Regiones Biodiversas

Herramientas para la planificación de
sistemas regionales de áreas protegidas

Editores:
Gustavo Kattan
Luis Germán Naranjo

Regiones biodiversas: herramientas para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas

© WCS Colombia, 2008
© Fundación EcoAndina, 2008
© WWF Colombia, 2008

Edición:
Gustavo Kattan
Luis Germán Naranjo

Coordinación editorial:
Taller de Comunicaciones, WWF Colombia

Con el apoyo de:

MacArthur
The John D. and Catherine T. MacArthur Foundation

WWF
WWF Reino Unido

DFID
Ministerio Británico para el Desarrollo Internacional

Fotografías portada:
© WWF Colombia, Observatorio Sismológico del Suroccidente Colombiano (OSSO)
© José Kattan
© Luis Germán NARANJO / WWF Colombia

Diseño e impresión:
El Bando Creativo

Primera edición: julio de 2008
Santiago de Cali, Colombia

ISBN: 978-958-8353-05-0

Ninguna parte de esta obra puede ser reproducida, almacenada en sistema recuperable o transmitida en ninguna forma o por ningún medio electrónico, mecánico, fotocopia, grabación u otro, sin permiso escrito de la editorial.
Todos los derechos reservados.

AUTORES

Arango, Natalia	Coordinadora de la Estrategia de Áreas Protegidas, Programa Andes Tropicales del Norte, The Nature Conservancy, Cartagena, Colombia.
Armbrecht, Inge	Profesora, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
Chaves, María Elfi	Consultora independiente, Santafé de Bogotá, Colombia.
Gómez-Posada, Carolina	Investigadora del programa de Colombia de WCS y Fundación EcoAndina, Cali, Colombia. Actualmente estudiante de doctorado, Department of Biology, University of Washington, Seattle, EE. UU.
Kattan, Gustavo	Exdirector del programa de Colombia de WCS; Director Ejecutivo, Fundación EcoAndina, Cali, Colombia. Afiliación actual: Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana, Cali, Colombia.
Murcia, Carolina	Excoordinadora regional para Andes del norte de WCS; Directora de Programas, Fundación EcoAndina, Cali, Colombia. Afiliación actual: Directora científica, Organización para Estudios Tropicales, Costa Rica
Murgueitio R., Enrique	Director Ejecutivo del Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria, CIPAV, Cali,Colombia.

Muriel, Sandra Investigadora del programa de Colombia de WCS y Fundación EcoAndina; Departamento de Biología, Universidad del Valle. Dirección actual: Tecnológico de Antioquia, Medellín, Colombia.

Naranjo, Luis Germán Director de Conservación Ecorregional, WWF-Colombia, Cali, Colombia.

Pineda, Juan Investigador del programa de Colombia de WCS y Fundación EcoAndina. Actualmente estudiante de la Maestría en Estudios Socioambientales, Facultad Latinoamericana de Ciencias Sociales, Quito, Ecuador.

Rojas, Vladimir Investigador del programa de Colombia de WCS; Investigador Asociado, Fundación EcoAndina, Cali, Colombia. Estudiante de doctorado, Universidad del Valle, Cali, Colombia.

Valderrama, Carlos Investigador del programa de Colombia de WCS. Actualmente Director del Programa de Biología, Universidad ICESI, Cali, Colombia.

Valenzuela, Leonor Investigadora del programa de Colombia de WCS y Fundación EcoAndina. Actualmente estudiante de doctorado, Departamento de Ecología, Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

CONTENIDO

Agradecimientos 7

Presentación
Por Mary Lou Higgins y Carolina Murcia 9

Introducción
Contexto y definición de un sistema de áreas protegidas
Por Luis Germán Naranjo y Gustavo Kattan 11

Sección 1: Las bases ecológicas 17

Capítulo 1: Conceptos básicos
Por Carolina Gómez-Posada y Gustavo Kattan 19
- Recuadro 1.1. Algunos términos relacionados con el concepto de especie 20

Capítulo 2: Poblaciones: las unidades básicas de la conservación
Por Gustavo Kattan y Leonor Valenzuela 33
- Recuadro 2.1. Tabla de vida de una cohorte 36

