lluvia y la niebla de los páramos, y son importantes para el ensamblaje de redes tróficas, como se detalla en el Capítulo 3. Los bosques de estas especies generan una densa cobertura vegetal y podrían modificar las tasas de evapotranspiración, creando así ambientes con mayores niveles de humedad y almacenamiento de agua, y menores tasas de erosión del suelo (Chiquín y Velecela, 2015). Sin embargo, todavía es necesario estudiar más a fondo la hidrología de las cuencas dominadas por estas especies. Por otro lado, en los bosques de *Gynoxys* se ha reportado la presencia de una comunidad diversa de polinizadores formada principalmente por abejas, dípteros y colibríes que se alimentan de sus flores. Entre estos están el colibrí pico espina dorsiazul, *Chalcostigma stanleyi*, una especie nativa con estado UICN de preocupación menor, y el azulito altoandino, *Xenodacnis parina*, que muestran una marcada predilección por zonas con presencia de *Gynoxys* (Aguilar-Ullauri, 2020; Iñiguez-Vela y Aguilar-Ullauri, 2021).

A pesar de que los bosques de *Gynoxys* están sujetos a las mismas amenazas descritas para *Polylepsis*, algunas de sus especies pueden sobrevivir en lugares degradados, donde la capa superficial del suelo se encuentra notablemente erosionada (Jadán et al., 2021). Esta característica las hace estratégicas para planes de conservación y restauración de la vegetación (Chiquín y Velecela, 2015).

***Treelines*: ecología y dinámica del ecotono entre bosques andinos y páramos**

En términos generales, la propia definición de páramo establece que este ecosistema se ubica entre el límite actual o potencial del bosque cerrado y la línea de nieve permanente (donde esté presente). Por esto, es clave entender la naturaleza de este límite del bosque (*treeline*), dónde se encuentra y cómo es su dinámica. La explicación más sencilla sobre la actual posición del límite entre el bosque y el páramo tiene que ver con la temperatura: encima de esta línea el clima es demasiado frío como para que crezcan los árboles. Sin embargo, la variabilidad en la estructura y posición del límite entre el páramo y el bosque sugiere que hay muchos factores adicionales que influyen en este ecotono, como la alta radiación solar, la competencia, las condiciones del suelo y la capacidad de dispersión (Bader et al., 2007). En esta sección resumimos los principales (Sevink y Hofstede, 2013).

La gran mayoría de árboles no pueden crecer a altitudes mayores que el bosque andino debido a la severidad de las condiciones climáticas (Bader, 2007;

Bader y Ruijten, 2008; Rada et al., 2019). Sin embargo, existen en algunas especies adaptaciones morfológicas que les permiten tolerar las condiciones extremas de frío y radiación que predominan en el páramo. Los géneros más conocidos y estudiados de árboles que crecen por encima del límite de bosque cerrado son *Polylepis*, *Gynoxys* y *Buddleja*, que frecuentemente ocurren en el páramo, inclusive sobre los 4400 m (véanse la sección anterior y Luteyn, 1999). Estos y otros árboles de géneros como *Hedyosmum*, *Escallonia* y *Hesperomeles* forman parte de la biodiversidad natural del páramo y contribuyen a su belleza e importancia para la ecología y la sociedad (Sevink y Hofstede, 2013; Figura 6.6).



Figura 6.6 El límite entre el bosque andino y el páramo en la Estación Biológica Guandera (Carchi). Fotografía: Robert Hofstede

A nivel mundial, los ecotonos de la línea arbórea (*treeline*) varían desde líneas abruptas hasta zonas extendidas a lo largo de gradientes en las que los árboles son cada vez más pequeños o dispersos conforme aumenta la elevación, hasta desembocar en una vegetación abierta (Bader et al., 2021). En el caso de la alta montaña tropical, los patrones de temperatura están caracterizados por una casi nula estacionalidad anual, acompañada por amplias variaciones diarias que pueden alcanzar rangos de hasta 20 °C. Como resultado de estas condiciones, la ubicación del límite superior del bosque no es abrupta y más bien se extiende a lo largo de un cinturón altitudinal de varios centenares de metros donde el

bosque da lugar a una vegetación arbustiva y luego a una vegetación herbácea. En condiciones naturales, este cinturón (frecuentemente llamado subpáramo, Cuatrecasas, 1934, 1958) está formado por un mosaico de bosques, arbustales, y páramo herbáceo. Sin embargo, en áreas con impacto antropogénico, esta transición tiende a ser más abrupta (Llambí, 2015).

