

Síntesis del conocimiento sobre los efectos del cambio climático en la biodiversidad de los Andes Tropicales



Panorama Andino sobre Cambio Climático:
Vulnerabilidad y Adaptación en los Andes Tropicales

© 2012, CONDESAN, SGCAN

Secretaría General de la Comunidad Andina

Av. Aramburú - Cuadra 4, Esquina con Paseo de la República
San Isidro, Lima 27, Perú
Tel. +51 1 7106400 / Fax: +51 1 2213329
www.comunidadandina.org

Consortio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina – CONDESAN

Oficina en Lima-Perú:
Mayorazgo 217, San Borja Lima 41
Tel. +511 6189 400

Oficina en Quito-Ecuador:
Germán Alemán E 12-28 y Juan Ramírez
Tel. +593 2 2469072/073

condesan@condesan.org
www.condesan.org

Coordinación general del Estudio Panorama Andino sobre Cambio Climático:

Francisco Cuesta
Coordinador de la Iniciativa de Estudios
Ambientales Andinos
CONDESAN
francisco.cuesta@condesan.org

María Teresa Becerra
Responsable del Área de Medio Ambiente
Secretaría General de la Comunidad Andina
mtbecerra@comunidadandina.org

Se permite la reproducción de este libro para fines no comerciales,
siempre y cuando se cite la fuente.

Cita sugerida:

Báez, S., Cuesta, F., Cáceres, Y., Arnillas, C.A., Vásquez, R. 2011. Síntesis del conocimiento de los efectos del Cambio Climático en la biodiversidad de los Andes Tropicales. Serie Panorama Andino sobre Cambio Climático. CONDESAN, SGCAN. Lima-Quito.

Este documento forma parte del material suplementario del libro Panorama Andino sobre Cambio Climático: Vulnerabilidad y Adaptación en los Andes Tropicales, elaborado por CONDESAN en el marco del trabajo interinstitucional con la Secretaría General de la Comunidad Andina (SGCAN), el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), el Centro de Datos para la Conservación Universidad Nacional Agraria La Molina, Imperial College of London, el Programa Regional ECOBONA de INTERCOOPERATION, y el apoyo de la Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo (AECID) y la Agencia Suiza para el Desarrollo y la Cooperación (COSUDE). La información contenida en este documento incorpora resultados de la discusión técnica de los autores y no representa necesariamente posiciones de CONDESAN o de la Secretaría General de la Comunidad Andina o de los Países Miembros.

Síntesis del conocimiento de los efectos del Cambio Climático en la biodiversidad de los Andes Tropicales

SELENE BÁEZ¹, FRANCISCO CUESTA¹, YOLANDA CÁCERES², CARLOS ALBERTO
ARNILLAS³, ROCÍO VÁSQUEZ³

¹ Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecoregión Andina

✉ Báez: selene.baez@condesan.org; Cuesta: francisco.cuesta@condesan.org

² Universidad de Mérida, Mérida, Venezuela ✉ ykcc84@gmail.com, yolandac@ula.ve

³ Centro de Datos para la Conservación, Lima, Perú

✉ Arnillas: caam@lamolina.edu.pe; Vásquez: rocio.vasquez.jara@gmail.com

RESUMEN

El presente estudio sintetiza el conocimiento científico sobre de los efectos que el cambio climático en la biodiversidad de los Andes del Norte y Centro. Como parte del conocimiento en el tema, se resumen también las sugerencias de tales estudios en referencia a 1) Necesidades de investigación, 2) Mitigación, y 3) Resiliencia de la biodiversidad. Para lograr este objetivo se revisaron más de 100 artículos científicos publicados entre 1970 y 2010, que consideraran los efectos del cambio climático biodiversidad a escala de organismos, ecosistemas (área y línea de bosque), y cambio de cobertura y uso de la tierra. Encontramos que las plantas y los anfibios fueron el objeto de la mayoría de estudios en temas de cambio climático. No existe información publicada acerca de los efectos del cambio climático en la diversidad de aves, reptiles, insectos, y mamíferos. En lo referente a ecosistemas, no existen evidencias de desplazamiento altitudinal de la línea de bosque andina, contrario a lo documentado en otras regiones de montaña. Los modelos publicados indicaron que los páramos y las punas podrían sufrir contracciones sustanciales lo que llevaría a una pérdida de biodiversidad en general. Las proyecciones de cambio de uso de la tierra basadas en tendencias actuales previeron pérdida de hábitat y fragmentación, dando como resultado incrementos sustanciales de los impactos negativos del cambio climático en la biodiversidad. En lo que respecta a necesidades de investigación, se vió que la mayor parte de la información acerca de los efectos del cambio climático en la biodiversidad provino de artículos derivados de observaciones, y que existe muy poca información de estudios experimentales y modelamientos. Esto evidencia un vacío relevante en temas de investigación ecológica experimental en la región. Muy poco artículos tuvieron información en temas de Mitigación y Resiliencia. Concluimos que el conocimiento sobre los efectos del cambio climático en la región es todavía escaso, y virtualmente inexistente para ciertos grupos de organismos.

TABLA DE CONTENIDOS

1. ANTECEDENTES	1
2. INTRODUCCIÓN	1
3. ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS	4
BÚSQUEDA DE INFORMACIÓN Y SISTEMATIZACIÓN DE DATOS	4
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	6
ORGANISMOS	6
LÍNEA DE BOSQUE	11
ECOSISTEMAS	14
<i>Diversidad</i>	14
<i>Funcionamiento ecosistémico</i>	15
CAMBIO DE USO DE LA TIERRA Y CAMBIO CLIMÁTICO	16
5. PERSPECTIVAS DE INVESTIGACIÓN, MITIGACIÓN Y RESILIENCIA A LOS EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO	24
INVESTIGACIÓN.....	24
MITIGACIÓN	26
RESILIENCIA.....	27
6. CONCLUSIONES	32
ORGANISMOS	32
ECOSISTEMAS	33
LÍNEA DE BOSQUE	33
INTERACCIÓN DEL CAMBIO CLIMÁTICO CON LAS DINÁMICAS DE CAMBIOS DE COBERTURA Y USO DE LA TIERRA	34
7. REFERENCIAS	36
8. ANEXOS	47

Síntesis del conocimiento de los efectos del Cambio Climático en la biodiversidad de los Andes del Norte y Centro

1. ANTECEDENTES

El presente reporte corresponde al componente sobre estado del conocimiento de los impactos documentados del cambio climático en la biodiversidad de los Andes Tropicales y se enmarca en el Programa Panorama Andino sobre Cambio Climático, impulsado por CONDESAN y la Secretaría General de la Comunidad Andina. Panorama Andino está orientado a generar una evaluación a escala de la región andina sobre el estado del conocimiento, considerando vulnerabilidad, el estado de la acción, y el estado de la política en temas de adaptación y mitigación al cambio climático en los Andes Tropicales. El programa está estructurado en tres ejes temáticos: 1) biodiversidad, 2) recursos hídricos, y 3) sistemas productivos. Cada uno de estos ejes consta de tres componentes: 1) un análisis de vulnerabilidad a escala regional, 2) estudios de caso que permitan documentar el estado del conocimiento sobre cada uno de estos tres ejes, y 3) un análisis político institucional.

Este estudio se enmarca en el segundo componente de Panorama Andino. Por lo tanto, reporta el estado de conocimiento acerca de los efectos del cambio climático en la biodiversidad de la región andina, utilizando como base literatura científica y reportes técnicos. Para facilitar la síntesis del conocimiento acerca de un tema tan amplio como la biodiversidad, utilizamos tres escalas de agregación: 1) organismos, 2) ecosistemas, e 3) impactos conjuntos sobre la biodiversidad, ocasionados por el cambio climático y cambios de uso de la tierra. Finalmente, este documento identifica vacíos de información, medidas de adaptación, y lineamientos para una agenda de investigación para los países andinos.

2. INTRODUCCIÓN

Los Andes Tropicales constituyen un mosaico complejo de más de 100 ecosistemas caracterizados por tener diversidad biológica extremadamente alta (Myers et al. 2000, Josse et al. 2009). Esta biodiversidad es la base una gran variedad recursos silvestres, agrícolas, y de servicios ecosistémicos que sustentan poblaciones humanas de millones de personas que habitan la región y sus áreas de influencia (Cincotta et al. 2000). El cambio climático está generando impactos cada vez más fuertes en la diversidad biológica global (Walther et al. 2002, Walther 2003). Se proyecta que la temperatura en los Andes Tropicales aumentará entre 4.5 y 5°C hasta fines de siglo, y que habrán cambios heterogéneos en los regímenes de precipitación (Vuille et al. 2008), y que incrementará la frecuencia de eventos extremos (Ruiz

et al. 2008, Thibeault et al. 2010). Ciertamente, la biodiversidad de los Andes Tropicales será afectada por tales alteraciones climáticas.

La biodiversidad de los ecosistemas andinos posiblemente ya está siendo afectada por los cambios ambientales actuales. Hasta el momento, se ha visto que el cambio climático tiene efectos muy pronunciados en ecosistemas terrestres de altura o con temperaturas bajas crónicas, incluyendo ecosistemas montañosos, boreales, y la tundra (Pounds et al. 1999, Sala et al. 2000, Foster 2001, IPCC 2007). Se prevé que el aumento de temperatura en áreas de climas templados y polares será relativamente más alto que en áreas de clima cálido (Beniston et al. 1997, Francou 2007). Las especies de los Andes Tropicales podrían ser especialmente susceptibles a cambios en el clima debido a su historia evolutiva reciente, su alta especialización ecológica y climática, y a que sus organismos tienden a estar en densidades poblacionales bajas (Arctander y Fjeldså 1997, Schuchmann et al. 2001, Luteyn 2002). En los Andes es probable que la diversidad más amenazada por el cambio climático esté constituida principalmente por especies endémicas en ecosistemas de distribución espacial relativamente pequeña, incluyendo bosques montañosos, valles interandinos, páramo, puna y superpáramo (Sarmiento y Monasterio 1991). Igualmente, cambios en la dinámica del uso de la tierra ligados al cambio climático podrían tener fuertes impactos negativos en la biodiversidad (Young 2009).

En cuanto a las proyecciones futuras, los modelos de circulación global (GCMs por sus siglas en inglés) pronostican consistentemente un aumento de la temperatura de $3 \pm 1,5$ °C en un promedio en los Andes Tropicales (IPCC 2007). En zonas montañosas la temperatura disminuye $0,6$ °C cada 100 m de altitud, pero esta relación podría cambiar si existen aumentos en la temperatura regional, dando lugar a temperaturas más altas a cambios altitudinales menores (Ching Chen et al. 2011). Las proyecciones de los GCMs son inciertas en lo referente a cambios en precipitación. Para Ecuador y la mayoría del territorio de Colombia se espera un incremento en el promedio de la precipitación anual, de hasta 300 mm/año. Por el contrario, para el noroeste de Colombia y los Andes de Venezuela, dominados por los vientos del Caribe, se pronostican reducciones en las cantidades anuales de lluvia. Sin embargo, las discrepancias entre los 24 modelos del IPCC son muy altas, típicamente exceden el 50% (Buytaert et al. 2010).

La escasa evidencia meteorológica disponible revela varios patrones de cambio del clima en los Andes Tropicales durante los últimos 60 años. A escala espacial regional se reportan tendencias hacia el incremento en la temperatura atmosférica de $0,11$ °C/década para el período 1939-98 y de $0,34$ °C/década para el período 1974-98 (Vuille y Bradley 2000, Vuille et al. 2003). Un análisis de las tasas de precipitación entre 1950 y 1994, con información de 42 estaciones meteorológicas, no evidencia patrones regionales claros (Vuille et al. 2003). Sin embargo, este estudio encuentra una tendencia de incremento de la precipitación al norte de los 11° S (norte de Perú, Ecuador, Colombia); mientras que al sur de este paralelo y en el norte de Bolivia, la precipitación habría disminuido tanto en la época lluviosa anual, como en los totales anuales. Por otro lado, la precipitación se habría incrementado ligeramente en el altiplano peruano y el norte de Bolivia durante la temporada seca (entre junio y agosto). Estas tendencias han sido corroboradas por otros estudios que reportan cambios hacia condiciones más húmedas en Ecuador y el norte del Perú, así como una disminución de la humedad en el sur peruano (Haylock et al. 2006). También se han detectado aumentos de hasta el 2,5% de humedad atmosférica por década durante los últimos 45 años; los cuales han sido especialmente marcados en el Ecuador y el sur de Colombia, comparados con el sur del Perú, el oeste de Bolivia y el norte de Chile (0.5-1% por década) (Francou 2007).

A escalas locales también se han detectado cambios en el clima. En los últimos 42 años en casi todo el territorio del Perú se han reportado incrementos en la temperatura máxima y mínima de entre 0,2 y 0,1°C por década (Ministerio del Ambiente de Perú 2010). En los Andes de Colombia estos cambios han estado acompañados por disminuciones de la humedad ambiental (entre 0,8 y 0,6% por década), nubosidad (1,9% por década), precipitación (4% por década), y aumentos en la frecuencia de eventos de precipitación extrema (Ruiz et al. 2008). Para los páramos colombianos (4900 y 5300 msnm) se han documentado incrementos de temperaturas mínimas y máximas de 0,6 y 1,3°C por década, respectivamente (Ruiz et al. 2008). De manera similar, en el altiplano de Bolivia (>2000 msnm) se han observado, y se proyectan hasta el fin de este siglo, incrementos en la frecuencia de olas de calor, en la temperatura diurna y nocturna, disminución de días con temperaturas menores a 0°C, mayor frecuencia precipitación extrema, y mayor variación en el rango de temperatura (Thibeault et al. 2010). En zonas de bosques montanos del Ecuador (entre 2000 y 3000 msnm) también se han registrado disminuciones en la precipitación promedio anual en la década de 1980 y 1990, e incrementos en la temperatura media anual que varían entre 0,6 y 1,9°C, al comparar la década de 1990 con la de 1960 (Merino-Viteri et al. 2005). En los Andes peruanos se han detectado incrementos de precipitación en la parte norte, reducciones en la zona central, y tendencias mixtas en el sur (Perú 2010). Estos cambios en la temperatura y precipitación han dado lugar a la pérdida de glaciares (Vuille et al. 2008), lo cual afectaría la provisión de agua para la población humana en las zonas más secas de la región (Kaser et al. 2010).

Las nuevas condiciones ambientales impuestas por el cambio climático están modificando la distribución espacial y el tipo de actividades productivas de los seres humanos. Es probable que los requerimientos de uso del suelo para producción estén en conflicto con prioridades de conservación actuales y futuras (Bradley et al. 2006, Piao et al. 2010). Es posible que las actividades productivas potencien los efectos negativos del cambio climático en la biodiversidad. Los cambios de uso de la tierra tienden a fragmentar ecosistemas, lo cual disminuiría las posibilidades de las especies de colonizar o migrar hacia zonas con características climáticas adecuadas (Young 2009). Por consiguiente, las *interacciones* entre el cambio climático y cambios en el uso de la tierra necesitan ser consideradas de manera conjunta al planificar medidas de adaptación y mitigación orientadas a la conservación de la biodiversidad de la región.

Hasta el momento no existe una síntesis basada en publicaciones científicas acerca de los efectos del cambio climático en la diversidad biológica de los Andes Tropicales (ver (Herzog et al. 2011). Esta información es crítica para planificar medidas de conservación biológica, y de desarrollo social y económico que consideren adaptación y mitigación frente al cambio climático en los países de la región. Por lo tanto, *el objetivo principal de este estudio es presentar una síntesis del conocimiento de los efectos que el cambio climático está teniendo en la biodiversidad de los ecosistemas de la región de los Andes del Norte y Centro*. Esta información será útil para evaluar las tendencias de los efectos del cambio climático en la biodiversidad, e identificar de manera general los mecanismos involucrados en estos procesos. El segundo objetivo de este estudio es utilizar esta síntesis como base para identificar sesgos y vacíos de los estudios de biodiversidad, considerando tipos de organismos, ecosistemas y países en la región. Finalmente, este reporte recopila las impresiones de los investigadores que realizaron los estudios considerados en la síntesis, con respecto de 1) necesidades de investigación, 2) alternativas de mitigación, y 3) posibilidades de recuperación.