Capítulo 3: Paisajes: la escala integradora de la diversidad biológica
Por Gustavo Kattan 51
- Recuadro 3.1. Algunas definiciones y enfoques de la ecología del paisaje 53
- Recuadro 3.2. Curvas especies-área 55
- Recuadro 3.3: Perturbaciones 57

Sección 2: La pérdida de la biodiversidad 67

Capítulo 4: Amenazas a la biodiversidad
Por Carolina Gómez Posada 69

Capítulo 5: Definiciones y aplicaciones del concepto de vulnerabilidad a las áreas protegidas
Por Natalia Arango y María Elfi Chaves 83

Capítulo 6: Fragmentación del hábitat y sus consecuencias
Por Gustavo Kattan y Juan Pineda 93
- Recuadro 6.1. Efectos de las matrices cafeteras sobre las comunidades de mariposas Ithomiinae en parches de bosque andino tropical, por Sandra Muriel 97

Capítulo 7: Especies introducidas y especies invasoras
Por Carlos Valderrama 105
- Recuadro 7.1. Un caso de estudio: la hormiga loca en Colombia 113

Sección 3: Algunas herramientas y soluciones 115

Capítulo 8: El papel de la matriz rural como conector entre reservas
Por Inge Armbrecht 117

Capítulo 9: Reconversión ambiental ganadera en laderas andinas
Por Enrique Murgueitio 129

Capítulo 10: Ecología de la restauración
Por Carolina Murcia y Juan Pineda 139

Capítulo 11: Especies focales
Por Gustavo Kattan, Luis Germán Naranjo y Vladimir Rojas 155

Sección 4: Instrumentos para el diseño de sistemas de áreas protegidas 167

Capítulo 12: Planificación de dos vías para la definición de escenarios y metas de conservación
Por Luis Germán Naranjo 169

Capítulo 13: El proceso de planificación de un sistema de áreas protegidas
Por Gustavo Kattan 179

Capítulo 14: Monitoreo: ¿se están cumpliendo los objetivos de conservación?
Por Gustavo Kattan y Luis Germán Naranjo 191
- Recuadro 14.1. El concepto de integridad ecológica 193
- Recuadro 14.2. Los siete hábitos de los programas efectivos de monitoreo 194

Bibliografía 199

AGRADECIMIENTOS

El presente libro se deriva de un curso sobre principios biológicos para el diseño de sistemas regionales de áreas protegidas, que fue organizado por Fundación EcoAndina, WCS-Colombia y WWF Colombia y dictado en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya en julio de 2003. Agradecemos el apoyo del Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya, de la Unidad de Parques Nacionales y de la Corporación Autónoma Regional de Risaralda (CARDER) para el desarrollo de dicho curso. Igualmente agradecemos a la John D. and Catherine T. MacArthur Foundation por el apoyo financiero a este curso y al Programa de Colombia de WCS. La preparación editorial y la impresión del libro recibieron el apoyo financiero de WWF Reino Unido – DFID.

PRESENTACIÓN

Por Mary Lou Higgins y Carolina Murcia

La protección de áreas es uno de los pilares de la conservación de la diversidad biológica. Existen distintas clases de áreas protegidas, que difieren entre sí en cuanto al nivel de protección, el grado de uso por parte de los humanos y la estabilidad de su estatus de protección. Esta diversidad de tipos de áreas protegidas obedece a distintas estrategias de conservación que se adaptan al contexto ecológico, social y político en que se encuentran o en que fueron creadas. Sin embargo, la comunidad conservacionista ha aprendido que las áreas por sí solas no son suficientes para conservar la diversidad biológica. Con el fin de cumplir con el reto común de conservar la diversidad biológica, es necesario que haya un enfoque en la planificación, selección y manejo de las áreas basado en sistemas y no en áreas individuales. Este es justamente el enfoque que tiene Regiones biodiversas: herramientas para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas.