La elevación a la que ocurre el límite arbóreo varía considerablemente a escala local y regional. En los Andes del norte del Ecuador este límite suele ubicarse a mayor altitud (3500 y 4000 m), mientras que en el sur comúnmente se encuentra entre los 3000 y 3500 m (Hofstede et al., 1998; Sarmiento y Frolich, 2002; Moscol, 2010; Brunschön y Behling, 2010). Esta variabilidad, unida a las diferencias en el carácter de la transición (abrupta o gradual), ha dado lugar a un debate sobre el potencial rol que el ser humano podría haber tenido en el establecimiento de la posición actual del límite superior de bosque (Sevink y Hofstede, 2013). Conocer si el límite del bosque es natural o si su posición actual ha sido influida por efectos antrópicos es clave para entender la naturaleza del límite inferior de los páramos y su futuro bajo los efectos del cambio climático (Bader et al., 2021).

Uno de los procesos que podría influir sobre la actual posición de la línea arbórea es la 'paramización', es decir, el reemplazo de áreas de bosque andino con vegetación de páramo (Capítulos 1, 12). La paramización ocurriría como consecuencia directa de las quemadas extensivas en el páramo y la tala de bosques para el establecimiento de zonas de pastoreo o de cultivo, que eliminan la vegetación arbórea, y permiten la extensión del páramo sobre el límite superior del bosque andino (Hofstede et al., 1998; Sarmiento y Frolich, 2002; Llambí, 2015). El límite de bosque que se genera por este fenómeno tiende a ser más abrupto y permanente, porque la vegetación de páramo cubre el suelo con una capa gruesa de paja, limitando así la regeneración del bosque natural (efecto de retroalimentación positiva; Bader, 2007; Bader et al., 2007). La regeneración natural está aún más limitada cuando persisten los incendios y la presencia de ganadería extensiva, ya que estos fenómenos afectan directamente a la regeneración de especies leñosas (Verweij, 1995; Bueno y Llambí, 2015). Tonneijck (2009) y Moscol (2009) demostraron que a largo plazo (centenares de años), es posible que se establezca un bosque andino sobre la vegetación de páramo. Sin embargo, los patrones de disponibilidad de semillas podrían dar lugar a diferencias entre la ecología de los fragmentos de bosques residuales (relacionados a la paramización) y los fragmentos de bosque regenerados descritos por estas investigaciones.

Otro aspecto que influye en la posición y la estructura del límite del bosque es el cambio climático (Capítulo 12). La influencia principal del calentamiento global sería el movimiento hacia arriba del límite potencial del bosque (Cuesta et al., 2008; Young et al., 2011). Sin embargo, no existe consenso sobre si el límite

superior de bosque actual es un resultado de las condiciones climáticas en el pasado reciente (principios de siglo XIX), o si el límite ya se adaptó al cambio climático reciente y, por ende, diverge del límite 'natural' (Parmesan y Yohe, 2003). Igualmente, aún no existe acuerdo sobre la magnitud esperada y la velocidad del incremento en altitud del límite de bosque en los próximos años (Etter y Villa, 2000; Bader et al., 2021).

Por el mismo efecto de retroalimentación positiva, el límite de bosque podría ser relativamente estable a corto plazo, y podría ser necesario un cambio climático considerable para causar un incremento altitudinal en el límite del bosque (Bader et al., 2007). Otro elemento de cambio climático que puede influir en el límite de bosque es la mayor concentración de CO_2 atmosférico que afecta la competencia entre plantas con ciclos C_3 y C_4 , o sea entre especies leñosas (bosque) y gramíneas (páramo; Boom et al., 2001). En este contexto, las extrapolaciones lineales sobre el cambio climático y su relación con los cambios en la posición del límite del bosque no son necesariamente correctas.

Una aproximación alternativa para predecir cambios en el límite de bosque a más largo plazo y los cambios potenciales en la composición de la vegetación asociada es el estudio de los cambios históricos, tanto en altitud y composición de los cinturones altitudinales de vegetación. De los estudios paleoecológicos ya es conocido que los ciclos glaciares-interglaciares del Cuaternario han resultado en grandes cambios repetitivos en la posición del límite de bosque. Originalmente, estos cambios fueron atribuidos únicamente a los cambios de temperatura, pero recientemente se ha evidenciado, a través de estudios palinológicos de alta resolución, que la variabilidad en los patrones de precipitación también ha dado lugar a cambios complejos en la vegetación (Hooghiemstra y van der Hammen, 2004; Weng et al., 2006). Todo esto implica que el límite de bosque 'natural' es muy dinámico y puede ajustarse relativamente rápido a cambios en las condiciones climáticas y que está elevándose desde el inicio del cambio climático actual.

Ecología y dinámica de comunidades en superpáramos y zonas de retroceso glaciar

En las altas montañas del norte de los Andes, por encima de los 4000 m se encuentran los superpáramos, que son ecosistemas establecidos en los terrenos agrestes y de roca suelta recientemente liberados por el retroceso glaciar (Figura 6.7; Capítulo 4). En estos ambientes la supervivencia de los organismos se ve limitada por factores abióticos como el clima extremo, la topografía, suelos poco desarrollados y baja disponibilidad de recursos.