Para tener un conocimiento adecuado acerca de los efectos de factores dinámicos, como el clima, en la biodiversidad de una región ecológica, es necesario considerar varias escalas. En el presente estudio consideramos los efectos del cambio climático en rangos que van desde organismos, en su extremo más fino, hasta ecosistemas o tipos de vegetación. A escala de organismos reportamos el tipo de alteraciones que sufren los individuos de una especie dada debido a cambios en el clima (por ejemplo, mayor mortalidad). A escala de ecosistemas o tipos de vegetación utilizamos el número de especies como una medida de diversidad. Además de incluir información acerca de cambios en la diversidad de especies, presentamos información acerca de cómo estas alteraciones influirían en el funcionamiento ecológico del sistema (por ejemplo, potencial de almacenamiento de carbono, regulación de agua). En la categoría de ecosistemas y tipos de vegetación identificamos tres aspectos que merecen especial atención: 1) cambios en la línea de bosque, 2) interacciones entre cambio climático y cambio de uso de la tierra en el cambio en la distribución espacial de los ecosistemas así como en los patrones de riqueza de las especies y 3) cómo estos cambios en la estructura del paisaje repercutirían finalmente en la biodiversidad a escala de paisaje. Estos temas son tratados independientemente en este documento.

3. ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El área considerada en este estudio incluye las ecorregiones de los Andes del Norte y Centro, o Andes Tropicales. Esta zona montañosa se extiende por 1,52 millones de km², sobre los 600 m de altitud, desde Venezuela hasta Bolivia (Josse et al. 2009). En algunos casos incluimos información acerca de los Andes del Sur.

BÚSQUEDA DE INFORMACIÓN Y SISTEMATIZACIÓN DE DATOS

El estudio se realizó principalmente con información científica publicada en revistas arbitradas. Las publicaciones de revistas indexadas se obtuvieron del portal de búsqueda Web of Science, incluyendo las bases de datos de Science Citation Index Expanded con información desde 1975 a abril del 2010. La información obtenida por estos medios fue complementada con búsquedas en www.scholar.google.com. Los términos de búsqueda para obtener artículos concernientes a biodiversidad a escala de organismos fueron los siguientes:

(“climate change” OR “global warming” OR “global change”) AND Ande AND (species OR “species richness” OR “species diversity” OR “biodiversity”)*

Para las búsquedas de biodiversidad y ecosistemas, y de línea de bosque, los términos correspondientes a biodiversidad fueron reemplazados por “ecosistemas”, “línea de bosque”. El último tópico fue reemplazado por “ecosistema”, por “línea de bosque” y por “cambio de uso de la tierra y biodiversidad” para las búsquedas en estos temas. De los estudios resultantes se escogieron solamente aquellos que tuvieran información directamente relacionada con cambio climático en los Andes principalmente del Norte y Centro, y que no tuvieran un enfoque paleoecológico. Los artículos de biodiversidad de organismos fueron analizados en esta categoría siempre que el estudio tratara un organismo o grupo de organismos en particular, y no biodiversidad en general.

Los resultados fueron sistematizados en matrices de datos por tema para facilitar su análisis. Los campos contenidos en estas matrices se especifican en la Tabla 1. La información de las matrices de datos fue analizada principalmente para obtener frecuencias de los tipos de estudios realizados, factores ambientales analizados y las respuestas encontradas. Esta literatura fue complementada con estudios de libros y literatura gris que trataban la región andina explícitamente. Sin embargo estas fuentes no fueron utilizadas para cuantificar el estado de conocimiento, sino para enriquecer la discusión del estudio. Las referencias bibliográficas de la literatura analizada para este estudio están disponibles en infoandina (www.infoandina.org).

Tabla 1. Contenido de las matrices utilizadas para sistematizar la información de artículos.

Campo	Descripción
Número	Número de artículo sistematizado
Autor	Autor
Año	Año de publicación
Título	Título del artículo
Tipo de Artículo	Empírico, Teórico, Modelamiento, Modelamiento usando datos empíricos
Palabras clave	Palabras clave
Palabra clave	Una palabra que describe el tema principal del artículo (por ejemplo, regeneración)
Localidad general	Ecoregión
País	País o países en donde se realizó el estudio
Tema	Organismo, ecosistema, línea de bosque, cambio de uso de la tierra
Subtema	Tipo de organismo en que se basea el estudio: plantas, animales, biodiversidad en general
Subtema1	Tipo de organismo en detalle: arboles, hierbas, anfibios, insectos...
Tendencias de las variables consideradas	Tendencia de las variables ambientales o climáticas consideradas (por ejemplo, >temperatura)
Respuestas	Tendencia de las respuestas analizadas (por ejemplo, >mortalidad)
Recomendaciones de mitigación	Información del artículo
Recomendaciones de investigación	Información del artículo
Posibilidades de recuperación	Información del artículo
Comentarios	Particularidades anotadas por la persona que sistematizó el artículo

La información que se presenta para Venezuela proviene de los principales resultados obtenidos hasta el momento de los trabajos experimentales que se han llevado a cabo dentro del marco del Proyecto LEAF (From Landscape to Ecosystem: Across-scales Functioning in Changing Environments) (Sarmiento 2009). El objetivo del proyecto es conocer y predecir el comportamiento de diferentes ecosistemas y el desplazamiento de sus límites bajo escenarios de cambio climático. Este proyecto está financiado hasta el 2011 por el Interamerican Institute for Global Change Research (IAI) para promover investigación multidisciplinaria y el fortalecimiento de instituciones de investigación en cuatro países: Venezuela, Brasil, Argentina y Canadá.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

ORGANISMOS

Encontramos 28 artículos que analizaron el tema de cambio climático en la región de los Andes a escala de organismos. Seis de estos se llevaron a cabo en los Andes del Sur, pero fueron analizados conjuntamente con los artículos de los Andes del Norte y Centro debido a que trataban procesos de relevancia para toda la región andina. La mayor parte de los artículos estuvo basada en datos empíricos (20), mientras que los artículos basados en experimentos ecológicos e información teórica y en modelamientos, fueron la minoría. Desde una perspectiva geográfica, encontramos que casi la mitad de artículos analizados (10) presentaron información correspondiente a más de un país de la región andina. Se destacaron los esfuerzos de síntesis y meta-análisis en la región (Tabla 2).

Tabla 2. Distribución geográfica de los artículos científicos que tratan los efectos del cambio climático a escala de organismos, en el contexto de la región Andina.

Países	Número de estudios
Chile	4
Ecuador	4
Peru	3
Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia	2
Argentina	2
Chile, Argentina	2
Colombia, Ecuador, Peru	2
Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú	2
Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Chile	4
Ecuador, Peru, Bolivia	1
Peru, Bolivia	1
Venezuela	1

Los artículos abordaron 13 temas principales, siendo los más importantes la recurrencia de enfermedades, y la extinción (Tabla 3). Los temas restantes fueron tratados por uno o dos estudios científicos. En lo referente a los temas tratados, las plantas (11) tuvieron casi la mitad de estudios, seguidas por los anfibios que representaron una tercera parte de las investigaciones (Anexo 1A). Los estudios de aves, insectos e interacciones ecológicas representaron la minoría de investigaciones. La mayoría de estudios utilizaron temperatura y combinaciones de variables ligadas al cambio climático para examinar sus efectos en la biodiversidad (13 y 11, respectivamente; Anexo 1B). Una porción menor utilizó la precipitación, la estabilidad ambiental y las tasas de infección para los análisis. Los estudios encontraron 29 tipos de respuestas ecológicas al cambio climático (Anexo 1C). Las respuestas más frecuentemente fueron disminuciones en la densidad poblacional, extinción de especies, y aumentos en las tasas de contagio de enfermedades.

Tabla 3. Frecuencia de los temas tratados en los artículos científicos sobre los efectos del cambio climático en organismos.

Tema	Referencia	Frecuencia
enfermedades	[1, 21, 60, 61, 67, 80 103, 130]	8
extinción	[1, 13, 69, 88, 93, 130]	6
especies invasivas	[65, 72, 80, 81, 92]	5
diversidad de especies	[54, 64, 71, 77]	4
crecimiento	[62, 63]	2
poblaciones	[35, 60]	2
autoecología	[35]	1
endemismo	[28]	1
fisiología	[104]	1
migración	[45]	1
polinización	[115]	1
regeneración	[110]	1

Los análisis realizados en este estudio con respecto de los efectos del cambio climático en la biodiversidad a escala de organismos muestran varios aspectos acerca de nuestro conocimiento del tema en la región andina. En primer lugar el hecho de que 20 de los 28 artículos analizados tenga una aproximación descriptiva, no experimental ni de modelamiento, implica que nos encontramos dando los primeros pasos hacia descubrir el funcionamiento ecológico de los organismos de la región. Es bien conocido que los estudios de carácter empírico se utilizan para sentar las bases de investigaciones más profundas, es decir, para descubrir cuáles son los factores ambientales (o interacciones ecológicas) que afectan las funciones básicas de los organismos. Los estudios empíricos, sin embargo, deben ser complementados con aproximaciones experimentales que permitan distinguir los efectos individuales de los factores ambientales que normalmente actúan de manera simultánea en la naturaleza. Por ejemplo, no es posible conocer si incrementos en la temperatura llevarán a la colonización de especies leñosas en zonas de páramo, sin evaluar independientemente los efectos negativos de la alta radiación UV en el establecimiento de plántulas de leñosas en páramos.

La necesidad de impulsar investigación experimental en la región andina se hace más evidente al ver que solo dos estudios utilizaron este tipo de métodos para evaluar los posibles efectos del cambio climático en las especies de esta región. La información empírica y experimental es básica para construir modelos de predicción frente a cambios ambientales futuros. Los datos autoecológicos resultantes de estudios en campo y laboratorio son parámetros críticos que determinan la confiabilidad de los ejercicios de modelamiento. La frase “basura entra, basura sale”, usualmente utilizada entre modeladores, indica que la calidad de los datos ingresados en los análisis determinará, junto con la calidad del modelo, la validez de los resultados. En el caso de los Andes Tropicales, existen pocos estudios ecológicos empíricos o experimentales para las especies más comunes, que permitirían modelar sus respuestas en ambientes futuros.

Es notable que en la región andina mucha de la información acerca de los efectos del cambio climático en organismos provenga de revisiones que abarcan más de dos países (Tabla 2). En gran parte esta tendencia se debe al trabajo de investigadores en temas de conservación de anfibios. Sería importante impulsar iniciativas similares ofreciendo fondos para colaboración internacional que produzcan síntesis. Es muy probable que exista suficiente conocimiento

científico valioso en estudios que no fueron diseñados para investigar los efectos del cambio climático, pero que podrían ser utilizados con este fin. Por ejemplo, un estudio acerca de la historia natural de una especie de escarabajos reveló cambios en su distribución altitudinal que tuvieron lugar en los últimos 15-25 años (Dangles et al. 2009). Adicionalmente, algunos de los estudios que investigan cambio climático en anfibios se basan en inventarios que fueron realizados para cuantificar diversidad. Por lo tanto, además de impulsar el desarrollo de nuevo conocimiento científico, es vital impulsar la síntesis en el contexto de cambio climático. Es importante entender los mecanismos que han facilitado los estudios de síntesis en la región, para impulsar estrategias similares para otros grupos de organismos.

Los temas tratados por los estudios objeto de este trabajo (Tabla 3) indican que las enfermedades, las especies invasivas y la extinción de especies han sido temas prioritarios de investigación en las zonas andinas tropicales. Ciertamente, estas tendencias están directamente influenciadas por la predominancia de estudios acerca de las declinaciones de anfibios (Anexo 1A). Por otra parte, es importante notar que ciertos grupos de organismos, incluyendo las aves, los reptiles, los insectos, y los mamíferos han sido prácticamente olvidados en este tipo de estudios (Tabla 3). Existen evidencias de que estos animales están cambiando su comportamiento, distribución y densidades poblacionales en respuesta al cambio climático en otras zonas montañosas del mundo (Pounds et al. 1999, LaVal 2004, Hegland et al. 2010). Por lo tanto, es necesario impulsar de manera especial estudios en estos taxa en los Andes Tropicales.

La mayoría de estudios utilizaron cambios en temperatura y en variables combinadas asociadas al cambio climático para estudiar los efectos del cambio climático en organismos. Esta tendencia responde en gran parte a la disponibilidad de datos de temperatura y de modelos de cambio climático. Sin embargo, otros efectos ligados al cambio climático como cambios en la química atmosférica no han sido considerados como fuentes potenciales de pérdida de biodiversidad. Se conoce que en varias zonas montañosas del hemisferio norte las altas tasas de deposición de nitrógeno proveniente de actividades humanas (por ejemplo, uso de combustibles fósiles) promueven la extinción local de especies de plantas (Suding et al. 2005). Estos efectos negativos de los cambios en la química atmosférica han demostrado ser tanto o más fuertes que los incrementos en la temperatura (Stevens et al. 2004, Collins 2009). Se estima que en los Andes Tropicales las tasas de deposición de nitrógeno atmosférico se duplicarán desde la década de 1990 hasta el 2050 (Phoenix et al. 2006). Desafortunadamente, hay una falta casi total de estudios de biogeoquímica, química atmosférica, y estudios básicos acerca del rol que juega la limitación de nutrientes en la biodiversidad de los ecosistemas andinos (pero ver Muñoz et al. 2005). Por lo tanto, es vital incluir nuevos factores, más allá de la temperatura, en las investigaciones biológicas para proyectar futuros cambios en la biodiversidad andina.

La Tabla 4 presenta una tabulación de los factores investigados como agentes de cambio climático y sus efectos, organizados según tipo de organismo. Los anfibios, el grupo con la mayoría de estudios acerca de su potencial afectación por el cambio climático, exhiben respuestas poco consistentes. Los estudios iniciales que exploraron la declinación de anfibios en centro y sur América vincularon el éxito del hongo quítrido que infecta anfibios, a aumentos en la temperatura (Young et al. 2001, Ron et al. 2003, Daniels y Veblen 2004, Bustamante et al. 2005, Merino-Viteri et al. 2005, Pounds et al. 2006, Ruiz y Rueda-Almonacid 2008). Sin embargo, se ha puesto en tela de duda la validez de estos resultados (Lips et al. 2008), en el sentido de que el hongo quítrido sí sería responsable por la extinción de decenas de especies de anfibios, especialmente de especies en el género *Atelopus*; pero sus

efectos nocivos en las poblaciones de anfibios no habrían sido potenciado por aumentos en la temperatura y cambios en la precipitación. Por otra parte, algunos estudios indican que el retroceso de glaciares tiene el potencial de aumentar el rango de distribución de algunas especies de anfibios (Seimon et al. 2007). No obstante, las poblaciones examinadas en estos nuevos hábitats también están infectadas por el hongo quítrido, lo cual podría comprometer su persistencia en estas áreas (Seimon et al. 2007). A pesar de que existan discrepancias acerca de la potenciación de las tasas de infección del hongo quítrido por aumentos en la temperatura, está claro que la introducción de un organismo no nativo a este continente ha tenido consecuencias devastadoras para la biodiversidad. Como se discute anteriormente, el cambio climático no constituye solamente cambios en factores ambientales locales, sino que está vinculado a cambios globales dictados por actividades humanas (por ejemplo, cambios de uso de la tierra), las cuales tienen entre sus múltiples resultados el aumento en las tasas migratorias de especies. Desde esta perspectiva, cambios globales si habrían contribuido a la extinción de anfibios andinos.