Regiones Biodiversas provee los conceptos básicos de la biología de la conservación para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas. El libro abarca todas las escalas biológicas supra-organísmicas, desde las especies hasta los hábitats, manteniendo siempre una visión de ecología del paisaje, que es el hilo conductual de este volumen. También presenta novedosas metodologías basadas en este enfoque conceptual y que complementa con análisis de amenazas a la biodiversidad y vulnerabilidad de la biodiversidad. Esta visión integral es necesaria para el desarrollo y manejo efectivo de los sistemas de áreas protegidas que cumplan con la conservación a largo plazo.

A lo largo del libro, los autores resaltan la necesidad de usar una estrategia dual para la conservación de la biodiversidad, que se enfoca tanto en las áreas mismas como en el contexto paisajístico en el que se encuentran. Por un lado, es necesario dedicar áreas de conservación que en lo posible estén libres de intervención y que sean parte de un esquema que asegure tanto la representación de todos los elementos de la biodiversidad como su viabilidad. Por otro lado, el diseño de las áreas protegidas debe hacerse desde una perspectiva de la ecología del paisaje en el cual las prácticas del uso de la tierra sean compatibles con la conservación. Es decir, que permita que los ecosistemas naturales y antropogénicos, se complementen y cumplan con las múltiples necesidades sociales y económicas de los humanos al tiempo que protegen la diversidad biológica. Esto requiere que haya un programa de monitoreo y manejo adaptativo permanente, tal como se presenta en el último capítulo.

Regiones biodiversas combina 150 años de conocimiento y experiencia colectivos de un diverso grupo de profesionales colombianos de la conservación, provenientes de distintas instituciones y que comparten un deseo: que en el futuro los humanos puedan vivir en más armonía con la naturaleza. Este libro llega en un momento crucial de Colombia y la región, en el cual se están desarrollando sistemas municipales y departamentales de áreas protegidas. Estos se conciben como módulos de un sistema nacional que aportará una visión nacional en la que las fronteras políticas no fragmentan los esfuerzos locales y regionales.

Esperamos que este volumen aporte los conceptos básicos, las ideas novedosas, la información y los elementos metodológicos que se necesitan para apoyar a todos aquellos que están trabajando en el desarrollo y manejo de áreas protegidas a todos los niveles en el aprendizaje y adaptación a lo nuevos retos de la conservación.

Mary Lou Higgins
Representante de WWF para Colombia

Carolina Murcia
Fundación EcoAndina

Cali, julio de 2008

INTRODUCCIÓN

contexto y definición de un sistema regional de áreas protegidas

Por Luis Germán Naranjo y Gustavo Kattan

El contexto social

La preocupación por preservar ecosistemas representativos de las condiciones ecológicas en ausencia de alteraciones desencadenadas por la intervención humana, ha sido constante desde los albores del movimiento ambientalista. La creación de los sistemas de parques nacionales y reservas biológicas respondió en gran medida a ese interés. Hasta hace unos pocos años, las áreas de conservación fueron identificadas y delimitadas de manera *ad hoc* por diferentes actores, obedeciendo a criterios puntuales como su valor paisajístico, la presencia de especies carismáticas y la prestación de servicios ambientales, sin una consideración explícita de cuál iba a ser su capacidad efectiva para mantener las poblaciones o los procesos ecológicos (Pressey 1994). Por esta razón, la geografía de muchas áreas protegidas no responde necesariamente a las dinámicas de los procesos que generan y mantienen la biodiversidad, que muchas veces trascienden sus límites, lo cual explica por qué un área protegida puede continuar perdiendo algunos de los atributos que determinaron su selección, a pesar de cualquier esfuerzo que se haga por mantenerlos.

El reconocimiento cada vez mayor de la importancia del papel que juegan las comunidades humanas en la dinámica de los ecosistemas, ha conducido además a la inclusión de elementos culturales en otras definiciones recientes de las áreas de conservación. Esta nueva dimensión, sumada a los aspectos puramente biológicos de la protección de la naturaleza, se ha evidenciado en la creciente participación de la sociedad civil en la identificación de problemas ambientales y en la búsqueda de soluciones para los mismos, que incluye el desarrollo de alternativas de producción que causen el menor deterioro posible de la base de recur-

sos. Así, además de los grandes espacios naturales protegidos tales como las reservas de la biosfera y los parques nacionales, la conservación *in situ* tiene en cuenta áreas de diverso orden, entre las que sobresalen las reservas municipales, las reservas naturales de la sociedad civil, los territorios ancestrales de comunidades indígenas, los territorios colectivos y los corredores ecológicos que conectan grandes bloques de vegetación natural.