Figura 6.7 Superpáramo del Carihuairazo con humedal. Las plantas claras son *Senecio nivalis*. Fotografía: Robert Hofstede

Las áreas de superpáramo están experimentando rápidos cambios asociados con el incremento de la temperatura y el retroceso de glaciares que están sufriendo disminuciones significativas en su masa y extensión, como ha ocurrido en el Cotopaxi, el Carihuairazo, el Antisana, el Cayambe y el Chimborazo (Jordan et al., 2005; Vuille et al., 2008; Rabatel et al., 2013 y Capítulo 12). A medida que estos glaciares retroceden, se liberan nuevas zonas que amplían la extensión del superpáramo y, gracias a la acción del cambio climático, se vuelven disponibles para el inicio de nuevos procesos de sucesión primaria. Es en estas zonas en las que el establecimiento de organismos pioneros modificará lentamente el paisaje, facilitando así el desarrollo de nuevas comunidades biológicas cuya composición, estructura y funcionamiento apenas están siendo descritas.

En el Ecuador, los superpáramos se distribuyen a lo largo de las cordilleras Occidental y Oriental por encima de los 4000–4200 m. Su vegetación se

desarrolla sobre el suelo rocoso y arenoso de morrenas glaciares antiguas o sobre flujos de lava. Al mismo tiempo, al ubicarse en las cotas superiores del páramo, esta vegetación está expuesta a condiciones de bajas temperaturas, alta radiación solar, desecación y fuertes vientos, lo que favorece el establecimiento de especies de plantas de baja estatura y con adaptaciones fisiológicas y anatómicas que les permiten sobrevivir en estas condiciones. En estos ambientes, por ejemplo, son frecuentes las especies con altos niveles de pubescencia como *Senecio nivalis*, *S. canescens*, *Cerastium floccosum*, *Lupinus alopecuroides* y *Draba aretioides*.

Otro aspecto importante de las comunidades biológicas de los superpáramos se relaciona con sus patrones biogeográficos. Debido a que se desarrollan en los terrenos escarpados de las partes más altas de las montañas, las poblaciones de las especies del superpáramo pueden experimentar aislamiento geográfico y desconexión, dando lugar a que cada localidad tienda a desarrollar una composición de especies única, sobre todo de plantas e insectos, con un alto grado de endemismo. Por ejemplo, en el estudio desarrollado por Sklenář y Balslev (2005) en 18 superpáramos del Ecuador, se encontró que cerca del 29 % de las especies se encontraban restringidas a localidades específicas de superpáramo. Asimismo, dos tercios de las especies estaban distribuidas en menos de diez sitios y solamente el 2 % de ellas tenía una distribución amplia. Esto es consecuente con los patrones que se ven a mayor escala en los páramos del norte y en la puna, donde se ha reportado que la similitud florística entre cumbres a lo largo de los Andes disminuye con la distancia geográfica, siendo este efecto del aislamiento más marcado en los páramos que en las punas (Cuesta et al., 2017).

De igual manera, insectos como los escarabajos carábidos tienen una distribución restringida y exhiben patrones de microendemismo a lo largo de la cordillera debido a su baja capacidad de dispersión y alta sensibilidad a la humedad y temperatura locales (Moret et al., 2016, 2021). Específicamente, cerca del 60 % de las especies de carábidos tienen microendemismo y están restringidas a una sola cumbre (Murienne et al., 2022). Esta correlación entre la distancia y la similitud implica que cada superpáramo actúa como una isla desconectada del resto y promueve el desarrollo de patrones de endemismo entre los organismos que tienen mecanismos de dispersión limitados (Flantua et al., 2019; Tovar et al., 2020; Peyre et al., 2020).

Además de los factores limitantes asociados al aislamiento geográfico de los superpáramos, las especies tienen que lidiar con filtros ambientales comunes en la alta montaña como son la poca disponibilidad de espacio con condiciones ideales para su establecimiento y desarrollo (Suárez et al., 2015); los extremos rangos

térmicos diarios; los niveles altos de radiación (Sklenář et al., 2015; Chimborazo y Vuille, 2021); la variabilidad en la precipitación a escala local (Ilbay-Yupa et al., 2021), y las condiciones pobres del suelo (por ejemplo, baja capacidad de retención hídrica, bajo contenido de materia orgánica y nutrientes) (Khedim et al., 2021; Llambí et al., 2021). Para sobrellevar estas condiciones, las especies han desarrollado una serie de estrategias y adaptaciones, entre las cuales se destacan la utilización de microhábitats o refugios en medio de las morrenas glaciares o flujos de lava, interacciones interespecíficas de facilitación y mecanismos fisicoquímicos de tolerancia y evasión, que ayudan a disminuir la exposición directa a las condiciones ambientales.