Tabla 4. Factores asociados al cambio climático y frecuencias de efectos reportados, según tipos de organismos.

Tipo de organismo	Factor	Efecto	Nº de casos reportados
Anfibios	<glaciar	> densidad poblacional	1
	> tasas de infección	>tasas de extinción	2
	<humedad ambiental	>tasas de infección	1
	>precipitación	> tasas de colonización a mayores altitudes	1
	>sequía	>expansion de enfermedades	1
	>temperatura	> distribución altitudinal	1
		> tasas de infección	2
		> tasas de invasión	1
	cc	< densidad poblacional	3
		=densidad poblacional	1
		=extinción	1
		=tasas de infección	1
		> densidad poblacional	1
		>extinction	3
	>enfermedades	<densidad poblacional	1
>tasas de extinción		1	
Árboles	<precipitation	<densidades poblacionales	1
	>temperatura	<densidades poblacionales	1
		=crecimiento	1
		=distribución altitudinal	2
		=sobrevivencia	1
		>tasas de crecimiento	2
	cc	<abundancia	1
		<riqueza de especies	1
		>abundancia en la línea de bosque	1

Tipo de organismo	Factor	Efecto	N° de casos reportados
Árboles/hierbas	<predación de semillas	>tasas de colonización	1
	>disponibilidad de nutrientes	> tasas de invasión de plantas exóticas	1
	>temperatura	>competencia por polinizadores con especies nativas	1
		>esplazamiento de especies nativas	1
Arbustos/hierbas	>temperatura	<resistencia al congelamiento	1
Aves	cambio climático	< densidad poblacional	1
	>estabilidad ambiental	>endemismo	1
Epífitas	cc	>cambios en distribución y composición de especies	1
Insectos	>temperatura	<especies nativas	1
		>especies introducidas	1
	>variación de temperatura	>diversidad	1
Interacciones entre plantas-insectos	<precipitación	>tasas de infección	1
	>temperatura	>actividad de polinizadores	1
		>tasas de infección	1
Plantas	>estabilidad ambiental	>valor para la conservación de biodiversidad	1
	cc	<diversidad de especies	1
		>variación genética dentro de las especies	1

CC indica combinaciones no especificadas de factores vinculados al cambio climático.

Las plantas, en este estudio representadas por grupos de árboles, arbustos, hierbas, epífitas, y especies de plantas en general, muestran que no es posible generalizar las respuestas de este amplio grupo de organismos frente al cambio climático. Las proyecciones de cambio climático en general, y el aumento en temperatura estuvieron relacionados con cambios en la distribución y composición de especies, y menor diversidad de especies de árboles y epífitas (Tabla 4). De igual manera, temperaturas más altas incrementaron las tasas de crecimiento de los árboles (Lara et al. 2005), y redujeron la resistencia de las plantas altoandinas al congelamiento (Sierra-Almeida et al. 2009). Disminuciones en la precipitación también estuvieron ligadas a reducciones de las poblaciones de árboles. Sin embargo, en algunos casos, los estudios no detectaron cambios en el crecimiento, distribución altitudinal o supervivencia de las plantas, como una respuesta al cambio climático (Daniels y Veblen 2004). Esta falta de respuesta se explicaría por las interacciones entre variables ambientales, las cuales pueden cancelar sus efectos. Por ejemplo, se ha encontrado que aunque temperaturas más altas aumentan las tasas de crecimiento de árboles en los Andes, sus densidades poblacionales o rangos de distribución no cambiarían si existen disminuciones en las tasas de precipitación (Daniels y Veblen 2004).

En vista de que las plantas dependen fuertemente de las interacciones con animales para la dispersión de semillas y polinización, los efectos del cambio climático en estos organismos podrían tener consecuencias muy graves para el mantenimiento de la vegetación y los ecosistemas como los conocemos ahora. Se ha observado que aumentos en la temperatura

incrementarían la actividad de insectos polinizadores de una manera no lineal (Torres-Díaz et al. 2007). Por lo tanto, las plantas se beneficiarían de tales cambios hasta ciertos umbrales, pero después de esto, las tasas de polinización declinarían dramáticamente. De un modo similar, las plantas son susceptibles de parásitos y herbívoros, cuyos nichos climáticos se verían modificados por el cambio climático para tener un efecto poco predecible en la distribución de las plantas. Un ejemplo claro de este proceso es la mortalidad masiva de pinos piñoneros las cadenas montañosas del oeste de Estados Unidos. Los pinos piñoneros tienen gran resistencia fisiológica a la sequía. No obstante, períodos prolongados de sequía durante los últimos años los ha hecho susceptibles al ataque del “escarabajo de corteza” que ha diezmado las poblaciones de estos árboles en millones de hectáreas (Williams et al. 2010). De la misma manera, la sequía ha dado lugar a incendios forestales. Los efectos combinados de estas dos fuentes de mortalidad de árboles han disminuido casi el 20% del área total de bosques entre 1990 y 2008 (Williams et al. 2010).

Los estudios analizados en este reporte proyectan cambios en la diversidad y abundancia de especies de insectos y de especies de plantas exóticas (Tabla 4). Estos cambios en las densidades y composición de especies darán lugar a una gran variedad de interacciones ecológicas entre plantas e insectos (Peñuelas y Boada 2003), las cuales, al momento, son totalmente impredecibles. De manera general, se ha visto que los cambios en los factores biofísicos asociados al cambio climático alteran las interacciones entre especies de plantas y animales, incluyendo competencia, mutualismo, redes tróficas de descomposición, aumentan tasas de herbivoría y tienen efectos variables en la predación (Tylianakis et al. 2008). Estos cambios en la estructura de las interacciones podrían potenciar o disminuir los efectos del cambio climático en la biodiversidad (Tylianakis et al. 2008).

El cambio climático también podría afectar las interacciones interespecíficas y ciertos procesos ecosistémicos a través de cambios en los compuestos orgánicos volátiles (COV) (Yuan et al. 2009). Las plantas emplean COV para comunicarse con otros organismos, por ejemplo, atraen polinizadores, o controladores de plagas. Además, los COV pueden actuar como precursores de núcleos de condensación en la formación de nubes (Pöschl et al. 2010). Se prevé que los cambios en la concentración de CO₂ afecten la producción de COV. Adicionalmente, el incremento de otro contaminante, el ozono, reduciría el tiempo de vida de los COV, al acelerar su degradación (Yuan et al. 2009). Los efectos en las comunidades de estas acciones son en muchos casos inciertos (Yuan et al. 2009), la complejidad de las predicciones aumenta al considerar la forma en la que estos cambios y desacoplamientos se podrían transmitir a los distintos niveles de la cadena trófica. Por ejemplo, los cambios en la concentración de COV, así como otros cambios en la cantidad de núcleos de carbono que se producen en la Amazonía podrían afectar las precipitaciones de la región andina.

LÍNEA DE BOSQUE

Revisamos 26 artículos, de los cuales solo 17 fueron incluidos pues guardaban relación directa con respecto al tema de la línea de bosque en el contexto de cambio climático en los Andes. La mayoría de artículos estuvieron relacionados con organismos (siete), cambios en el gradiente altitudinal (cuatro). La menor parte de artículos trató temas de distribución y funcionamiento de especies (tres), diversidad (uno), paleoecología (uno) y los efectos del uso de la tierra en la distribución de la línea de bosque (uno).

La literatura analizada no permite establecer con certeza si en los Andes Tropicales existen cambios en el límite altitudinal de la línea de bosque, que puedan ser exclusivamente atribuidos a cambio climático reciente. Para la región andina, evidencias de cambios sustanciales en la distribución altitudinal de la línea de bosque debido a aumentos en la temperatura, provienen de estudios paleobotánicos que han utilizado polen para inferir la distribución de la vegetación. Investigaciones de dinámica de bosque reciente no revelan efectos claros del cambio climático.

Los estudios revisados acerca de cambios temporales en la línea de bosque indican que no hay un patrón consistente de incremento en las tasas de crecimiento de los árboles, que existe gran variación entre especies, y que las causas de los cambios registrados no son claramente discernibles (Grace et al. 2002, Walther et al. 2005). Las respuestas del límite arbóreo han demostrado ser lentas, variar entre especies, y en general, tener patrones no lineales debido a que las tendencias transicionales abruptas de vegetación están mediadas en parte por procesos de retroalimentación positiva entre el bosque y el páramo. Estos procesos parecen conferir a la línea de bosque cierto grado de estabilidad frente a cambios en el clima (Kupfer y Cairns 1996). Por ejemplo, interacciones positivas (esto es, facilitación) entre plantas pueden promover el establecimiento de ciertas especies leñosas solamente en sitios de bosque debido a una variedad de factores que podrían incluir disponibilidad de agua, pH y nutrientes del suelo, luz, temperatura, viento, fuego, compuestos alelopáticos, poblaciones microbianas, y herbivoría (Wilson and Agnew 1992, Bader et al. 2007a, Bader et al. 2007b). Mecanismos similares de retroalimentación positiva para las herbáceas de páramo son menos conocidos, pero de igual manera, podrían limitar el avance altitudinal de zonas boscosas (Kupfer y Cairns 1996). Además, se conoce que la susceptibilidad de la vegetación herbácea al fuego promueve su establecimiento y disminuye la densidad de leñosas que podrían colonizar el páramo (Bader et al. 2007a). Por lo tanto, el uso que los seres humanos dan a los páramos sería un factor adicional que limitaría el ascenso de la línea de bosque, aún cuando nuevas condiciones climáticas posibilitarían el ascenso de la línea de bosque.

Alguna evidencia empírica y experimental sugiere que el crecimiento de diferentes especies leñosas en su distribución altitudinal superior puede ser fuertemente regulado por la disponibilidad de agua (Leuschner 2000, Biondi 2001, Young y León 2007). En particular, en los Andes del Sur se ha visto que bajas tasas de precipitación (alrededor de 200 mm por año sobre los 4000 de altitud) restringen la expansión del límite arbóreo (Morales et al. 2004, Lara et al. 2005). Estos estudios encuentran una asociación positiva entre el crecimiento radial y la precipitación, pero existe variación en la magnitud y dirección de las respuestas entre especies (Young y León 2007). Por lo tanto, se podría esperar que aumentos en la temperatura sin déficit hídrico para las especies locales resultarían en incrementos en la distribución altitudinal de la línea de bosque. Por otra parte, las áreas de los Andes en las cuales se proyectan disminuciones en las tasas de precipitación podrían sufrir descensos altitudinales de la línea de bosque, a pesar de que existan incrementos en la temperatura ambiental (Daniels y Veblen 2004). Esta interacción entre dos factores críticos en la distribución de las especies hace evidente la necesidad de realizar investigaciones destinadas a conocer los efectos combinados de varios factores (Morales et al. 2004) para poder prever las consecuencias de las modificaciones de tales relaciones a causa del cambio climático.

Otra perspectiva de investigación asume que el límite del bosque está fijado por la interacción entre las presiones ambientales y las tolerancias fisiológicas de los individuos (Cavieres y Piper 2004). Los estudios en esta línea se han enfocado en la fisiología de las respuestas adaptativas de especies o grupos funcionales predominantes, es decir, de árboles. Estos

estudios han tratado de manera combinada los efectos de la temperatura, la radiación y el estrés hídrico sobre las respuestas de especies leñosas que forman el límite arbóreo en los Andes del Norte. Los resultados de estos esfuerzos han descartado la hipótesis de que las especies leñosas carezcan de mecanismos de resistencia a bajas temperaturas que les sean insuficientes para evitar daño en sus tejidos y por ende colonizar ambientes a mayor altitud. Se habla más bien, de un efecto conjunto entre las bajas temperaturas nocturnas y altas radiaciones sobre la maquinaria fotosintética lo que estaría limitando de manera significativa las tasas de asimilación y consecuentemente, pudiera generar limitaciones en el balance de carbono a mayores altitudes (Germino et al. 2002, Bader et al. 2007a, Puentes 2009, Dulhose 2010). En este contexto, un aumento en la temperatura derivado del cambio climático podría mejorar las condiciones limitantes para el balance de carbono. Sin embargo, persistiría la limitación dada por altas radiaciones (Bader et al. 2007a). Por lo tanto, no es correcto asumir un ascenso continuo de la vegetación boscosa hacia las cumbres, lo cual que implicaría el desplazamiento completo de la vegetación herbácea altoandina. Adicionalmente, aunque se han identificado algunas especies pioneras con mecanismos fotoprotectores que impiden el recalentamiento foliar (ver también (Wille et al. 2002, Ramírez et al. 2009) y la fotoinhibición, la mayoría de las especies leñosas no logra regenerarse de manera natural por encima del límite (Bader et al. 2007a, Puentes 2009). Partiendo de este último punto, distintos trabajos han planteado que sería necesaria la presencia de individuos facilitadores para posibilitar la colonización de los ambientes a mayor altitud (Bader et al. 2007b, Puentes 2009).

Se piensa que la línea de bosque está fuertemente controlada por interacciones bióticas, incluyendo relaciones entre especies de plantas, entre plantas-animales, las cuales a su vez modifican procesos biofísicos. Por lo tanto, la línea de bosque podría estar controlada por procesos autogénicos que dependen fuertemente de la composición de especies y de las interacciones entre ellas. Por ejemplo, la facilitación o efecto nodriza que tienen las especies leñosas desarrolladas en relación a plántulas de otras especies, es un tipo de interacción biótica positiva que contribuye a la resiliencia del límite arbóreo. Estas interacciones podrían hacer que la línea de bosque sea un ecotono resiliente, que cambie poco y con lentitud frente a las presiones ambientales impuestas por el cambio climático. Se ha planteado que uno de los mecanismos que inducirían el ascenso en la línea de bosque serían las interacciones de facilitación y mutualismo. Individuos de especies resistentes a altas radiaciones podrían facilitar el establecimiento de especies susceptibles en parches de especies leñosas o “núcleos de avance”. En este sentido, se reportan evidencias de que el establecimiento sobre la línea de bosque de una especie leñosa puede ser mediado por procesos locales de facilitación con otras especies arbustivas (Bader et al. 2007b, Puentes 2009). Estos mecanismos necesitan ser investigados en más detalle, al menos para las especies más comunes de los bosques altoandinos (Walther 2003, Pauchard et al. 2009, Puentes 2009). Otras interacciones interespecíficas como la polinización y la dispersión de semillas también pueden alterarse para influir en el avance o retroceso de la línea arbórea.

Por otro lado, para entender los factores que controlan la línea de bosque tropical es fundamental poder cuantificar la importancia de la interacción del uso de la tierra con la dinámica de los ecosistemas naturales. Los bosques altoandinos han estado sometidos a fuertes presiones por pastoreo, fuego, forestación con exóticas, agricultura, expansión urbana. Existen estudios que muestran que el fuego y el pastoreo en Ecuador y Colombia han estado relacionados con una disminución altitudinal del límite del bosque (Wille et al. 2002). Así mismo, se ha sugerido que lo abrupto de la línea de bosque y su localización por debajo de su potencial climático, es causada por la quema y pastoreo de los páramos (Bader et al.

2007a)(ver también (van Der Hammen 1974). De manera similar se ha visto que en Colombia y Venezuela las zonas en sucesión secundaria post-agrícola en zonas de transición entre bosque y páramo tienden a ser colonizadas por arbustos y arbolitos característicos de páramo y subpáramo, y no por especies arbóreas típicas de bosque montano (esto es, paramización) (González 2009). Por lo tanto, las actividades como el pastoreo y la agricultura cancelarían los efectos del cambio climático que promueven el aumento de los rangos altitudinales de la línea de bosque.