Esta multiplicación de escenarios de conservación es sin duda un aspecto positivo en la búsqueda colectiva de soluciones a la crisis medioambiental que enfrenta el planeta, pero también resulta en una nueva serie de retos para quienes tienen la responsabilidad de su diseño y su manejo. Por ejemplo, la decisión de conservar los atributos naturales de un área determinada afecta los intereses de diferentes actores en el territorio[1] en el cual se encuentra dicha área y por lo tanto su identificación y delimitación deben hacerse mediante un proceso que tenga en cuenta y concilie distintos puntos de vista.

Por otra parte, la convergencia de esta multiplicidad de actores alrededor de un área de conservación (ver capítulo 12) implica que la selección de objetos de conservación (ver capítulo 13) sea hecha desde diferentes ópticas y esto puede llevar a confusiones respecto a lo que se espera obtener de la conservación del área en cuestión.

La carencia de una visión del contexto en el cual se inscriben dichas áreas puede limitar los alcances de las intervenciones que supuestamente se orientan al mantenimiento de los atributos y funciones ambientales del territorio.

Definición de un sistema de áreas protegidas

En la década de 1970, algunos investigadores señalaron, a partir de los conceptos de la biogeografía de islas, que las áreas protegidas tenían limitaciones importantes para la conservación de la biodiversidad dada su situación de aislamiento progresivo (Simberloff 1988). Los remanentes o fragmentos de ecosistemas naturales que quedan dispersos en medio de ecosistemas transformados, son islas sujetas a los procesos de colonización y extinción de los distintos organismos que las habitan, lo cual

1. Según la definición de Chávez-Navia (2001), un territorio es un área geográfica que contiene uno o varios ecosistemas, habitada por personas que por razones de vecindad y afinidad cultural comparten valores, necesidades e intereses comunes y conforman comunidades con diversos niveles de organización económica y social, que posee una infraestructura económica y de servicios orientada a facilitar las actividades económicas internas, procurar el bienestar de la población y facilitar el intercambio interno y con el entorno, tiene sistemas productivos que interaccionan económicamente con el entorno y una organización basada en normas y valores sociales que le proporcionan una relativa autonomía en su funcionamiento interno.

establece límites a la diversidad biológica que pueden contener. El número de especies que puede existir en una isla es un equilibrio dinámico entre estos dos procesos, los cuales son función del tamaño de la isla y de su distancia a la fuente de donde provienen los organismos que la colonizan (ver capítulo 6).

Por esta razón, la distancia entre un área de conservación y otros fragmentos remanentes de ecosistemas similares, puede convertirse en una seria limitación para el mantenimiento de su biodiversidad y es una consideración indispensable para el diseño y delimitación de las áreas protegidas. A medida que se transforma el paisaje alrededor de las áreas de conservación, el flujo genético entre poblaciones de una misma especie y la probabilidad de que una población que esté declinando sea "rescatada" de la extinción por la llegada de nuevos inmigrantes disminuyen, pues la distancia con respecto a fuentes de colonización de la biota original es cada vez mayor.

De otro lado, desde finales del siglo XIX algunos autores plantearon la relación existente entre el número de especies y el área de una isla de hábitat, tema que alcanzó un alto desarrollo tanto teórico como empírico hacia las décadas de 1970-1980 (Rosenzweig 1995). Según esta teoría, hay una relación directa entre el área de un hábitat y el número de especies que puede contener: mientras más grande sea una isla, más probable será su colonización, pues presenta un "blanco más fácil". Esta relación se potencia por la heterogeneidad espacial del área, ya que a mayor diversidad de ecosistemas, la isla puede contener más biodiversidad (ver capítulo 3).