Microhábitats y refugios en zonas periglaciares

Los microhábitats son áreas que se crean por la irregularidad del terreno y que brindan a las especies mejores condiciones para su establecimiento y desarrollo. En los ambientes extremos como el superpáramo, estos microhábitats proveen microclimas más constantes y con rangos térmicos más estrechos. En zonas descubiertas por el retroceso glaciar, como en el volcán Cotopaxi, se pueden encontrar especies creciendo a más de 4800 m debido a que ocupan los espacios entre las rocas de las morrenas glaciares y los flujos de lava, donde la radiación y la exposición al viento son menores. En estos lugares se ha encontrado una mayor abundancia de plantas (> 55 %) y más riqueza de especies, en comparación con los arenales expuestos (35 %) a la misma altitud (Suárez et al., 2015). Igualmente, en el volcán Guagua Pichincha hay entre 12 y 20 veces más cobertura de plantas en los flujos de lava que en los arenales. Suárez et al. (2015) sugieren que estas estructuras de la topografía a pequeña escala pueden ser claves en la disponibilidad de microhábitats para especies con nichos térmicos angostos y óptimos térmicos más altos (véase también Graae et al., 2018). Este efecto de la topografía a pequeña escala también ha sido reportado en zonas de retroceso glaciar en el Antisana, donde cerca de la mitad de las especies encontradas estuvieron asociadas a la presencia de rocas, y con un mayor efecto en áreas cercanas al glaciar (Anthelme et al., 2021). Una de las especies más comunes en las zonas de alta montaña es *Senecio nivalis*, que tiene uno de los rangos de distribución más altos, desde 4400 m hasta 5385 m en el volcán Chimborazo. A menudo, *S. nivalis* se encuentra como individuos solitarios en estas elevaciones (Sklenář et al., 2021a), pero en alturas menores se encuentra formando parches de varios individuos, lo que posiblemente indica que la capacidad de formar clones a mayores elevaciones se ve limitada por el estrés ambiental. Otras especies también tienen registros similares como *Xenophyllum rigidum*, *Azorella aretioides*, *Arenaria dicranodes*, *Draba obovata*,

Cerastium floccosum y *Baccharis caespitosa*, que en varios páramos se pueden encontrar sobre los 4900 m.

Las zonas liberadas por el retroceso glaciario también constituyen un espacio hacia donde las especies pueden extenderse, evitando así la contracción de su distribución o su potencial extinción (Anthelme et al., 2021; Capítulo 12). La colonización de estos espacios está caracterizada por especies pioneras que tienen dispersión por viento (por ejemplo, Asteraceae, Poaceae, líquenes, musgos) y formas de crecimiento en cojín, que favorecen interacciones positivas de facilitación y ayudan a la construcción de las comunidades de plantas (Bellard et al., 2012; Anthelme et al., 2014; Llambí et al., 2021). En glaciares como el del Carihuairazo, que han perdido cerca del 95 % de su área desde 1956, los primeros organismos en ocupar los suelos desnudos son líquenes, musgos y algas, probablemente provenientes del deshielo del glaciar (Rosero et al., 2021). Estos organismos forman biocostras que están asociadas a suelos inorgánicos poco desarrollados (Anthelme et al., 2022) y han sido frecuentemente reportadas como grupos pioneros en zonas de retroceso glaciario (Rosero et al., 2021; Llambí et al., 2021). Su éxito en las fases iniciales de la sucesión está dado por su capacidad para mitigar las condiciones microclimáticas (al reducir la variabilidad de la temperatura superficial del suelo y el número de días con temperaturas congelantes) y aumentar lentamente la fertilidad del suelo (Breen y Lévesque, 2008). Después del establecimiento de las especies pioneras y las biocostras, la sucesión primaria en estas zonas suele continuar con el arribo de especies de plantas vasculares como *Poa cucullata*, *Xenophyllum humile*, *Azorella aretioides*, *Arenaria dicranodes*, *Werneria pumila* y *Cerastium floccosum*, que se vuelven más abundantes a medida que la sucesión progresa. Estos cambios en la vegetación son acompañados por el arribo de invertebrados (entre ellos quironómidos, tardígrados, rotíferos y nemátodos), que tienen tamaños corporales pequeños o son fácilmente transportados por corrientes de viento (Cauvy-Fraunie et al., 2015; Moret et al., 2019; Rosero et al., 2021; Sklenář et al., 2021b). A medida que pasa el tiempo, las especies pioneras van desarrollando mejores condiciones del sustrato y mayor espesor de suelo a través de la incorporación de materia orgánica y nutrientes. Estas condiciones de suelo un poco más maduras permiten la sucesión de comunidades más complejas, con más especies y más grupos funcionales de plantas, invertebrados y microorganismos (Sklenář et al., 2010; Llambí et al., 2021; Rosero et al., 2021).