Aun cuando podría ser generalizado el ascenso altitudinal de la línea de bosque en función de controles climáticos, ésta tendencia sería fuertemente controlada por variabilidad regional, local y temporal, y por el legado histórico del paisaje (Holtmeier y Broll 2007). Los procesos biológicos que permitirían un ascenso en la línea de bosque incluyen: 1) supervivencia de árboles debido a menor daño físico por congelamiento, desecación y fototoxicidad, 2) supervivencia de plántulas hasta la adultez, 3) menores limitaciones fisiológicas relacionadas con el balance de carbono y mayores tasas de crecimiento (Körner 1998, Grace et al. 2002). Evidentemente, entender los mecanismos que controlan el desarrollo y mantenimiento del límite arbóreo es una tarea multidisciplinaria crítica para entender el desplazamiento de la línea de bosque, y por lo tanto, de los ecosistemas o biomas de alta montaña, bajo condiciones climáticas futuras.

ECOSISTEMAS

En la revisión bibliográfica se identificaron 14 trabajos acerca del cambio climático en los ecosistemas de la región andina. La mayoría de artículos trataron a la región en un contexto espacial global o continental. Solamente tres artículos abordaron el tema para la región andina exclusivamente.

DIVERSIDAD

Los estudios revisados indican que los cambios en la temperatura ambiental tienen el potencial de afectar la distribución y la diversidad de los ecosistemas en la región andina. Un ejercicio de modelamiento que utilizó las zonas de vida del modelo de Holdridge (IDEAM 2001) para Colombia indicó que un aumento entre 2,4 y 3,0°C de temperatura, y una reducción en las precipitaciones entre 2 y 20% (dependiendo de la región del país) dado por la duplicación de las concentraciones de CO₂ hacia el año 2100. El modelo estimó que los páramos, superpáramos y glaciares disminuirían su área entre el 90-100% de su superficie actual. De manera similar, un modelamiento global de cambios en la biodiversidad a escala de biomas que utilizó la relación especies-área (esto es, correlación positiva no lineal entre área y número de especies) para inferir cómo los cambios en el área de distribución de las especies que ocupan un ecosistema influiría en los cambios en la diversidad, indica que un aumento entre 0.8° y 1.7°C grados de temperatura implicaría una pérdida del 9-13% de especies sin capacidad de dispersión, y 22-31% para especies con capacidad de dispersarse. Para escenarios con incrementos por encima de 2°C los rangos de pérdida de especies estarían de 21-32%, y 38-52%, con y sin dispersión, respectivamente. Se esperan extinciones del 100% para el escenario de máxima temperatura cuando no hay capacidad de dispersión para plantas desde la Amazonía a los Andes (Thomas et al. 2004). El porcentaje de pérdida dependería del grupo de especies considerado, del área de del bioma, del modelo de dispersión y de la forma de ponderar entre las distintas especies de los biomas (Thomas et al. 2004). Este estudio no permite inferir cifras de pérdida de biodiversidad para la región

andina, pero hace evidente el potencial del cambio climático para cambiar la biodiversidad a escala global.

A una escala espacial gruesa, un estudio macroecológico realizado en el sur de los Andes del Ecuador combinó dos aproximaciones teóricas para investigar los efectos del cambio climático en la diversidad de polillas o mariposas nocturnas (Bendix 2010). En este trabajo se combinaron variables de diversidad provenientes de curvas especies-área, con la regla de equivalencia energética, la cual establece una relación matemática positiva entre la temperatura y la diversidad de especies exotérmicas (por ejemplo, insectos, anfibios) (Bendix 2010). De acuerdo con estas reglas, en el contexto del cambio climático, aumentos en la temperatura podrían inducir un incremento en el número de especies. Por otra parte, cambios en la temperatura podrían disminuir el área de distribución de los ecosistemas, lo cual resultaría en disminución del número de especies. Según lo reportado en este estudio, se esperaría una caída de la biodiversidad por la reducción en el área del ecosistema, pero a la vez un incremento en el número de especies por la mayor temperatura; lo que se reflejaría en tendencias distintas: la aproximación de equivalencia energética predice un incremento en la cantidad de especies del orden de 20-100%, según aumentos de temperatura de 1,8 y 6°C, respectivamente. Al mismo tiempo, para esos rangos de incremento de temperatura el modelo de especies-área predijo disminuciones de especies entre el 50% y más del 90%. Este estudio resalta la necesidad de avanzar hacia modelos mecanísticos, basados teorías básicas de la biología.

FUNCIONAMIENTO ECOSISTÉMICO

Uno de los temas de investigación más básicos sobre procesos ecológicos y el cambio climático global es conocer como los cambios en la biodiversidad influirían en la capacidad de un ecosistema de capturar e intercambiar carbono con la atmósfera. Conocer esta relación entre biodiversidad y productividad permitiría evaluar la capacidad de los ecosistemas naturales de almacenar o liberar carbono para disminuir o incrementar las concentraciones de CO₂ en la atmósfera, lo cual resultaría en mitigación o potenciación del cambio climático. Para la región andina virtualmente no existe conocimiento básico acerca de la distribución de los bancos de carbono (esto es, cantidades de carbono almacenado en suelos vs. plantas de un ecosistema), y sus tasas de recambio entre la vegetación y la atmósfera (esto es, flujos de carbono). En consecuencia, las predicciones de los efectos del cambio climático en el carbono de los ecosistemas son extremadamente generales.

Estudios paleobotánicos han demostrado la influencia de las condiciones climáticas y de la concentración de oxígeno en la atmósfera en la composición de las plantas. Se conoce que en los últimos 50000 años las zonas altoandinas de los Andes del Norte estuvieron dominadas especies de plantas con ciclo fotosintético C₄ (Cyperaceae y Poaceae) o C₃, según las condiciones climáticas alternaban entre secas-cálidas, y húmedas-frías, respectivamente (Mora et al. 2002). La predominancia de plantas C₄ durante épocas de sequía y calor obedece a la fisiología de este tipo de plantas, que les permite fotosintetizar eficazmente bajo estas condiciones, a diferencia de lo que ocurre con las plantas C₃. Sin embargo, también se reportan cambios en la composición de las especies directamente vinculados a cambios en la concentración de CO₂ atmosféricos, siendo las C₄ las principales beneficiadas de bajas concentraciones de CO₂ en la atmósfera (Boon 2001). Las plantas C₄, sin embargo, tienen tasas de productividad neta y de descomposición más lentas (Crawley 1997), lo cual influenciaría su aporte al carbono del suelo.

De manera similar, se ha reportado que el reemplazo de ecosistemas puneños por bosques montanos en el Perú podría causar un cambio sustancial en el almacenamiento de carbono total del ecosistema. Los dos ecosistemas contienen cantidades parecidas de carbono en el suelo (Zimmermann et al. 2010); sin embargo el bosque montano almacena mayor cantidad de biomasa aérea y total (Gibbon et al. 2010). Adicionalmente, es necesario comparar las tasas de acumulación y descomposición de carbono en biomasa aérea y terrestre (flujos de carbono). Sin este tipo de calibración, se podría llegar fácilmente a conclusiones erróneas acerca de los efectos del cambio climático en el carbono de un ecosistema. Por ejemplo, se proyecta que para los páramos y punas mayor aridez y temperatura ambiental incrementarían las tasas de descomposición del carbono del suelo (Buytaert et al. 2011) ver también (Pansu et al. 2007, Schmidt et al. 2008). Se conoce que en estos sistemas la cantidad de carbono del suelo esta positivamente correlacionada con la capacidad de almacenamiento de agua (Buytaert et al. 2011). Por lo tanto, menores cantidades de carbono en el suelo resultarían en menor suministro de agua a las poblaciones humanas de la región. Este es un ejemplo de cómo el cambio climático podría incidir en el funcionamiento ecosistémico, y de manera directa, en la provisión de un servicio ambiental.

En los artículos científicos revisados es evidente que la provisión de agua es un servicio ecosistémico fuertemente amenazado por el cambio climático. Incrementos en la temperatura ambiental aumentarían el potencial de las plantas de captar agua (por ejemplo, evapotranspiración), lo cual reduce la cantidad de agua del suelo. Adicionalmente, temperaturas ambientales más altas han hecho que la formación de nubes tenga lugar a altitudes mayores. La precipitación horizontal, humedad que los bosques montanos capturan de las nubes, es una fuente de agua extremadamente importante en estos ecosistemas (Tobón 2009). Se espera que la formación de nubes a mayores altitudes produzca desbalances hídricos en estos ecosistemas. De la misma manera, se conoce que en las áreas secas de los Andes las poblaciones humanas dependen fuertemente de las aguas de deshielo de los glaciares (Kaser et al. 2010), que están retrocediendo aceleradamente en los países de la región. Finalmente, es posible que los efectos del cambio climático y de la deforestación en la Amazonía afecten a la región andina. En particular, interrupciones en los procesos que distribuyen la humedad desde la Amazonía hasta los Andes podrían cambiar drásticamente los ecosistemas de estas áreas montañosas (Killeen et al. 2007, Wang et al. 2009, Bendix 2010, Pöschl et al. 2010).

CAMBIO DE USO DE LA TIERRA Y CAMBIO CLIMÁTICO

Para este componente se obtuvieron 34 artículos, de los cuales 10 tuvieron relación con cambio global, cambio de uso de la tierra y biodiversidad. De estos, tres fueron ejercicios conceptuales y siete fueron modelamientos a partir de datos empíricos. Dos de ellos se desarrollaron a escala global, dos en los Andes Tropicales, y uno para Sudamérica, los Alpes austriacos, y Sudáfrica respectivamente. Los artículos cubrieron tres subtemas: riesgo de extinción de especies (siete), dinámicas de meta-poblaciones asociadas a evaluar el riesgo de extinción (dos), y cambios en los patrones de riqueza de las especies (uno).

La severidad de los impactos proyectados dependieron del período considerado, de los modelo(s) climático(s) empleado(s), y del o los escenario(s) de emisión utilizado(s). Muchos de los ejercicios no proyectaron impactos severos hasta el año 2050, mientras que los cortes para escenarios posteriores al 2050 indicaron impactos negativos drásticos en la biodiversidad. Los escenarios de emisión de gases de efecto invernadero (SRES por sus

siglas en inglés) de la familia A1 y A2 generaron proyecciones mucho más severas que los escenarios de las familias B1 y B2. Los GCMs como el HADCM3, uno de los GCMs más utilizados, proyectan condiciones climáticas más negativas para la biodiversidad en el futuro, comparado con el CSIRO-MK2, entre otros (Vuille et al. 2008, Urrutia y Vuille 2009).

Los artículos analizados reportaron una alta sensibilidad de los sistemas de montaña a los cambios ambientales globales. Las tendencias de cambios de uso de la tierra que potenciaron pérdida de hábitat y aumentaron la fragmentación incrementaron de manera sustancial los impactos negativos del cambio climático en la biodiversidad. Los factores que afectaron la dispersión de las especies fueron 1) la cantidad y estructura de la vegetación remanente, 2) la prevalencia de bordes entre los parches de hábitat remanentes y las áreas antrópicas, y 3) el grado de conectividad del paisaje junto con la estructura y heterogeneidad de las áreas transformadas (Fischer y Lindenmayer 2007). En el caso particular de los Andes Tropicales, las matrices de extensas áreas de pastizales y cultivos interrumpen la conectividad vertical de los Andes, por lo cual disminuyen las probabilidades de dispersión de las especies. Por otra parte, las matrices del paisaje compuestas de mosaicos de parches remanentes de vegetación natural junto con sistemas mixtos de cultivos podrían mantener niveles aceptables de dispersión (Sanabria 2008). En el contexto de cambio climático y cambios de uso de la tierra la estructura del paisaje (esto es, patrones de fragmentación y conectividad de parches de hábitat remanentes) juega un papel crítico por su influencia en la capacidad de dispersión de las especies (Travis 2003, Opdam y Wascher 2004).

En los estudios analizados hubieron tres elementos claves considerados para evaluar la *sensibilidad* y la *capacidad de resiliencia* de las especies: 1) la capacidad de dispersión, 2) los caracteres ecológicos de las especies (diversidad genética, rareza, endemismo), y 3) el grado de conectividad de las poblaciones. Con respecto de estos tres temas, a continuación se presentan los resultados más relevantes de la literatura analizada.

El umbral en el cual la pérdida de hábitat ocasiona la extinción de las especies varía de acuerdo a sus características ecológicas y evolutivas. Los dos elementos claves que controlan esta relación son la *habilidad de colonización* y el *nivel de especialización ecológica*. Las especies especialistas con baja capacidad de colonización y con requerimientos ecológicos específicos (por ejemplo, hábitat, nutrientes, mutualismos) tienden a tener umbrales de extinción bajos. Por lo cual pueden ser empujadas hacia la extinción con más facilidad que especies con alta capacidad de colonizar vastas áreas y de sobrevivir en ambientes diversos (especies generalistas). En el contexto del cambio climático ligado al cambios de uso de la tierra, la reducción del área de hábitat natural y su fragmentación disminuyen la capacidad de supervivencia de especies especialistas debido a 1) su reducida capacidad de migrar hacia sus nichos climáticos y hábitats favorables, y 2) la dificultad de encontrar sus requerimientos ecológicos en las áreas dentro de los límites de su capacidad de colonización. Cabe destacar que las especies características de ecosistemas maduros no disturbados tienden a ser especialistas, y a mantener relaciones ecológicas complejas con el ambiente y otros organismos (por ejemplo, orquídeas polinizadas por ciertas especies de insectos). Por lo tanto, la biodiversidad representada en ecosistemas clímax estaría en especial riesgo de desaparecer bajo condiciones que combinan de cambio climático y cambios de uso de la tierra (Travis 2003). Evidentemente, entre las especies de ecosistemas maduros también se esperarían respuestas diversas debido a diferencias fisiológicas y ecológicas (Broennimann et al. 2006). Por ejemplo, es probable que especies que tengan relativamente amplias tolerancias fisiológicas o tasas evolutivas altas puedan adaptarse a nuevas condiciones ambientales; por lo cual su supervivencia como especie no dependerá de sus tasas de colonización hacia

nuevos ecosistemas (Jump y Peñuelas 2005, Harrison et al. 2006). Los estudios analizados también revelaron que en los sistemas de montaña los impactos del cambio climático tienden a ser más evidentes en las especies restringidas a las zonas más altas, como el páramo y el superpáramo. Estos ecosistemas naturalmente fragmentados recogen especies de distribución restringida y debido a las dificultades de migración impuestas por una matriz de ecosistemas distintos que los rodea, tienen una menor capacidad resiliencia (Dirnböck et al. 2003, Pauli et al. 2007, Young 2009).

Los estudios teóricos de (Travis 2003) resaltan la importancia de la capacidad de colonización intrínseca de cada especie respecto a su nivel de vulnerabilidad a los efectos del cambio climático. Especies con una alta capacidad de dispersión tienden a tener una mayor capacidad de resiliencia, lo cual se expresa en presentar un umbral bajo de extinción mientras que si la capacidad de colonizar un nuevo hábitat es baja el umbral de extinción es mayor. De hecho, la diferencia principal entre la pérdida de hábitat y el cambio climático está determinada por la importancia relativa de las tasas de colonización y extinción que es lo que controla las dinámicas meta-poblacionales (Travis 2003). (Opdam y Wascher 2004) en su propuesta conceptual sobre los posibles efectos combinados entre la fragmentación y el cambio climático desde una perspectiva de las dinámicas meta-poblacionales, consideran que a mayor fragmentación la densidad poblacional en los parches decrecerá junto con el porcentaje de parches ocupados debido a una distribución menos efectiva de la especie en la red de parches remanentes lo que incrementaría su probabilidad de extinciones locales.

Existen pocos estudios que investiguen de manera integrada los efectos del cambio climático y cambios de uso de la tierra en la biodiversidad en la región andina. Hasta la fecha de esta revisión, solo existe un ejercicio de modelación que integra escenarios de cambio climático junto con escenarios de uso de la tierra y umbrales de dispersión en los Andes (Feeley y Silman 2010). En este estudio se plantean cuatro escenarios distintos que generan resultados contrastantes al variar las condiciones de los factores modelados en 223 especies de árboles de la vertiente oriental de los Andes.