Algunos desarrollos recientes en la ecología de poblaciones y la ecología del paisaje, han abierto el camino a una nueva visión de las reservas como sistemas integrados que son diseñados y planificados con unos objetivos claros y metas cuantitativas de conservación, buscando incrementar el impacto de las intervenciones que se proyectan e identificar las necesidades adicionales de espacio y cantidad de hábitat para garantizar la persistencia de los objetos de conservación. Esta nueva visión involucra muchas consideraciones de diversa índole que pueden agruparse en términos generales en cuatro grandes principios según Groves (2003).[2]

En primer lugar, se considera necesario incluir en los portafolios de áreas de conservación, ejemplos de cada comunidad o ecosistema presente a lo largo de gradientes ambientales o regiones para las cua-

2. Estos principios son recogidos en el llamado "Marco conceptual de las cuatro 'R' para la identificación de áreas de conservación". La 'R' se refiere a los términos en inglés: *Representation, Resilience, Redundancy, Restoration*.

les se lleva a cabo la planificación. Este principio de la *representatividad* busca resolver el problema común a muchos parques nacionales y otras grandes áreas protegidas de abarcar apenas una fracción de los ecosistemas de su región, dejando por fuera del alcance de sus intervenciones muchos elementos de la biodiversidad.

Un segundo principio, el de *elasticidad*,[3] busca que las áreas protegidas tengan la capacidad de recuperarse, regresando a sus condiciones iniciales después de una perturbación natural o antropogénica, lo cual asegura la persistencia de los objetos de conservación. Para ello, en el diseño de las áreas de conservación se debe tener en cuenta que las dinámicas que generan y mantienen la biodiversidad presente en las áreas de conservación con frecuencia funcionan a grandes escalas espaciales y por lo tanto, mientras mayor sea su tamaño, mayores probabilidades tienen de mantener su integridad (ver recuadro 14.1).

Como refuerzo de lo anterior, el principio de la *redundancia* recomienda que cada elemento biológico (ecosistema, comunidad, especie) que se desee conservar, esté representado varias veces dentro del sistema, con el fin de disminuir el riesgo de pérdida, bien sea por catástrofes naturales o por amenazas humanas. Por último, este enfoque tiene en cuenta el principio de *restauración*, referido a la necesidad de recuperar la integridad ecológica de ecosistemas perturbados o re-crear dichos ecosistemas cuando han desaparecido (ver capítulo 10), de manera que se puedan cumplir las metas de conservación. Los principios de elasticidad, redundancia y restauración están orientados a asegurar la viabilidad, o probabilidad de persistir en el futuro, de las áreas de conservación.

En años recientes, el diseño de sistemas de áreas protegidas es un proceso que busca superar las limitaciones impuestas por la naturaleza fragmentada de estos espacios inmersos en complejas matrices de intervención humana. Hoy en día hay una variedad de propuestas conceptuales y metodológicas para construir sistemas de áreas protegidas (ver resumen en Arango *et al*. 2005 y Kattan 2005), pero la mayoría coincide en que los bloques básicos de un sistema están constituidos por áreas núcleo de protección estricta, interconectadas por medio de corredores y rodeadas por zonas amortiguadoras donde se permiten algunas actividades reguladas de bajo impacto. El sistema en sí está constituido por un conjunto de áreas protegidas distribuidas por el territorio de acuerdo a ciertos principios, de distintos órdenes y bajo jurisdicción de distintas autoridades (nacional, regional, local), que colectivamente cumplen con los cuatro criterios presentados arriba. Estas áreas, sin embargo, no pueden verse en aislamiento de su entorno, pues lo que ocurra en la matriz

3. En inglés, *resiliency*.

tiene impactos sobre el área protegida y viceversa (por ejemplo, el área protegida puede proveer importantes servicios ambientales). Según este enfoque, todo el paisaje regional se maneja con criterios favorables hacia la conservación de la biodiversidad buscando conciliar su protección con las necesidades y aspiraciones humanas (Leader-Williams *et al.* 1990).

Objetivos del presente libro

La puesta en práctica de una visión de esta naturaleza es un proceso complejo en el que la biología de la conservación juega un papel protagónico, por ser la disciplina que aborda la búsqueda sistemática de soluciones a los múltiples problemas que se presentan cuando se pretende mantener, a largo plazo, la biodiversidad de una región. Por esta razón decidimos recoger en este libro los contenidos de un taller de capacitación a técnicos de áreas protegidas, públicas y privadas, desarrollado en el marco de un ejercicio participativo para diseñar el Sistema Regional de Áreas Protegidas del Eje Cafetero en el occidente colombiano.