La sucesión primaria en zonas periglaciares se da a lo largo de una gradiente de estrés debido a la severidad de las condiciones del sustrato recién expuesto. Cuando las especies se encuentran en los extremos de esta gradiente, en donde las condiciones ambientales son más severas y la disponibi-

alidad de recursos más baja, las interacciones de facilitación planta-planta se intensifican (Anthelme y Dangles, 2012; Anthelme et al., 2014). Particularmente, especies de plantas formadoras de cojín como *Azorella aretioides*, *Arenaria dicranodes*, *Xenophyllum humile*, *Eudema nubigena* e *Hypochaeris* sp. pueden aumentar la riqueza local de especies (Cavieres et al., 2014). Por ejemplo, Sklenář (2009) reportó que la presencia de especies formadoras de cojines en morrenas de los llinizas incrementó hasta cuatro veces la diversidad de plantas a escala local, en comparación con el suelo desnudo. Algunas de las especies que crecen sobre los cojines son hospedero-específicas, como es el caso de *Calamagrostis* spp. y *Oritrophium peruvianum*, que crecen solamente en cojines de *X. humile* o *Lachemilla* sp., y *Poa* spp., que crecen en cojines de *Azorella* y *Arenaria*. Por otro lado, la interacción entre las especies no siempre es de facilitación y puede cambiar a medida que el estrés se vuelve mayor o menor. A lo largo de una gradiente de elevación, se ha encontrado que existe una transición desde relaciones de competencia o neutras en elevaciones bajas hasta efectos de facilitación a elevaciones mayores (4700 m). Anthelme y Dangles (2012) encontraron que, a 4700 m, el 50 % de las especies halladas a lo largo de la gradiente fueron facilitadas por *A. aretioides*, en comparación con sitios a menor elevación (4550 m: 12 % y 4400 m: 25 %). Además, hacia las elevaciones inferiores se perdió el efecto de facilitación y fue reemplazado por procesos de competencia o interacciones neutras en algunas especies de cojines.

Mecanismos de respuesta de las plantas

A pesar de que las especies llegan a ocupar estos refugios, todavía están expuestas a las temperaturas congelantes y la desecación. Esto ha favorecido el desarrollo de una serie de respuestas anatómicas y fisiológicas para sobrellevar las condiciones extremas. Por ejemplo, ciertos mecanismos físicos y químicos permiten a las plantas tolerar o evitar el daño celular provocado por el congelamiento. La tolerancia implica el congelamiento del espacio extracelular, generando estrés hídrico dentro de las células, pero evitando la formación de cristales de hielo. Este mecanismo es común en plantas herbáceas, gramíneas y cojines, siendo las dos últimas las más tolerantes y las que, a su vez, se distribuyen en las zonas más altas de los Andes (Squeo et al., 1991; Rada et al., 2019; Llambí et al., 2021). Este mecanismo también es común en especies de origen geográfico temperado del norte, ya que se desarrollaron para permitirles protegerse del congelamiento durante los largos inviernos en esas zonas. Sin embargo, algunas especies comunes de los Andes, entre ellas *Cerastium* spp., *Gentianella* spp. y *Lupinus* spp., también

presentan este mecanismo. Por otro lado, existen mecanismos físicos para evitar el congelamiento, como son la retención y el recubrimiento con hojas muertas y pubescencia, así como la nictinastia de las hojas que aísla a la planta de las temperaturas congelantes y pospone sus efectos dañinos durante periodos cortos de tiempo (Rada y Azocar, 2006; Rada et al., 2019). Este mecanismo es utilizado por rosetas caulescentes y acaulescentes, árboles y arbustos, que en general se distribuyen en elevaciones más bajas.

Existen otras características funcionales que también definen el grado de exposición que tienen las plantas a las temperaturas extremas de la alta montaña. En particular, las formas de crecimiento juegan un papel fundamental en la respuesta de las especies a la variación térmica y a los extremos en otras condiciones ambientales. En este sentido, la altura de la planta está relacionada con el gradiente térmico que existe desde el suelo hacia la atmósfera, el cual experimenta variaciones menores a medida que se aleja del suelo (Rada et al., 2019). Las especies de baja estatura son las que experimentan temperaturas más variables (por ejemplo, el rango térmico de *Lasiocephalus ovatus* (6 cm) es $-7,4$ a $27,5$ °C, mientras que los arbustos de mayor altura (como *Diplostephium rupestre*, *Chuquiraga jussieui*, *Loricaria antisanensis* y *Pentacalia peruviana*) tienen temperaturas foliares más estables (por ejemplo, el rango térmico de *C. jussieui* (90 cm) es $-6,9$ a 17 °C (Sklenář et al., 2016). Esta relación entre la altura de las plantas y el microclima se ha reportado en los páramos de la cara occidental del Antisana, donde hay una variación térmica mayor, pero es imperceptible en la cara oriental, donde la temperatura de las hojas de todas las formas de crecimiento es más alta que la del aire. De esta manera, la variación en el rango térmico foliar de las plantas contribuye a definir su distribución altitudinal, restringiendo las especies de menor estatura a microclimas más extremos y variables en los flancos más expuestos de las montañas (Sklenář et al., 2016; Squeo et al., 1996).