El primer escenario considera dispersión ilimitada, sin cambios en la cobertura y un incremento de 5°C en 100 años. Este escenario proyecta un desplazamiento vertical de los nichos climáticos en 900 m, lo que cambia el tamaño de las poblaciones entre -45% a 133% (media = 20%); es decir algunas especies se ven afectadas y otras favorecidas. El segundo escenario mantiene las mismas condiciones pero no considera dispersión. En este escenario las predicciones cambian significativamente. Todas las especies evaluadas reportan disminución sustancial de sus poblaciones, entre -53% a -96% (media= -72%). Este ejercicio resalta la gran importancia de la capacidad de dispersión y colonización de las especies para subsistir en escenarios de cambio climático. En el tercer escenario incluye deforestación y un límite superior del bosque fijo por efectos de pastoreo y quemas en ecosistemas altoandinos. En este escenario todas las especies evaluadas irrestrictamente a su distribución altitudinal promedio, reducirán considerablemente su tamaño poblacional (promedio - 74%). En este mismo escenario pero con una capacidad de migración ilimitada, las reducciones promedio proyectadas en las poblaciones de las 223 especies llegan al 59%.

Por consiguiente, los resultados del único modelamiento disponible para temas de cambio climático y cambios de uso de la tierra para la región Andina, confirman la importancia de tres factores claves tratados en estudios realizados fuera de la región: 1) la capacidad de dispersión, 2) los factores intrínsecos de respuesta de las especies andinas incluyendo la amplitud de su distribución altitudinal (especies alto-andinas se ven más expuestas) junto con

su densidad poblacional, y 3) la importancia de los cambios de uso de la tierra bajo escenarios de cambio climático. La revisión de estos estudios hace evidente que es necesario incorporar cambios de uso de la tierra en modelos de escenarios de cambio climático. La mayoría de los estudios analizados (8 de 10) consideraron escenarios donde se analiza de manera conjunta los impactos en la biodiversidad con escenarios de calentamiento global junto con escenarios cambios de uso de la tierra. No obstante, ninguno de ellos presenta un modelo acoplado donde se generen proyecciones de cambios de cambios de uso de la tierra junto con escenarios futuros de cambio climático. Este es un tema clave que está pendiente a nivel global y de manera particular en los Andes Tropicales donde ambos procesos de cambios ambientales son determinantes e igual de importantes (Sala et al. 2005, Jetz et al. 2007).

Es necesario el desarrollo de modelos que representen de manera satisfactoria las respuestas de la biodiversidad a cambios en el uso de la tierra. El desarrollo de estos modelos depende del entendimiento de los procesos subyacentes que determinan cómo las especies interactúan y responden a estos cambios ambientales. En muchos casos, y para la mayoría de especies, este conocimiento de procesos fundamentales no existe por lo que redundaría en una falta de herramientas de modelamiento apropiadas que representen esta causalidad de manera adecuada (Thuiller et al. 2008).

Tabla 5. Factores asociados al cambio climático y frecuencias de efectos reportados, según tipos de organismos.

Tipo de organismo	Factor	Efecto	Nº casos reportados
Individuos (árboles y arbustos)	< Temperatura	< Regeneración de árboles por encima del límite	1
		< Abundancia de semillas por encima del límite	1
		< Abundancia de rebrotes por encima del límite	1
		< Tasas de asimilación.	1
		< Temperatura foliar de congelamiento	1
		< Temperatura foliar de daño.	1
		> Adaptaciones morfoanatómicas contra la desecación	2
	> Temperatura	> Tasas de asimilación.	2
		> Tasa de división celular	1
		> Tasas de crecimiento	1
	< Precipitación	> Adaptaciones morfoanatómicas contra la desecación	2
		> Evasión al estrés hídrico	1
		< Potenciales hídricos en la fase de establecimiento	1
	> Radiación	> Adaptaciones morfoanatómicas contra la desecación	1
> Fotoinhibición y sobre calentamiento en hojas		2	
Estructura y función de la vegetación ecotonal	> Altitud	> Diferencias estructurales en la comunidad entre sitios de paramos lejos y cerca del treeline.	1
		> Diferencias estructurales en la	2

Tipo de organismo	Factor	Efecto	Nº casos reportados
		comunidad entre islas de bosque en el extremo superior de la zona de transición y el bosque continuo en el extremo inferior	
		< Riqueza en el estrato alto de especies leñosas	2
		< Diversidad en el estrato alto de especies leñosas	1
		> Diversidad en el estrato bajo (Hierbas, arbustos y rosetas)	1
		> Riqueza en el estrato bajo (Hierbas, arbustos y rosetas)	1
		> Diversidad en el sotobosque dentro de las islas de bosque que en el sotobosque de los bosques a menor altitud	1
		> Riqueza en el sotobosque dentro de las islas de bosque que en el sotobosque de los bosques a menor altitud	1
	> Temperatura	> Ascenso de los bosques a través de las islas de bosque como núcleos de avance en páramo abierto	1
	< Precipitación	> Cambios ecológicos rápidos y abruptos	1
	> Radiación	> Limitación para establecimiento de árboles sobre la línea de bosque	3
	> Pastoreo	< Regeneración de los bosques y del límite	2
	> Tasas de deposición de nitrógeno	> Tasas de crecimiento en la línea de bosque	1
Ecosistemas Boscoso	>Altitud	< Altura de los árboles	1
		< Crecimiento basal	3
		< Densidad de tallos	2
		< índice de área foliar (no lineal)	1
		< pH	1
		< Ca	1
		< K	1
		< Mg	1
	> Temperatura	> Altitud del bosque nublado	2
		= Distribución altitudinal	1
		> Humedad absoluta superficial	1
	< Precipitación	< Densidad poblacional	1
Cambios bióticos en la comunidad		1	
> Pastoreo y Agricultura	> Paramización	1	
Interacciones planta-planta	> Altitud	> Importancia de las interacciones bióticas locales (interferencia, competencia y en especial facilitación)	1
		La competencia no es una limitación importante para el establecimiento de plántulas.	1

Tipo de organismo	Factor	Efecto	Nº casos reportados
	> Temperatura	> Desplazamiento de especies nativas	1
	> Radiación	> Mecanismos de retroalimentación positivos entre la vegetación (facilitación)	2
	> Disponibilidad de nutrientes	> Entrada de especies invasoras	1
	> Pastoreo	> Entrada de especies invasoras	1

Tabla 7. Sugerencias de Mitigación, Investigación y Posibilidades de recuperación propuestas por los estudios relacionados con línea de bosque. Los Autores se los detalla en las Referencias.

Mitigación	Investigación	Autor
-	Investigar interacciones bióticas en especial los procesos de facilitación en los que se involucran las especies leñosas	[25]
-	Investigar los principales limitantes para el establecimiento de plantas leñosas sobre la línea de bosque (e.g. limitación hídrica o nutricional, radiación).	[25]
-	Estudiar proceso de retroalimentación positiva en ecotonos	[90]
-	Integración de varias escalas de análisis para mejorar los modelos de las causas de los patrones espaciales de distribución y la dinámica altitudinal de la línea de árboles en el trópico	[34, 90]
-	Investigar la ecología de semillas (producción, dispersión y germinación) en las zonas ecotonales, para determinar su importancia como filtros en la colonización y establecimiento de leñosas	[90]
-	Analizar explícitamente la estructura de la comunidad de plantas a lo largo de la línea de bosque para inferir procesos dinámicos La integración multidisciplinaria incluyendo ecofisiología, experimentación, modelamiento, para entender mejor la influencia de los factores que determinan la dinámica en la línea de bosque tropical Analizar la relación entre la estructura de la vegetación y la heterogeneidad ambiental en la línea de bosque, enfocándose en suelos y clima Establecer programas de investigación de larga duración	[91]
	Futuras investigaciones son necesarias en referencia a los mecanismos que operan y causan daños a nivel foliar como resultado de los altos niveles de radiación en alta montaña tropical	[4, 33]
Bajo	-	[107]
-	Análisis a escalas espaciales menores, y considerar aspectos meteorológicos, a largo plazo, en las zonas de transición entre páramo y bosque naturales e intervenido	[34]
-	Evaluar funcionamiento ecosistémico en zonas de transición, intervenidas, áreas de paramización. Evaluar vulnerabilidad	[34]
	Investigación experimental enfocada a detectar aspectos de invasión de especies (por ejemplo, factores determinantes, impactos e implicaciones para la conservación) a diferentes escalas	[81]

Tabla 6. Sugerencias de Mitigación, Investigación y Posibilidades de recuperación propuestas por los estudios analizados.

	Mitigación	Investigación	Posibilidades de recuperación	Referencia
Anfibios	Promover la conservación ex situ	Identificar factores individuales, parte del cambio climático y de actividades humanas, que puedan causar extinción. Mejorar el conocimiento ecológico	-	[60]
	Reducir emisiones de CO2	-	-	[88]
	Tomar medidas de bioseguridad para prevenir la entrada de especies exóticas	-	-	[92]
	Promover la conservación ex situ	Financiar investigación en América Latina	Bajas	[130]
	Mejorar la comunicación entre científicos y conservacionistas	Tener guías de identificación de animales		
	Diseminar información científica a audiencias no científicas	Mejorar la infraestructura para la investigación (museos, laboratorios, bancos de tejido)		
	Protección de anfibios de actividades antropogénicas.	Fortalecer instituciones de América Latina para hacer investigación		
	Establecer prioridades de investigación para dar a los conservacionistas y políticos información para tomar decisiones	Conducir investigación multidisciplinaria entre herpetólogos, limnólogos, toxicólogos y climatólogos.		
Aves	Controlar cambios de uso de la tierra en áreas con altamente pobladas y con endemismo	-	-	[28]
	-	Identificar factores individuales, parte del cambio climático y de actividades humanas, que puedan causar extinción. Mejorar el conocimiento ecológico	-	[77]
Interacciones entre plantas-insectos	-	Investigar los eventos históricos de ataques de insectos	-	[80]
	-	Conducir estudios de monitoreo de larga duración y estudios experimentales.	-	
Epífitas	Disminuir cambios de uso de la tierra	Identificar factores individuales, parte del cambio climático y de actividades humanas, que puedan causar extinción. Mejorar el	Buena	[135]

	Mitigación	Investigación	Posibilidades de recuperación	Referencia
		conocimiento ecológico		
Plantas	-	Áreas ambientalmente estables deben tener una mejor caracterización de su biodiversidad. Planificar la conservación de estas áreas.	-	[53]
	-	Diversidad genética de plantas en los Andes	-	[71]
Trees	Controlar los efectos de cambios de uso de la tierra, pastoreo y fuego	Investigar sinergias entre temperatura, fuego, disminuciones en la precipitación, pastoreo	Buena	[110]
Trees/herbs	-	Evaluar los impactos causados por especies no nativas y sus implicaciones para la conservación	-	[81]
Trees/herbs	Evitar introducción y dispersión de especies durante experimentos	Estudios experimentales. Los factores responsables por la introducción de especies		
Trees/herbs	Mejorar la comunicación entre científicos y manejadores	Detección y análisis de los patrones de invasión a múltiples escalas		

Finalmente, con respecto a las características genéticas, se espera que para poblaciones relativamente continuas, la adaptación a climas más calientes sea apoyada por el flujo genético de las poblaciones que se encuentran actualmente en regiones más cálidas dentro de su rango de distribución; en cambio, para poblaciones aisladas, el flujo génico de poblaciones vecinas se verá disminuido. Por lo tanto, la respuesta de poblaciones aisladas a los cambios climáticos dependerá de la cantidad de genes asociados a variabilidad climática contenidos en estas poblaciones. Si la población contiene una variabilidad considerable de las características morfológicas y fisiológicas que determinan las respuestas de las especies al clima, las poblaciones tienen una mayor posibilidad de tener una mayor tolerancia de cambios en el clima que si fueran genéticamente menos variables (Jump y Peñuelas 2005). Sin embargo, al expandirse los frentes de deforestación en las zonas bajas de los Andes o al ser las primeras poblaciones en sufrir extinciones locales por efectos del cambio climático, es posible que se esté perdiendo variabilidad genética asociada a promover procesos adaptativos a nuevas condiciones y que, en general, se reduzca la diversidad genética de la especie haciéndola menos resiliente.

5. PERSPECTIVAS DE INVESTIGACIÓN, MITIGACIÓN Y RESILIENCIA A LOS EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO

INVESTIGACIÓN

En las Tablas 5, 6 y 7 se resumen las recomendaciones de investigación presentadas en los artículos analizados para esta revisión. La mayoría de recomendaciones están orientadas a mejorar el conocimiento sobre las respuestas de las especies frente a cambios en el clima. Estas afirmaciones complementan el panorama que ofrece el presente estudio al mostrar que no existe información básica acerca de los organismos más comunes de los Andes Tropicales. Para los Andes del Sur, por ejemplo, encontramos algunos estudios sobre *Nothofagus pumilio*, un árbol común en los bosques de estas zonas. Para los ecosistemas de los Andes del Norte y Centro no encontramos estudios que investiguen como aspectos ecológicos básicos (por ejemplo, nicho termal y pluvial) de las especies de árboles o herbáceas más comunes de estos ecosistemas podrían ser afectados por el cambio climático. Esta falta de información es un vacío crítico que limita la capacidad de incrementar el grado de complejidad de los estudios ecológicos, y por lo tanto, predecir los efectos del cambio climático a escala de ecosistemas.

Otro tema de investigación mencionado como prioritario en la literatura analizada incluye conocer los efectos individuales de varias actividades humanas en las especies silvestres, y distinguirlos de los efectos del cambio climático. Para los anfibios en particular, se sugiere que la contaminación, la destrucción de hábitats naturales, introducción de especies exóticas, y la extracción de especies útiles pueden haber interactuado para resultar en los patrones de extinción observados (Bustamante et al. 2005, Angulo 2008). Es muy probable que estos factores afecten también a otros grupos de organismos, incluyendo otros vertebrados y plantas. Es de vital importancia distinguir los efectos del cambio climático de otras influencias humanas en el ambiente para poder implementar acciones de mitigación

orientadas a solucionar la fuente correcta de los problemas, y no atribuir erróneamente al cambio climático cambios en la biodiversidad.

En lo que se refiere a la línea de bosque, es necesario vincular estudios de paleoecología, ecología, fisiología y sensores remotos para tener un entendimiento mecanístico de los factores que determinan la línea de bosque, que vaya más allá de describir patrones de distribución. Otros aspectos que merecen especial atención en este tema incluyen 1) el rol de la limitación nutricional por bajos contenidos de nutrientes (Stöhr 2007, Sarmiento 2009) y la dificultad de establecer micorrización como consecuencia de bajas temperaturas (Stevens y Fox 1991, Grace et al. 2002, Haselwandter 2007), y 2) el aumento en las tasas de deposición de nitrógeno atmosférico que han estimulado el crecimiento de ciertas especies de árboles en la línea de bosque en otras zonas montañosas (Grace et al. 2002). Tomando como base estos estudios vinculados a la línea de bosque, es evidente que un tema poco discutido en la literatura se refiere a los mecanismos que controlan los límites entre ecosistemas boscosos. El estudio de estos otros límites, los mecanismos que los definen y los cambios en su distribución podría dar luces para entender como dichos límites puedan comportarse en el futuro.