El libro ha sido concebido como un manual de referencia básica para técnicos e investigadores en áreas de conservación. Por esta razón desarrolla temas y conceptos suficientemente amplios y generales como para aportar una base conceptual al diseño de sistemas regionales de áreas protegidas, aunque la mayor parte de los ejemplos utilizados a través del texto se refieren a paisajes y ecosistemas terrestres de los Andes colombianos.

Cada uno de los capítulos ha sido preparado como un texto independiente, de tal manera que el usuario pueda abordar problemas particulares en el orden en el que se presenten. Así, el lector notará que algunas ideas básicas se presentan repetidamente a lo largo del libro, pero esto es necesario para darle coherencia conceptual a los temas desarrollados en los distintos capítulos.

Los primeros tres capítulos introducen temas básicos en ecología. El capítulo 1 es una visión resumida de los conceptos de especie, población, hábitat, nicho, comunidad y ecosistema, como punto de partida para una comprensión básica de las acepciones contemporáneas acerca de la diversidad biológica y para su medición e interpretación. En el segundo capítulo, se discuten algunas nociones sobre dinámica de poblaciones, fuentes y sumideros, metapoblaciones y genética de poblaciones, de tal manera que el lector tenga unas herramientas conceptuales básicas para aproximarse al problema de determinar la viabilidad de una población. El capítulo 3 es una introducción a la ecología del paisaje, en la cual se discuten problemas de escala, heterogeneidad espacial y componentes espaciales de la diversidad, como elementos fundamentales para el análisis espacial requerido en el proceso de caracterización de áreas candida-

tas para la conservación y para la selección de áreas mínimas necesarias para el mantenimiento de poblaciones objeto de conservación.

Los siguientes cuatro capítulos se enfocan en problemas relacionados con la pérdida de la biodiversidad. El capítulo 4 aborda de manera genérica los conceptos de vulnerabilidad y extinción de poblaciones y especies, mientras el 5 se refiere de manera específica a la vulnerabilidad de las áreas protegidas. El capítulo 6 discute las consecuencias de la fragmentación de hábitat y el 7 los problemas implícitos en la expansión de especies exóticas. De esta forma, pretendemos proporcionar elementos de juicio para la ponderación de amenazas que se ciernen en torno a las áreas que se quieren conservar en un paisaje regional intervenido.

La búsqueda de soluciones a estos problemas es abordada en el siguiente bloque de capítulos. Por una parte, el papel de la matriz rural como conector entre reservas se discute a partir del análisis del potencial de los cafetales tradicionales como hábitats hospitalarios y conectores en paisajes de montaña (capítulo 8) y de la reconversión ambiental ganadera en laderas andinas (capítulo 9). De otro lado, en el capítulo 10 se introduce el tema de la restauración ecológica, como herramienta fundamental para recuperar la estructura y dinámica de los ecosistemas alterados. En el capítulo 11 se presenta una discusión acerca del problema de selección de especies focales como herramienta para el diseño de estrategias de conservación.

Los últimos tres capítulos están orientados a la presentación de elementos instrumentales de la selección, establecimiento y evaluación de las áreas de conservación. En el capítulo 12 se presenta una discusión sobre la conciliación de intereses en torno a la planificación territorial para la conservación. Por último, el capítulo 13 aborda el problema de la definición de objetivos, metas y procedimientos en la creación de sistemas de áreas protegidas y el 14 ofrece una guía básica para el montaje de programas de monitoreo de objetos de conservación.

Dado que este libro se desprende primordialmente del currículo ofrecido en un ejercicio específico de capacitación de corta duración, su contenido dista mucho de ser exhaustivo y algunos temas de especial relevancia al momento de esta publicación no son discutidos en profundidad (como por ejemplo las amenazas derivadas del cambio climático global y el desarrollo de herramientas para mitigarlas y responder a ellas). No obstante, hemos querido ofrecer un panorama lo suficientemente amplio y provocativo como para advertir al lector acerca de la complejidad de los temas que deben ser tratados cuando se construyen sistemas de áreas protegidas. De esta forma confiamos en que los lectores tendrán los elementos básicos para emprender este tipo de ejercicios y avanzar en el desarrollo de iniciativas de conservación a escala regional.