Estudios a futuro en los superpáramos y las zonas de retroceso glaciar

La mayoría de los estudios sobre las zonas periglaciares se han concentrado en la composición de especies y el monitoreo de los glaciares, con una reciente visión más integral hacia los efectos del deshielo sobre el proceso de sucesión ecológica. Sin embargo, todavía existen vacíos de información fundamentales que deberían ser tomados en cuenta para futuras investigaciones. Entre estos, los más urgentes incluyen:

Extender el monitoreo de glaciares a otras regiones del país para incrementar la comprensión de su respuesta al cambio climático.

- Entender la dinámica de la sucesión primaria en zonas periglaciares de manera comparativa para permitir la definición de las mejores estrategias de manejo adaptativo y conservación para estas comunidades.
- Implementar estudios multitaxones sobre el efecto del cambio climático sobre las interacciones entre especies (como competencia y facilitación).
- Desarrollar estudios acerca de los rasgos funcionales de los organismos que afectan su capacidad para establecerse y competir en los ambientes periglaciares. Por ejemplo, rasgos de hojas como forma, tamaño y pubescencia pueden indicar como las hojas crean un balance térmico y tener una ventaja competitiva.
- Entender el proceso de desarrollo del suelo en zonas de retroceso glaciar para complementar los estudios de sucesión primaria.

La interfase entre los ecosistemas terrestres y los ecosistemas acuáticos

La ecología de los ríos y lagunas que drenan los páramos merecen un apartado que va más allá de las posibilidades de este capítulo y que ha sido ampliamente revisada por Jacobsen (2008) y Jacobsen y Dangles (2017). En general, las comunidades de fauna de los riachuelos de páramo están dominadas por insectos, con muy baja representación de peces nativos. En términos de condiciones ambientales, son sistemas que se caracterizan por las bajas temperaturas del agua, las altas concentraciones de oxígeno y una muy baja estacionalidad. Sin embargo, existen importantes diferencias en la composición y la estructura de las comunidades que están relacionadas con factores como la química del agua y la estacionalidad del flujo asociada con los tipos de drenajes. En los ríos que nacen de los glaciares del Antisana, por ejemplo (Figura 6.8), se han reportado grandes diferencias en la composición y estructura de las comunidades de macroinvertebrados en función de la distancia hasta el glaciar y la elevación (Jacobsen et al., 2014).

No obstante la extensa literatura sobre la ecología de los ecosistemas acuáticos del páramo, existen vacíos importantes acerca de las interacciones entre los ambientes terrestres y acuáticos en zonas de montaña a nivel global (Körner et al., 2022) y, naturalmente, a nivel del trópico (Riveros-Iregui et al., 2018). Estudios recientes han revelado que las quebradas y los ríos de montaña son actores fundamentales en el ciclo global del carbono (Bastviken et al., 2011; Butman y Raymond, 2011; Raymond et al., 2013; Hotchkiss et al., 2015). En particular, los ríos de cabecera han sido el centro de investigaciones recientes



Figura 6.8 El páramo del volcán Antisana con los glaciares, un riachuelo y un humedal.
Fotografía: Patricio Mena-Vásquez

porque conectan los ecosistemas terrestres con los acuáticos, teniendo una mayor proporción de volumen de agua en contacto directo con suelos adyacentes (Benstead y Leigh, 2012; Argerich et al., 2016). Los ríos de cabecera transportan carbono que se ha originado por fotosíntesis en el ecosistema terrestre y lo emiten a la atmósfera desde la superficie acuática en forma de gases de efecto invernadero como el CO_2 y CH_4 , o lo transportan aguas abajo como formas orgánicas, inorgánicas o de partículas disueltas (Battin et al., 2009; Aufdenkampe et al., 2011). Esta transferencia de carbono del ecosistema terrestre al acuático es importante porque los ríos de cabecera comprenden más del 80 % de la longitud total de todos los canales perennes (Vannote et al., 1980; Downing et al., 2012; Allen et al., 2018); investigaciones recientes sugieren que el área superficial de estas corrientes es mucho mayor de lo que se pensaba anteriormente, particularmente en áreas con densas redes hídricas como la cuenca andino-amazónica, donde la superficie acuática de la red hídrica se ha subestimado hasta en un 67 % (Allen y Pavelsky, 2018).