Evidentemente, si hay vacíos en el conocimiento ecológico básico, no existen las bases para desarrollar investigaciones que aborden temas más complejos. Por ejemplo, no tenemos un conocimiento adecuado de las posibles influencias del cambio climático en la composición de especies a escalas de ecosistema o paisaje. Los cambios en la composición están ligados a cambios en las interacciones, que a su vez pueden alterar radicalmente la estructura y funcionamiento del ecosistema. Por ejemplo, se ha visto que la invasión de arbustos en herbazales tiene el potencial de aumentar o disminuir la capacidad del ecosistema de capturar carbono, y por lo tanto influir en su capacidad de proveer servicios ecosistémicos (Knapp et al. 2008). De igual manera, la falta de información básica limita la capacidad de desarrollar modelos matemáticos predictivos. Se ha visto que modelos que toman en cuenta herbivoría predicen resultados muy distintos a los que no toman en cuenta esta interacción entre plantas y animales (Körner 2005). Para este estudio se encontraron menos de 10 artículos acerca de temas que vinculen biodiversidad y ecología de ecosistemas exclusivamente para la región andina. No existe información acerca de las relaciones entre biodiversidad y productividad. De igual manera, no se conoce como los cambios en las concentraciones de CO₂ y nitrógeno atmosférico influirán en la biodiversidad de los Andes. En consecuencia es importante fortalecer la investigación básica para desarrollar modelos predictivos que predigan condiciones futuras apegadas a la realidad.

En cuanto a las relaciones del impacto en ecosistemas y patrones de biodiversidad asociados a los cambios de cobertura y uso de la tierra es prioritario generar información sobre los umbrales de dispersión y migración potencial de las especies (Thuiller et al. 2008). Esta información es clave para el desarrollo de modelos de impactos que incorporen criterios autoecológicos. Es importante también, el desarrollo de modelos acoplados que integren escenarios de cambios de uso de la tierra con cambio climático para comprender y evaluar mejor el impacto de la fragmentación en poblaciones sometidas a estrés climático. En este contexto, es fundamental comprender el rol de la diversidad genética de las poblaciones y cómo esta diversidad puede apoyar procesos de adaptación de poblaciones a escala locales (Jump y Peñuelas 2005).

Evidentemente, una estrategia para mejorar el conocimiento sobre los impactos del cambio climático en la región Andina es impulsar la investigación en los países de la región. Se ha

visto que la síntesis de estudios científicos no publicados ha sido un aporte muy valioso al conocimiento de los anfibios y su estado de conservación en la región andina. Los programas de becas de estudios de postgrado en el exterior, la colaboración entre ONGs y centros de investigación, y la instalación de estudios ecológicos de larga duración podrían ser una alternativa favorable para institucionalizar programas de investigación biológica en estos países. En particular, la Red de Estudios Ecológicos de Larga Duración de Estados Unidos de América ha impulsado la creación de una red Internacional asociada (<http://www.ilternet.edu>), que ha servido como la base para la formación de científicos en países en vías de desarrollo, intercambio de conocimiento e información entre varios países. Impulsar la entrada de los países andinos a una red de este tipo sería un impulso crítico a la creación de conocimiento ecológico en la región. De la misma manera, es importante promover la institucionalización de iniciativas de monitoreo ecológico a largo plazo, incluyendo RAINFOR (Amazon Forest Inventory Network), GLORIA (Global Observation and Research Initiative in Alpine Environments) y CORFOR (Cordillera Forest Dynamics Network) que actualmente monitorean la dinámica de la vegetación a través de parcelas permanentes en varios países andinos. La articulación de redes de investigación con los programas nacionales ministeriales y centros de investigación podría permitir delinear acciones concretas de mitigación y adaptación en la región.

Finalmente, es necesario impulsar la publicación de la producción científica en la región en revistas indexadas. Existen muy pocas revistas científicas que publiquen regularmente en América del Sur, y su acceso en línea es extremadamente limitado. Para mejorar esta situación, se podrían ofrecer fondos orientados a la publicación de artículos científicos basados en reportes técnicos o tesis. Estas actividades además tendrían el valor agregado de mejorar la experiencia académica de científicos jóvenes, y aumentaría la competitividad de los investigadores de la región. Estas estrategias serían la base para tener información sobre la cual definir líneas de acción futuras para manejar la biodiversidad de la región.

MITIGACIÓN

En la literatura revisada se propusieron pocas medidas de mitigación del cambio climático a escala de organismos. De estas medidas destacan 1) controlar el cambios de uso de la tierra como una forma de proteger los hábitats naturales de las especies, 2) mejorar la comunicación entre científicos y tomadores de decisiones para gestionar la conservación de especies amenazadas, 3) establecer normas estrictas de bioseguridad para disminuir las posibilidades de introducción de especies exóticas y enfermedades que podrían atacar a las especies silvestres, y 4) fomentar la conservación ex-situ (Tablas 6 y 7).

En el contexto ecosistémico, que incluye cambios en la distribución de ecosistemas bajo condiciones ambientales futuras, e interacciones entre cambio climático y cambio de uso de la tierra (Tablas 7, 8), hubo mayor cantidad de recomendaciones para mitigar los efectos adversos del cambio climático en la biodiversidad. De manera general, se sugiere la planificación de estrategias de conservación a escala ecosistémica. En particular se sugiere considerar las características estructurales de paisaje para maximizar la conectividad entre ecosistemas. Se espera que mayor conectividad permita a las especies migrar hacia nichos climáticos adecuados. De igual manera, mayor interconexión entre ecosistemas disminuiría la erosión genética y daría a las poblaciones de especies un mejor potencial para adaptarse y evolucionar en los nuevos ambientes.

Otras recomendaciones incluyen 1) enfatizar en el manejo de grupos funcionales sensibles, especies claves, y biomas sensibles, 2) establecer bosques de especies "neo-nativas" en los lugares en los que estaban en el pasado pero en los que no se encuentran ahora, 3) manejar los usos de la matriz para mejorar la conectividad entre ecosistemas, 4) reubicar poblaciones sensibles, 5) favorecer el intercambio genético para incrementar la variabilidad genética de las especies (Heller y Zavaleta 2009).

RESILIENCIA

En la mayoría de artículos revisados no se evalúa la resiliencia o capacidad de recuperación de la biodiversidad a escala de organismos o ecosistemas (Tablas 5, 6 y 7). Para los anfibios se sugieren posibilidades de resiliencia bajas, debido a que son el grupo de organismos en los cuales las tasas de extinción y declinación poblacional han sido relativamente bien documentada. Al contrario, se sugiere que los árboles y las epífitas tendrían tasas aceptables de resiliencia. Posiblemente debido a la plasticidad morfológica y fisiológica que caracterizan a las plantas en general, y, en el caso de los árboles, a su mayor capacidad de resistir condiciones adversas (Petit y Hampe 2006). En lo referente a la línea de bosque, solo un artículo menciona que este ecotono tendría resiliencia baja, debido a la baja tasa de regeneración de la vegetación que se ha observado después de disturbios: aunque este resultado sería cuestionable en condiciones de protección contra disturbios ocasionados por actividades humanas (Kintz et al. 2006).

Al considerar la biología de las especies de manera general surgen algunos patrones a cerca de los patrones de resiliencia. Por ejemplo, las especies generalistas, adaptadas a hábitats disturbados y con mayor capacidad de dispersión tendrían mejores posibilidades de persistir bajo condiciones de cambio climático. Por ejemplo, existe evidencia de que durante los períodos glaciares la persistencia de ciertas especies de aves estuvo más asociado a su capacidad de seguir sus nichos climáticos que de cambiar sus hábitos o su nivel de especialización (Hawkins et al. 2006). Por otra parte, las especies con bajas densidades poblacionales o poca diversidad genética tendrían grados de resiliencia más bajos.

Finalmente, al considerar la distribución de las especies y ecosistemas en el paisaje surgen otros criterios para evaluar la resiliencia. Por ejemplo, las especies de ecosistemas de rangos geográficos restringidos y aislados (por ejemplo, superpáramo) serían especialmente vulnerables al cambio climático por la falta de oportunidades de migración para seguir condiciones climáticas adecuadas. Cabe recalcar que el grado de resiliencia de las especies estuvo fuertemente influenciado por la severidad del modelo de cambio climático utilizado; los modelos más severos dieron lugar a menor resiliencia.

Tabla 8. Sugerencias de Mitigación, Investigación y Posibilidades de recuperación propuestas por los estudios analizados en el tema de cambios de uso de la tierra y cambio climático.

	Mitigación	Investigación	Posibilidades de recuperación	
Cambios en los patrones de riqueza de las especies	En el contexto de los Alpes se sugiere el mantenimiento de los sistemas dominados por herbáceas ya que pueden proveer de refugio para las especies que se ven desplazadas por el incremento de los ecosistemas boscosos	Cual es la importancia de la disponibilidad de agua (micronichos) en escenarios más secos y calientes para las plantas alpinas? Las estrategias evolutivas de forma de vida son claves para entender diferentes respuestas	Variable según la biología de las especies. Variable a través del tiempo y según el escenario de cambio climático utilizado	[24]
		Desarrollar modelos mecanísticos que pueden recoger mejor los impactos del cambio climático en la biodiversidad de manera de incorporar las posibles respuestas fisiológicas/ecológicas de las especies a estos efectos y los de uso de la tierra	La mayoría de especies es moderadamente sensible al cambio climático. Variable según la biología de las especies y el tamaño de su distribución geográfica	
Dinámicas de meta-poblaciones asociadas a evaluar el riesgo de extinción	Incrementar la conectividad y la permeabilidad del paisaje	Caracterizar los umbrales de dispersión de diferentes juegos de especies	Variable según la biología de las especies. Media o alta para especies generalistas con alta capacidad de dispersión. Mucho depende del grado de severidad de los escenarios de cambio climático y cambios de uso de la tierra	[116]
	Conservar la diversidad genética entre las diferentes poblaciones del rango de distribución de una especie	Investigar si diferentes configuraciones del habitat (esto es, agrupaciones de parches conectados) incrementa la probabilidad de que las especies cambien sus rangos de distribución como una respuesta al cambio climático	-	

	Mitigación	Investigación	Posibilidades de recuperación	
	-	Analizar si existen respuestas de adaptación diferenciadas entre las poblaciones de una especie a lo largo de su rango de distribución	-	
	Impulsar la recolonización a través de paisajes altamente interconectados con respecto de hábitats naturales	Explorar los incrementos en el área, los párces y elementos conectivos necesarios para mantener metapoblaciones	Mediana o alta para metapoblaciones spp	[78]
	Cambios en estrategias de conservación, de áreas protegidas a redes en el paisaje que conectan áreas protegidas con zonas medianamente intervenidas.	Determinar la importancia de parches críticos y agrupaciones densas de parches pequeños en redes a escala de paisaje para la resiliencia de metapoblaciones a disturbios de gran escala.	Baja para poblaciones pequeñas y aisladas	
		De qué manera las dinámicas metapoblaciones influyen la variación en presencia-ausencia y abundancia de las especies en el tiempo y espacio?		
	Reemplazar el enfoque orientado a la conservación de especies por las condiciones del paisaje para la biodiversidad	Investigar las posibilidades de cuantificar la importancia de la configuración del paisaje para definir los requerimientos mínimos de área de parche requerida en relación al tamaño de las redes de paisaje	-	[78]
Riesgo de extinción de especies	Vincular el valor de la biodiversidad con los servicios ecosistémicos y el bienestar de la población humana	Identificar si es posible sacar conclusiones que puedan ser aplicadas entre diferentes tipos de taxa sobre las respuestas y los impactos en la biodiversidad por efectos del cambio climático y cambios de uso de la tierra.	Baja para especies con poblaciones pequeñas. El riesgo de extinción está en función de la abundancia específica de las poblaciones.	[12]
	-	Incorporar variables de cambios de uso de la tierra será necesario para entender	-	[44]

	Mitigación	Investigación	Posibilidades de recuperación	
		como la biodiversidad responderá al cambio climático		
	Extender rápidamente la red de áreas protegidas en los trópicos para prevenir el decrecimiento de las poblaciones y la extinción de especies.	Hacer estudios a escalas amplias que desarrollan modelos individuales para especies mientras exploran la sensibilidad de los resultados a los supuestos del modelo y los métodos aplicados	-	[49]
	Vincular el valor de la biodiversidad con los servicios ecosistémicos y el bienestar de la población humana	Desarrollar modelos mecanísticos que pueden recoger mejor los impactos del cambio climático en la biodiversidad de manera de incorporar las posibles respuestas fisiológicas/ecológicas de las especies a estos efectos y los de uso de la tierra	-	
	Mantener la diversidad genética dentro de las poblaciones porque mejora su habilidad de adaptarse a cambios ambientales futuros.	Cambios potenciales del cambio climático en la diversidad genética dentro de las poblaciones	Baja para especies raras y poblaciones aisladas (por ejemplo, especies en cumbres andinas) por la baja conectividad y rangos geográficos restringidos	[51]
	Reducir la distancia entre remanentes naturales	Interacciones entre niveles de adaptación local de las poblaciones y el cambio climático, ¿Qué especies tienen una mayor posibilidad de adaptación y que otras más vulnerabilidad de extinción?	-	
	Modificar prácticas de cambios de uso de la tierra sobre la línea de bosque, que permiten facilitan la adaptación hacia mayores altitudes de las especies que ahora se encuentran bajo la línea de bosque	-	Variable según la biología de las especies.	[26]
	Disminuir las tasas de deforestación	-	-	

	Mitigación	Investigación	Posibilidades de recuperación	
	Impulsar proyectos REDD y MDL	-	-	
	Implementar sustancialmente la extensión de áreas protegidas en lugares estratégicos que favorezcan la migración altitudinal y su conectividad vertical	Reducir la incertidumbre inherente en los GCMs.	-	[8]
	-	Mejorar los modelos de cambios de uso de la tierra	-	
	-	Utilizar varios GCMs en lugar de solo uno.	-	[8]

6. CONCLUSIONES

A continuación se resumen los principales impactos, fuentes de incertidumbre y vacíos de conocimiento. Esperamos que estas ideas sean útiles para delinear acciones investigación, mitigación y adaptación para los Andes Tropicales.

ORGANISMOS

- La mayoría de artículos trató temas relacionados a recurrencia de enfermedades y extinción de especies.
- Las plantas y los anfibios fueron el objeto de la mayoría de estudios en temas de cambio climático.
- No existe información publicada acerca de los efectos del cambio climático en la diversidad de aves, reptiles, insectos, y mamíferos. Es necesario impulsar investigaciones acerca de estos grupos de organismos.
- La mayor parte de la información acerca de los efectos del cambio climático en la biodiversidad proviene de artículos derivados de observaciones, existe muy poca información de estudios experimentales y modelamientos. Esto evidencia un vacío relevante en temas de investigación ecológica experimental en la región.
- Los impactos del cambio climático se resumen en disminuciones en la densidad poblacional, extinciones locales de especies, y aumentos en las tasas de contagio de enfermedades.
- No existe artículos que demuestren que en los Andes estén ocurriendo procesos locales de adaptación ocasionados por las anomalías climáticas.
- La temperatura fue el factor ecológico ligado al cambio climático evaluado con más frecuencia posiblemente por la disponibilidad de datos; otros efectos ligados al cambio climático como cambios en la química atmosférica no han sido considerados como fuentes potenciales de pérdida de biodiversidad.
- Mucho del conocimiento actual proviene de estudios de síntesis de información de varios países andinos, y no de estudios que hayan sido diseñados para evaluar efectos del cambio climático en la biodiversidad. Por lo tanto, una manera de incrementar el conocimiento sobre el tema, sería impulsar estudios de síntesis en la región.
- Una prioridad es el desarrollo y validación de modelos climáticos regionales que incorporen, de mejor manera los modelos globales de circulación disponibles actualmente y las condiciones topográficas de los Andes (Buytaert et al. 2009, 2010) así como mejorar la red hidrometeorológica andina.