Si bien la importancia de los ríos de cabecera en el ciclo global del carbono parece justificada hoy en día, las emisiones naturales de CO_2 y CH_4 de este tipo de cuencas hidrográficas están pobremente caracterizadas. Por ejemplo, los estudios que cuantifican flujos de CO_2 de superficies acuáticas se centran tradicionalmente en un solo sistema (es decir, humedales, ríos o lagos), manteniendo la larga tradición de separación intelectual entre las disciplinas que estudian lagos, ríos y humedales (Stanley y del Giorgio, 2018). El resultado es un claro desconocimiento del funcionamiento de los diferentes sistemas acuáticos y de la interfase entre ecosistemas terrestres y acuáticos, o de cómo los procesos hidrológicos afectan el flujo de carbono desde los sistemas terrestres hasta los cuerpos de agua. Hotchkiss et al. (2015) sugieren que, a escala continental, el papel relativo de los ríos como conductos para la salida de CO_2 terrestre depende de su tamaño, así como de su conectividad con el paisaje. Además, el mismo estudio sugiere que, para algunos ríos, la conectividad hidrológica entre ellos y las llanuras aluviales podría ser más importante que la magnitud del mismo caudal, el orden de los ríos u otras variables basadas en el tamaño. A escala de cuencas individuales, se sabe que la conectividad entre las corrientes y el suelo circundante controla el transporte de carbono disuelto hacia el río (Pacific et al., 2010). No obstante, la manera en que la conectividad hidrológica modula las emisiones totales de los gases de efecto invernadero en múltiples elementos del paisaje (es decir, en zonas altas, llanuras aluviales, humedales o arroyos) aún no está bien caracterizada.

Algunas observaciones recientes sugieren que la conectividad hidrológica entre ecosistemas terrestres y acuáticos puede ser el control principal sobre la magnitud y la forma del carbono desde diferentes puntos del paisaje. De hecho, al aumentar la humedad de suelo se promueve la generación y emisión de CO_2 de las zonas altas del paisaje, pero esta se reduce en las zonas de transición o en zonas bajas y humedales donde la respiración microbiana está limitada por la falta de oxígeno en zonas saturadas (Riveros-Iregui et al., 2012). Por el contrario, al disminuir la humedad de suelo aumenta la salida de CO_2 de las zonas bajas del paisaje o de los humedales al reducir la saturación y aumentar el oxígeno, pero se reducen la conectividad hidrológica y la transferencia de materia y energía desde el ambiente terrestre hacia el acuático (Senar et al., 2018). Al mismo tiempo, una mayor humedad en el suelo limita la salida de CO_2 , pero favorece la generación de CH_4 , el cual es mucho más potente en su efecto invernadero (Huttunen et al., 2003). Frecuentemente el CH_4 se emite en cantidades mayores que el CO_2 cuando el nivel freático alcanza la superficie del suelo o está muy cerca de ella (Wieder et al., 2006), y la magnitud de las emisiones de CH_4 varía con la fluctuación del nivel freático, particularmente en suelos ricos en carbono (Kellner et al., 2005; Couwenberg y Fritz, 2012).

Recientemente se ha demostrado que los ríos de páramo pueden tener un papel importante en la dinámica regional de carbono, algo que no había sido descrito anteriormente. Estos ríos de cabecera pueden emitir cantidades de CO_2 significativamente más grandes que los flujos desde los ecosistemas terrestres adyacentes, pero a través de patrones espacial y temporalmente complejos que dependen de factores ambientales como las características del flujo, la turbulencia y la velocidad del agua, y la disponibilidad de CO_2 disuelto proveniente desde los ecosistemas terrestres o las turberas (Schneider et al., 2020; Whitmore et al., 2021). Así, los riachuelos de páramo y su hidrología deben ser incorporados como un elemento esencial no solo desde el punto de vista hidrológico, sino también desde su rol como integradores de muchos procesos ecológicos a escala de cuenca.

La entrada de luz a los riachuelos de páramo es otra variable que fluctúa enormemente a escalas espaciales muy pequeñas, dependiendo del tipo de vegetación que los rodea y de la forma del canal. En ríos pequeños de cabecera, los pajonales pueden llegar a cubrir completamente el cauce, limitando las redes tróficas a fuentes de energía autóctonas (originadas a una distancia de la posición actual). Por otro lado, la compleja historia de vida de muchos macroinvertebrados, con larvas acuáticas y fases adultas terrestres, implica que deben existir importantes flujos de materia orgánica y energía ensamblados a través de redes tróficas que se solapan sobre estos ecosistemas. La magnitud de estos subsidios cruzados y como varían de acuerdo con las condiciones ambientales del páramo aún no han sido analizadas.