ECOSISTEMAS

- Los impactos documentados en las publicaciones revisadas se concentran en dos grandes temas, el desplazamiento de los sobres climáticos de los biomas andinos y sus posibles alteraciones en la biodiversidad que albergan, y cambios asociados a impactos en el ciclo hidrológico.
- Los páramos y las punas podrían sufrir serios procesos de contracción lo que induciría probables procesos de extinción de especies y pérdida de biodiversidad en general. Los modelamientos de los efectos del cambio climático en la extensión de los ecosistemas alto andinos (superpáramos) podría disminuir en un 100%
- Un modelamiento de cambios en biodiversidad en escenario de aumento de temperatura de 0,8 y 1,7 °C indica una pérdida entre el 9-31% de especies, considerando dispersión y la falta de esta, respectivamente.
- No existen estudios regionales que den información acerca de cambios en los bancos de carbono
- La provisión de agua es un servicio ecosistémico fuertemente amenazado por el cambio climático en la región andina. Incrementos en la temperatura ambiental aumentarían el potencial de las plantas de captar agua (por ejemplo, evapotranspiración), lo cual reduce la cantidad de agua del suelo. Adicionalmente, temperaturas ambientales más altas han hecho que la formación de nubes tenga lugar a altitudes mayores y por lo tanto, existen cambios en la altitud de la captación de la lluvia horizontal.
- Las condiciones de suelos más secos y calientes podrían tener un impacto grande en la descomposición y reciclaje del carbono orgánico del suelo, disminuyendo considerablemente su actual capacidad de almacenar y acumular carbono de los páramos y bofedales/humedales altoandinos. Estas alteraciones podrían tener implicaciones grandes en la productividad de los ecosistemas así como en posibles alteraciones en la capacidad de regulación hídrica.

LÍNEA DE BOSQUE

- En cuanto a la línea de bosque los casos documentos en los Andes no proveen de evidencia suficiente para afirmar que existe un desplazamiento de la línea de bosque contrario a lo documentado en otras regiones de montaña (esto es, Pirineos, Alpes). Es necesario el desarrollo de programas de investigación de mediano y largo plazo que combinen factores mecanísticos y fisiológicos.
- Para entender los factores que controlan la línea de bosque es importante considerar la interacción del uso de la tierra con la dinámica de la vegetación. Se ha sugerido que lo abrupto de la línea de bosque y su localización por debajo de su potencial climático, se debe a retroalimentación positiva causada por la quema y pastoreo de los páramos.

INTERACCIÓN DEL CAMBIO CLIMÁTICO CON LAS DINÁMICAS DE CAMBIOS DE COBERTURA Y USO DE LA TIERRA

- Muchos de los ejercicios no proyectaron impactos severos hasta el año 2050, mientras que los cortes para escenarios posteriores al 2050 indicaron impactos negativos drásticos en la biodiversidad.
- Los escenarios de emisión de gases de efecto invernadero (SRES por sus siglas en inglés) de la familia A1 y A2 generaron proyecciones mucho más severas que los escenarios de las familias B1 y B2. Los GCMs como el HADCM3, uno de los GCMs más utilizados, proyectan condiciones climáticas más negativas para la biodiversidad en el futuro, comparado con el CSIRO-MK2, entre otros.
- Los artículos analizados reportaron alta sensibilidad de los sistemas de montaña a los cambios ambientales globales. Las tendencias de cambios de uso de la tierra que potenciaron pérdida de hábitat y aumentaron la fragmentación incrementaron de manera sustancial los impactos negativos del cambio climático en la biodiversidad. Los factores que afectaron la dispersión de las especies fueron 1) la cantidad y estructura de la vegetación remanente, 2) la prevalencia de bordes entre los parches de hábitat remanentes y las áreas antrópicas, y 3) el grado de conectividad del paisaje junto con la estructura y heterogeneidad de las áreas transformadas
- El umbral en el cual la pérdida de hábitat ocasiona la extinción de las especies varía de acuerdo a sus características ecológicas y evolutivas. Los dos elementos claves que controlan esta relación son la *habilidad de colonización* y el *nivel de especialización ecológica*. Las especies especialistas con baja capacidad de colonización y con requerimientos ecológicos específicos (por ejemplo, hábitat, nutrientes, mutualismos) tienden a tener umbrales de extinción bajos.
- Se espera que el cambio climático induzca una migración altimétrica de plantas y animales para mantener sus nichos bioclimáticos. Los 20 modelos GCM del IPCC sugieren un incremento en la temperatura media entre 3°C y 5°C para fines de siglo, en los flancos amazónicos de la cordillera de los Andes (Buytaert et al. 2011, Urrutia y Vuille 2009). Los vientos húmedos presentan un rango adiabático *lapse rate* aproximado de 5°C para esta sección de la cordillera, por lo que una migración vertical de 600 a 1 000 m es requerida para mantener temperaturas similares.
- Las distancias de migración pueden no ser muy grandes (aproximadamente de 20 a 40 km), pero es necesario considerar la permeabilidad del paisaje. Pueden existir barreras por efectos del fuego asociado a la agricultura y por la expansión de pastos para ganadería, en los límites superiores de los bosques montanos así como los procesos de conversión de extensas áreas de bosque.
- En respuesta a estos dos factores, el mantenimiento de ecosistemas funcionales requerirá el diseño de corredores verticales que permitan la migración, además el mantenimiento de los gradientes ambientales que facilitan los flujos y procesos ecosistémicos. En el diseño de estos corredores, la posibilidad de incluir áreas que puedan ser restauradas es fundamental para crear paisajes viables entre 50 y 100 años.

7. REFERENCIAS

1. Angulo A. 2008. Conservation Needs of *Batrachophrynus* and *Telmatobius* Frogs of the Andes of Peru. *Conservation and Society* 6:328-333.
2. Arctander P, Fjeldså J. 1997. Andean Tapaculos of the Genus *Scytalopus* (Rhicocryptidae): A study of speciation using DNA sequence data. Pages 205-225 in V. Loeschcke, J. Tomiuk, and S. K. Jian, editors. *Conservation Genetics*. Birkhauser Verlag, Basel.
3. Bader MY, Rietkerk M, Bregt AK. 2007a. Vegetation structure and temperature regimes of tropical Alpine treelines. *Artic, Antartic, and Alpine Research* 39:353-364.
4. Bader MY, van Geloof I, Rietkerk M. 2007b. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology* 191:33-45.
5. Bendix J, Behling H, Peters T, Richter M, Beck E. 2010. Functional biodiversity and climate change along an altitudinal gradient in a tropical mountain rainforest. Pages 239–268 in *Tropical Rainforests and Agroforests under Global Change*.
6. Beniston M, Díaz HF, Bradley RS. 1997. Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change* 36:233-251.
7. Biondi F. 2001. A 400-year tree-ring chronology from the tropical treeline of North America. *Ambio* 30:162-166.
8. Bomhard B, Richardson Dm, Donaldson JS, Hughes Go, Midgley GF, Raimondo DC, Rebelo AG, Rouget M, Thuiller W. 2005. Potential impacts of future land use y climate change on the Red List status of the Proteaceae in the Cape Floristic Region, South Africa. *Global Change Biology*. 11: p. 1452-1468. doi 10.1111/j.1365-2486.2005.00997.x
9. Boom A, Mora G, Cleef AM, Hooghiemstra H. 2001. High altitude C4 grasslands in the northern Andes: relicts from glacial conditions? *Review of Palaeobotany and Palynology* 115:147-160.
10. Bradley R, Vuille M, Diaz HF, Vergara W. 2006. Threats to water supply in Tropical Andes. *Science* 23:1755-1756.
11. Broennimann O, Thuiller W, Hughes G, Midgley GF, Alkemade JMR, Guisan A. 2006. Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology* 12:1079-1093.
12. Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw CJA. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution*. 23: p. 453-460.
13. Bustamante MR, Ron SR, Coloma LA. 2005. Cambios en la diversidad en site comunidades de Anuros en los Andes de Ecuador. *Biotropica* 37:180-189.

14. Buytaert W, Cuesta-Camacho F, Tobón C. 2011. Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography* 20:19-33.
15. Buytaert W, Vuille M, Dewulf A, Urrutia R, Karmalkar A, Célleri R. 2010. Uncertainties in climate change projections and regional downscaling in the tropical Andes: implications for water resources management. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 14:1247-1258.
16. Cavieres LA, Piper F. 2004. Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. Pages 221-234 in H. M. Cabrera, editor. *Fisiología Ecológica en Plantas*. Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
17. Ching Chen I, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333:1024-1026.
18. Cincotta RP, Wisnewski J, Engelman R. 2000. Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404:990-992.
19. Collins SL. 2009. Biodiversity under global change. *Science* 326:1353-1354.
20. Crawley MJ. 1997. *Plant Ecology*. Pages 736 in. Wiley-Blackwell, Oxford.
21. Dangles O, Carpio C, Barragan AR, Zeddám JI, Silvain JF. 2008. Temperature as a key driver of ecological sorting among invasive pest species in the Tropical Andes. *Ecological Applications*. 18(7): p. 1795-1809.
22. Dangles O, Barragán AR, Cárdenas RE, Onore G, Keil C. 2009. Entomology in Ecuador: Recent developments and future challenges. *Annales de la Société Entomologique de France* 45:424-436.
23. Daniels LD, Veblen TT. 2004. Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology* 85:1284-1296.
24. Dirnböck T, Dullinger S, Grabherr G. 2003. A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography* 30:401-417.
25. Dulhoste R. 2010. Respuestas ecofisiológica de plantas del límite arbóreo (Selva nublada-paramo) al estrés térmico, hídrico, y lumínico en los Andes venezolanos. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
26. Feeley KJ, Silman MR. 2010. Land-use and climate change effects on population size and extinction risk of Andean plants. *Global Change Biology*. 16: 3215–3222. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02197.x.
27. Fischer J, Lindenmayer DB. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265-280.

28. Fjeldså J, Lambin E, Mertens B. 1999. Correlation between Endemism y Local Ecoclimatic Stability Documented by Comparing Andean Bird Distributions y Remotely Sensed Land Surface Data. *Ecography*, 1999. 22(1): p. 63-78.
29. Foster P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55:73-106.
30. Francou B, editor. 2007. El fin de las Cumbres Nevadas - Glaciares y Cambio Climático en la Comunidad Andina. Secretaría General de la Comunidad Andina, Institut de Recherche pour le Développement - IRD, Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente y Agencia Española de Cooperación Internacional. , Lima.
31. Germino M, Smith W, Resor A. 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. . *Plant Ecology* 162:157-168.
32. Gibbon A, Silman M, Malhi Y, Fisher J, Meir P, Zimmermann M, Dargie G, Farfan W, Garcia K. 2010. Ecosystem Carbon Storage Across the Grassland–Forest Transition in the High Andes of Manu National Park, Peru. *Ecosystems* 13:1097-1111.
33. Gonzalez JA, Liberman–Cruz M, Boero C, Gallardo M, Prado FE. 2002. Leaf thickness, protective y photosynthetic pigments y carbohydrate content in leaves of the world's highest elevation tree *Polylepis tarapacana* (Rosaceae). *Phyton*. p. 41-53.
34. González W. 2009. Dinámica sucesional de la vegetación en el límite forestal tropical. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. [33]
35. Gosling WD, Hanselman JA, Knox C, Valencia BG, Bush MB. 2009. Long-term drivers of change in *Polylepis* woody distribution in the central Andes. *Journal of Vegetation Science*. 20: p. 1041-1052. doi 10.1111/j.1654-1103.2009.01102.x
36. Grace J, Berninger F, Nagy L. 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany* 90:537-544.
37. Harrison P, Berry PM, Butt N, New M. 2006. Modelling climate change impacts on species' distributions at the European scale: implications for conservation policy. *Environmental Science and Policy* 9:116-128.
38. Haselwandter K. 2007. Mycorrhiza in the alpine timberline Ecotone: Nutritional implications. Pages 57-66 in G. Wieser and M. Tausz, editors. *Tree at their upper limit. Treelife limitation at the Alpine Timberline*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
39. Hawkins BA, Diniz JAF, Jaramillo CA, Soeller SA. 2006. Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography* 33:5.
40. Haylock MR, Peterson TC, Alves LM, Ambrizzi T, Anunciacao MT, Baez J, Barros VR, Berlato MA, Bidegain M, Coronel G, Corradi V, Garcia VJ, Grimm AM, Karoly D, Marengo JA, Marino MB, Moncunilland DF, Nechet D, Quintana J, Rebello E, Rusticucci M, Santos JL, Trebejo I, Vincent LA. 2006. Trends in total and extreme

- South American rainfall in 1960-2000 and links with sea surface temperature. *Journal of Climate* 19:1490-1512.
41. Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes AL, Totland O. 2010. How does climate warming affect plant-pollination interactions. *Ecology Letters* 12:184-195.
 42. Heller NE, Zavaleta ES. 2009. Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation* 142:14-32.
 43. Herzog SK, Jørgensen PM, Martínez Güingla M, Martius C, Anderson EP, Hole HG, Larsen TH, Marengo JA, Ruiz Carrascal D, Tiessen H. 2011. Efectos del cambio climático en la biodiversidad de los Andes tropicales: el estado del conocimiento científico. Resumen para tomadores de decisiones y responsables de la formulación de políticas públicas. Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI), São José dos Campos, Brasil.
 44. Higgins PAT. 2007. Biodiversity loss under existing land use y climate change: an illustration using northern South America. *Global Ecology y Biogeography*. 16: p. 197-204.
 45. Hillyer R, Silman MR. 2010. Changes in species interactions across a 2.5 km elevation gradient: effects on plant migration in response to climate change. *Global Change Biology*. 16(12): p. 3205-3214.
 46. Holtmeier FK, Broll G. 2007. Treeline advance, driving processes and adverse factor. *Landscape Online* 1:1-33.
 47. IDEAM. 2001. Colombia: Primera Comunicación Nacional ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático. Ministerio del Ambiente, PNUD.
 48. IPCC. 2007. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
 49. Jetz W, Wilcove DS, Dobson AP. 2007. Projected Impacts of Climate and Land-Use Change on the Global Diversity of Birds. *Public Library of Science- Biology* 5:e157.
 50. Josse C, Cuesta F, Navarro G, Barrena V, Cabrera E, Chacon-Moreno E, Ferreira W, Peralvo M, Saito J, Tovar A. 2009. Ecosistemas de los Andes del Norte y Centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Peru y Venezuela. Secretaria General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN-Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTA-UNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM, RumbOL SRL, Lima.
 51. Jump AS, Peñuelas J. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8:1010-1020.

52. Kaser G, Großhauser M, Marzeion B. 2010. Contribution potential of glaciers to water availability in different climate regimes *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.
53. Killeen TJ, Solórzano LA. 2008. Conservation strategies to mitigate impacts from climate change in Amazonia. *Philosophical transactions of the Royal Society B*. 363: p. 1881-1888.
54. Killeen TJ, Douglas M, Consiglio T, Jørgensen PM, Mejia J. 2007. Dry spots and wet spots in the Andean hotspot. *Journal of Biogeography* 34:1357-1373.
55. Kintz DB, Young KR, Crews-Meyer KA. 2006. Implications of Land Use/Land Cover Change in the Buffer Zone of a National Park in the Tropical Andes. *Environmental Management* 38:238-252.
56. Knapp AK, Briggs JM, Collins SL, Archer SR, Bret-Harte MS, Ewers BE, Peters DP, Young DR, Shaver GR, Pendall E, Cleary MB. 2008. Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology* 14:615-623.
57. Körner C. 2005. The Green Cover of Mountains in a Changing Environment. in U. M. Huber, H. K. M. Bugmann, and M. A. Reasoner, editors. *Global Change and Mountain Regions*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
58. Körner C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115:445-459.
59. Kupfer JA, Cairns DM. 1996. The suitability of montane ecotones as indicators of global climatic change. *Progress in Physical Geography* 20:253-272.
60. La Marca E, Lips KR, Lötters S, Puschendorf R, Ibáñez R, Rueda-Almonacid JV, Schulte R, Marty C, Castro F, Manzanilla-Puppo J, García-Pérez JE, Bolaños F, Chaves G, Pounds JA, Toral E, Young BE. 2005. Catastrophic Population Declines y Extinctions in Neotropical Harlequin Frogs (Bufonidae: *Atelopus*). *Biotropica*. 37: p. 190-201. doi 10.1111/j.1744-7429.2005.00026.x
61. Lampo M, Rodríguez-Contreras A, La Marca E, Daszak p. 2006. A chytridiomycosis epidemic y a severe dry season precede the disappearance of *Atelopus* species from the Venezuelan Andes. *Herpetological Journal*. 16: p. 395-402.
62. Lara A, Villalba R, Wolodarsky-Franke A, Aravena JC, Luckman BH, Cuq E. 2005. Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* growth at the tree line along its altitudinal range (35 40-55 S) in the Chilean Andes. *Journal of Biogeography* 32:879-893.
63. LaVal RK. 2004. Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy* 85:237-244.

64. Lawler JJ, Shafer SL, White D, Kareiva P, Maurer EP, Blaustein AR, Bartlein PJ. 2009. Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology*. 90(3): p. 588-597.
65. Ledo A, Montes F, Condes S. 2009. Species dynamics in a montane cloud forest: Identifying factors involved in changes in tree diversity y functional characteristics. *Forest Ecology and Management*. 258: p. S75-S84.
66. Leuschner C. 2000. Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants? *Ecology* 81:1425-1436.
67. Lips KR, Diffendorfer J, Mendelson III JR, Sears MW. 2008. Riding the Wave: Reconciling the Roles of Disease and Climate Change in Amphibian Declines. *PLoS Biol* 6:e72.
68. Luteyn J. 2002. Diversity, adaptation and endemism in neotropical Ericaceae: biogeographical patterns in the Vaccinieae. *The Botanical Review* 68:55-87.
69. Merino-Viteri A, Coloma LA, Armendáriz A. 2005. Los Telmatobius de los Andes de Ecuador y su disminución poblacional. *Monografías de Herpetología* 7:9-37.
70. Ministerio de Ambiente de Perú. 2010. Segunda Comunicación Nacional del Perú a la CMNU sobre el Cambio Climático. MINAM-GEF-PNUD, Lima, Perú.
71. Molau U. 2004. Mountain biodiversity patterns at low y high latitudes. *Ambio*. 13: p. 24-28.
72. Molina-Montenegro M, Briones R, Cavieres LA. 2009. Does global warming induce segregation among alien y native beetle species in a mountain-top? *Ecological Research*. 24(1): p. 31-36.
73. Mora G, Pratt L, Boom A, Hooghiemstra H. 2002. Biogeochemical characteristics of lacustrine sediments reflecting a changing Alpine Neotropical ecosystem during the Pleistocene. *Quaternary Research* 58:189–196.
74. Morales M, Villalba R, Grau R, Paolini L. 2004. Rainfall-controlled tree growth in high elevation subtropical treelines. *Ecology* 85:3080-3089.
75. Muñoz AA, Celedon-Neghme C, Cavieres LA, Arroyo MT. 2005. Bottom-up effects of nutrient availability on flower production, pollinator visitation, and seed output in a high Andean shrub. *Oecologia* 143:126-135.
76. Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
77. Nores M. 2009. Are bird populations in tropical y subtropical forests of South America affected by climate change?. *Climatic Change*. 97(3): p. 543-551.

78. Opdam P, Wascher D. 2004. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation* 117:285-297.
79. Pansu M, Sarmiento L, Metselaar K, Hervé D, Bottner P. 2007. Modelling the transformations and sequestration of soil organic matter in two contrasting ecosystems of the Andes. *European Journal of Soil Science* 58:775-785.
80. Paritsis J, Veblen TT. 2011. Dendroecological analysis of defoliator outbreaks on *Nothofagus pumilio* y their relation to climate variability in the Patagonian Andes. *Global Change Biology*. 17(1): p. 239-253.
81. Pauchard A, Kueffer C, Dietz H, Daehler CC, Alexander J, Edwards PJ, Arévalo JR, Cavieres LA, Guisan A, Haider S, Jakobs G, McDougall K, Millar CI, Naylor BJ, Parks CG, Rew LJ, Seipel T. 2009. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:479-486.
82. Pauli H, Gottfried M, Reiter K, Klettner C, Grabherr G. 2007. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994–2004) at the GLORIA*master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology* 13:147-156.
83. Peñuelas J, Boada M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140.
84. Petit RJ, Hampe A. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:187-214.
85. Phoenix GK, Hicks WK, Cinderby S, Kuylenstierna JCI, Stock WD, Dentener FJ, Giller KE, Austin AT, Lefroy RDB, Gimeno BS, Ashmore MR, Ineson P. 2006. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: the need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Global Change Biology* 12:470-476.
86. Piao S, Ciais P, Huang Y, Shen Z, Peng S, Li J, Zhou L, Liu H, Ma Y, Ding Y, Friedlingstein P, Liu C, Tan K, Yu Y, Zhang T, Fang J. 2010. The impacts of climate change on water resources and agriculture in China. *Nature* 467:43-51.
87. Pöschl U, Martin ST, Sinha B, Chen Q, Gunthe SS, Huffman JA, Borrmann S, Farmer DK, Garland RM, Helas G, Jimenez JL, King SM, Manzi A, Mikhailov E, Pauliquevis T, Petters MD, Prenni AJ, Roldin P, Rose D, Schneider J, Su H, Zorn SR, Artaxo P, Andreae MO. 2010. Rainforest Aerosols as Biogenic Nuclei of Clouds and Precipitation in the Amazon. *Science* 329:1513-1516.
88. Pounds JA, Bustamante MR, Coloma LA, Consuegra JA, Fogden MPL, Foster PN, La Marca E, Masters KL, Merino-Viteri A, Puschendorf R, Ron SR, Sanchez-Azofeifa GA, Still CJ, Young BE. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439:161-167.

89. Pounds JA, Fogden MPL, Campbell JH. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611-615.
90. Puentes J. 2009. Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el páramo en los Andes tropicales Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
91. Ramírez L, Llambí LD, Schwarzkopf T, Gámez LE, Márquez N. 2009. Vegetation structure along the forest-Páramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: Implication for under-standing treeline dynamics. *Ecotropicos* 22:83-98.
92. Rodder D. 2009. ‘Sleepless in Hawaii’ – does anthropogenic climate change enhance ecological y socioeconomic impacts of the alien invasive *Eleutherodactylus coqui* Thomas 1966 (Anura: Eleutherodactylidae)?. *North-Western Journal of Zoology*. 5: p. 16-25.
93. Ron SR, Duellman WE, Coloma LA, Bustamante MR. 2003. Population decline of the Jambato toad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador. *Journal of Herpetology* 37:116-126.
94. Ruiz A, Rueda-Almonacid J. 2008. *Batrachochytrium dendrobatidis* and Chytridiomycosis in Anuran Amphibians of Colombia. *EcoHealth* 5:27-33.
95. Ruiz D, Moreno HA, Gutiérrez ME, Zapata PA. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of the Total Environment* 398:122-132.
96. Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker GH, Walker M, Wall DH. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287:1770-1774.
97. Sala OE, van Vuuren D, Pereira HM, Lodge D, Alder J, Cumming G, Dobson A, Wolters V, Xenopoulos MA. 2005. Ecosystems and Human Well-being: Scenarios: Biodiversity across Scenarios. Pages 375-406 in R. Hassan, R. Scholes, and N. Ash, editors. *The Millenium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*. Island Press, Washington D.C.
98. Sanabria C, Armbrrecht I, Gutierrez-Chacón C. 2008. Staphylinid diversity (Coleoptera: Staphylinidae) in five productive systems in the Colombian Andes. *Rev. Colomb. Entomol.* 34:271-273.
99. Sarmiento G. 2009. From Landscapes to Ecosystems: Across-Scales functioning in changing environments - LEAF in Change. ICAE, ULA, Mérida, Venezuela.
100. Sarmiento L, Monasterio M. 1991. Adaptive Radiation of Espeletia in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 6:387-391.
101. Schmidt SK, Reed SC, Nemergut DR, Grandy AS, Cleveland CC, Weintraub MN, Hill AW, Costello EK, Meyer AF, Neff JC, Martin AM. 2008. The earliest stages of

- ecosystem succession in high-elevation (5000 metres above sea level), recently deglaciated soils. *Proceedings of the Royal Society B* 275:2793–2802.
102. Schuchmann K, Weller A, Heynen I. 2001. Systematics and biogeography of the Andean genus *Eriocnemis* (Aves: Trochilidae). *Journal fur Ornithologie* 142:433-481.
 103. Seimon TA, Seimon A, Daszak P, Halloy SRP, Schloegel LM, Aguilar CA, Sowell P, Hyatt AD, Konecky B, Simmons JE. 2007. Upward range extension of Andean anurans and chytridiomycosis to extreme elevations in response to tropical deglaciation. *Global Change Biology* 13:288-299.
 104. Sierra-Almeida A, Cavieres LA, Bravo LA. 2009. Freezing resistance varies within the growing season and with elevation in high-Andean species of central Chile. *New Phytologist* 182:461-469.
 105. Stevens CJ, Dise NB, Mountford JO, Gowing DJ. 2004. Impact of Nitrogen deposition on the species richness of grasslands *Science* 303:1876-1879.
 106. Stevens GC, Fox JF. 1991. The Causes of Treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:177-191.
 107. Still CJ, Foster PN, Schneider SH. 1999. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*. 398: p. 608--610.
 108. Stöhr D. 2007. Soils - Heterogeneous at a microscale. En G. Wieser and M. Tausz, editors. *Tree at their upper limit. Treeline limitation at the alpine timberline*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
 109. Suding KN, Collins SL, Gough L, Clark C, Cleland EE, Gross KL, Milchunas DG, Pennings S. 2005. Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 8:4387-4392.
 110. Tercero-Bucardo N, Kitzberger T, Veblen TT, Raffaele E. 2007. A field experiment on climatic y herbivore impacts on post-fire tree regeneration in north-western Patagonia. *Journal of Ecology*. 95(4): p. 771-779. doi 10.1111/j.1365-2745.2007.01249.x
 111. Thibeault JM, Seth A, García M. 2010. Changing climate in the Bolivian Altiplano: CMIP3 projections for temperature and precipitation extremes. *Journal of Geophysical Research* 115:doi:10.1029/2009JD012718.
 112. Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, Ferreira de Siqueira M, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Townsend Peterson A, Phillips OL, Williams SE. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148.
 113. Thuiller W, Albert C, Araújo MB, Berry PM, Cabeza M, Guisan A, Hickler T, Midgley GF, Paterson J, Schurr FM, Sykes MT, Zimmermann NE. 2008. Predicting global

- change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:137-152.
114. Tobón C. 2009. Los bosques andinos y el agua. Programa Regional ECOBONA - INTERCOOPERATION, CONDESAN, Quito.
 115. Torres-Díaz C, Cavieres LA, Muñoz-Ramírez C, Arroyo MTK. 2007. Consecuencias de las variaciones microclimáticas sobre la visita de insectos polinizadores en dos especies de *Chaetanthera* (Asteraceae) en los Andes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 80:455-468.
 116. Travis J. 2003. Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society B* 270:467-473. [39]
 117. Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363.
 118. Urrutia R, Vuille M. 2009. Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: Temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of Geophysical Research* 114:D02108, doi: 02110.01029/02008JD011021.
 119. van Der Hammen T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1:3-26.
 120. Vuille M, Bradley RS. 2000. Mean temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters* 27:3885-3888.
 121. Vuille M, Bradley RS, Werner M, Keimig F. 2003. 20th century climate change in the tropical Andes: observations and model results. *Climate Change* 59:75-99.
 122. Vuille M, Francou B, Wagnon P, Juen I, Kaser G, Mark GG, Bradley RS. 2008. Climate change and tropical Andean glaciers: Past, present and future. *Earth-Science Reviews* 89:79-96.
 123. Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.
 124. Walther GR. 2003. Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology* 6:169-185.
 125. Walther GR, BeiBner S, Pott R. 2005. Climate Change and High Mountain Vegetation Shifts.
 126. Wang J, Chagnon FJF, Williams ER, Betts AK, Renno NO, Machado LAT, Bisht G, Knox R, Bras RL. 2009. Impact of deforestation in the Amazon basin on cloud climatology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:3670-3674.

127. Wille M, Hooghiemstra H, Hofstede R, Fehse J, Sevink J. 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology* 18:409-440.
128. Williams AP, Allen CD, Millar CI, Swetnam TW, Michaelsen J, Still CJ, Leavitt SW. 2010. Forest responses to increasing aridity and warmth in the southwestern United States *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:21289-21294.
129. Wilson JB, Agnew ADQ. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research* 23:263-336.
130. Young BE, Lips KR, Reaser JK, Ibáñez R, Salas AW, Cedeño JR, Coloma LA, Ron SR, Marca EL, Meyer JR, Muñoz A, Bolaños F, Chaves G, Romo D. 2001. Population Declines and Priorities for Amphibian Conservation in Latin America. *Conservation Biology* 15:1213-1223.
131. Young KR. 2009. Andean land use and biodiversity: humanized landscapes in a time of change. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96:492-507.
132. Young KR, León B. 2007. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Philosophical transactions of the Royal Society B* 362:263-272.
133. Yuan JS, Himanen SJ, Holopainen JK, Chen F, Stewart CN Jr. 2009. Smelling Global Climate Change: Mitigation of function for plant volatile organic compounds. *Trends in Ecology and Evolution* 24:323-331.
134. Zimmermann M, Meir P, Silman M, Fedders A, Gibbon A, Malhi Y, Urrego D, Bush M, Feeley K, Garcia K, Dargie G, Farfan W, Goetz B, Johnson W, Kline K, Modi A, Rurau N, Staudt B, Zamora F. 2010. No differences in soil carbon stocks across the tree line in the Peruvian Andes. *Ecosystems* 13:62-74.
135. Zotz G, Bader MY. 2009. Epiphytic Plants in a Changing World-Global: Change Effects on Vascular y Non-Vascular Epiphytes, in *Progress in Botany*, U. Lüttge, et al., Editors. Springer Berlin Heidelberg. p. 147-170.

8. ANEXOS

Anexo 1.

Tabla A. Temas tratados por los 26 artículos revisados

Organismo(s)	Número de artículos
Anfibios	9
Árboles	5
Árboles y hierbas	2
Aves	2
Insectos	2
Plantas	2
Plantas-insectos	2
Arbustos y hierbas	1
Epífitas	1

Tabla B. Variables consideradas y sus frecuencias en los artículos revisados

Variables	Frecuencia
>temperatura	13
cambio climático	9
<precipitación	2
>estabilidad ambiental	2
>tasas de infección	2
>retroceso de glaciares	1
<predación de semillas	1
>sequía	1
<menor humedad ambiental	1
>enfermedades	1
>disponibilidad de nutrientes	1
>precipitación	1
>variación en temperatura	1

Tabla C. Respuestas biológicas a las variables analizadas en los artículos y su frecuencia.

Respuestas	Frecuencia
<densidad poblacional	8
>extinción	6
>tasas de enfermedad	3
>tasas de crecimiento	2
>densidad poblacional	2
= distribución altitudinal	2
<diversidad de especies	1
<resistencia al congelamiento	1
<densidad de especies nativas	1
<riqueza de especies	1
> distribución altitudinal	1
> invasión de plantas	1
>cambios en distribución y composición de especies	1
>tasas de colonización	1
>endemismo	1
>diversidad genética en especies	1
>tasas de infección	1
>especies introducidas	1
>tasas de invasión	1
>actividad de polinizadores	1
>diversidad de especies	1
>valor para conservación de biodiversidad	1
>competición por polinizadores con especies nativas	1
>desplazamiento de especies nativas	1
= enfermedades	1
= extinción	1
= crecimiento	1
= densidad poblacional	1
= supervivencia	1



Con el apoyo de