Tanto los ecosistemas acuáticos del páramo, como su interfase con los ambientes terrestres están amenazados por varias actividades antropogénicas entre las que se destacan la introducción de especies exóticas como la trucha (Vimos et al., 2015), la extracción de agua (total en muchos casos) (Rosero-López et al., 2022), la contaminación (Araújo et al., 2014), y el cambio climático. Aunque aún se necesita mucha información adicional en relación con este último factor, estudios fisiológicos y ecológicos sugieren que algunos organismos acuáticos de los ecosistemas de páramo podrían tener una mayor tolerancia a los impactos del cambio climático, en comparación con organismos de zonas bajas, especialmente porque están adaptados a los amplios rangos diarios de temperatura que caracterizan a las altas montañas tropicales (Shah et al., 2017). Sin embargo, esta mayor tolerancia no es homogénea entre los grupos y se ha demostrado que el incremento de la temperatura del agua podría afectar diferencialmente a insectos acuáticos, directamente mediante incremento de la mortalidad, o a través de efectos subletales mediados por cambios en los patrones de crecimiento.

Conclusiones

Más allá de la descripción individual de los tipos de ecosistemas presentes en el páramo del Ecuador, en este capítulo hemos querido resaltar una visión del páramo como un bioma, formado por múltiples ecosistemas que interactúan en el paisaje altoandino. Cada uno de estos tipos de ecosistemas tienen características estructurales y funcionales distintas, y en algunos casos están expuestos a amenazas antropogénicas diferentes. Por ejemplo, los incendios y la ganadería extensiva que afecta mayormente a los pajonales no influyen significativamente sobre las zonas periglaciares o sobre las turberas de páramo, mientras que el corte de drenajes y la extracción de turba afectan únicamente a estas últimas. De igual manera, la extracción de leña y la ampliación de la frontera agrícola normalmente están limitadas a las partes más bajas del páramo (línea arbórea, bosques de *Polylepis* y pajonales) que colindan con las áreas de ocupación humana. Desde esta perspectiva, creemos que esta visión de los páramos, desde el punto de vista de sus grandes tipos de ecosistema, no solo ofrece una visión más integradora del paisaje, sino que podría ser más informativa y útil para generar procesos de conservación y restauración.

En términos generales, la investigación y el manejo de los ecosistemas de páramo en el Ecuador se ha enfocado en los pajonales o en las zonas arbustivas y, en algunos casos, en los bosques de *Polylepis*. Este énfasis quizás se puede explicar por la gran extensión de los pajonales (la formación vegetal más extendida en los páramos ecuatorianos), y por la distintiva estructura y diversidad de los bosques de *Polylepis*. Sin embargo, el énfasis de la investigación en estas dos formaciones ha tenido dos consecuencias importantes. Por un lado, este enfoque tiende a enmascarar la diversidad ambiental de los páramos. Más allá de como un ecosistema abierto de pajonales, el páramo puede ser entendido como un mosaico de formaciones vegetales (pajonales, chaparros, turberas, bosques, zonas periglaciares) que no solo se diferencian en la composición de sus comunidades, sino que pueden tener patrones ecológicos y ecosistémicos fundamentalmente diferentes. En el caso del carbono almacenado en el suelo, por ejemplo, los valores típicos pueden variar entre 100 a 200 MgC ha⁻¹ en los suelos bien drenados de los pajonales, hasta más de 3000 MgC ha⁻¹ en las turberas. De igual manera, la diversidad de especies varía ampliamente entre los tipos de vegetación, dando lugar a redes tróficas notablemente diferentes.

Por otro lado, el énfasis limitado de la investigación en ecosistemas terrestres de páramo nos impide manejarlos de manera más eficiente. Por ejemplo, la literatura sobre los impactos antropogénicos en el páramo ecuatoriano está fuertemente sesgada hacia el estudio de los impactos de las quemadas, la agricultura

y la forestación, que afectan principalmente a los pajonales. Sin embargo, esta inclinación ha dejado de lado la evaluación de otros impactos que son más específicos, como la extracción de leña y los cambios en el uso del suelo que afectan a los bosques de *Polylepis*, o el drenaje y la desecación que afectan a las turberas. Desde esta perspectiva, esta revisión sugiere que un manejo más efectivo del páramo requerirá que lo miremos como un paisaje complejo e integrado por múltiples ecosistemas.

Este cambio de visión que proponemos aquí tiene varias implicaciones en términos de manejo y conservación.

Primero, requiere que comprendamos mejor la distribución, la estructura y el funcionamiento de estos ecosistemas, enfatizando en la exploración de las similitudes y las diferencias que deberían incorporarse para guiar el manejo del paisaje del páramo.

Segundo, se necesita mucha más investigación acerca de las interacciones entre estos ecosistemas y sobre cómo estas interacciones influyen sobre la capacidad del paisaje para proveer servicios ecosistémicos muy importantes. Por ejemplo, necesitamos comprender cómo estos ecosistemas se distribuyen a escala de cuenca y de paisaje, y cómo esa distribución afecta al almacenamiento de carbono y la regulación hídrica.

Y tercero, será esencial que los esquemas de conservación, manejo o restauración incorporen la idea de páramo como un paisaje con múltiples ecosistemas que funcionan y responden de diferente manera a las actividades antropogénicas y a los esfuerzos por mitigar sus efectos negativos.