Sección 1

Las bases ecológicas

Foto: Luis Germán NARANJO / WWF Colombia

Capítulo 1

Conceptos básicos

Por Carolina Gómez-Posada y Gustavo Kattan

En este capítulo se definen y discuten algunos términos biológicos básicos que tienen relevancia para el diseño y manejo de un sistema de áreas protegidas. Para ampliar estos conceptos, puede acudirse a cualquier libro de ecología general (por ejemplo, Ricklefs, 1998). Como se vio en la introducción, los principales criterios para diseñar un sistema de reservas son la representatividad y la viabilidad. La representatividad consiste en buscar que en el sistema quede representada una muestra de toda la variedad de ecosistemas (y las comunidades que ellos contienen) y especies de una región. Viabilidad se refiere a la probabilidad que tiene un ente biológico de persistir en el tiempo sin perder su integridad. Por lo tanto, en cualquier ejercicio de diseño de un sistema de reservas es necesario comenzar por definir y delimitar las especies y los ecosistemas representados en la región. Igualmente, es necesario hasta donde sea posible tener una descripción completa de las comunidades (composición, estructura y dinámica) y su distribución dentro de la región. Por otra parte, el objetivo de un sistema regional de áreas protegidas es preservar a perpetuidad las especies, lo que se traduce en mantener poblaciones viables (capítulo 2). Por lo tanto, sin un entendimiento de la distribución y dinámica de las poblaciones no es posible cumplir este objetivo.

Especie

La especie es la unidad básica de la evolución y la taxonomía y es un concepto fácil de definir en teoría pero a veces difícil de delimitar en la práctica. El concepto de especie tiene dos connotaciones, la tipológica y la evolutiva (poblacional). El concepto tipológico de especie fue el dominante durante los siglos XVIII y XIX y se refiere a que las especies se pueden definir por su fenotipo o apariencia física; la asignación de un individuo a un taxón específico se basa en su parecido a un espécimen "tipo", que representa cómo debe lucir la especie (y que proviene de una localidad "típica"). Este es el concepto que usaba Linneo para asignar especímenes a una categoría específica. Al finalizar el siglo XX se impuso el concepto poblacional de especie, basado en el reconocimiento –gracias al trabajo de Darwin– de que existe variación en el fenotipo de los individuos que conforman una población y que esta

variación es la base de la selección natural y la evolución. En 1920, Ernst Mayr definió la especie como un grupo de poblaciones naturales potencial o realmente entrecruzables y reproductivamente aisladas de otros grupos similares. Para Mayr la especie es un grupo de individuos totalmente fértiles entre sí, que encuentran barreras para reproducirse con otros grupos similares, debido a sus propiedades fisiológicas o conductuales (por ejemplo, incompatibilidad para aparearse o esterilidad de los híbridos; recuadro 1.1).

Recuadro 1.1

Algunos términos* relacionados con el concepto de especie

- **Aislamiento geográfico.** Reducción o prevención del flujo genético entre poblaciones debido a la existencia de una barrera extrínseca como un accidente topográfico o un hábitat inhóspito.
- **Aislamiento reproductivo.** Reducción o prevención del flujo genético entre poblaciones debido a la existencia de diferencias genéticas entre ellas.
- **Ecotipo.** Término usado principalmente en botánica para designar una variante fenotípica de una especie que está asociada con un hábitat particular.
- **Especies hermanas.** (1) Especies aisladas reproductivamente que son difíciles de distinguir por características morfológicas; a veces se usa el término *especies crípticas*. (2) Especies que son muy cercanas filogenéticamente y que comparten un ancestro común inmediato.
- **Especie politípica.** Una especie geográficamente variable, generalmente dividida en subespecies.
- **Híbrido.** Descendencia que resulta del cruce de poblaciones genéticamente diferentes, que a menudo se clasifican como especies o semiespecies diferentes, pero que a veces difieren en un solo carácter heredable (ver *zona de hibridación*).
- **Introgresión.** La incorporación de genes de una población en otra población genéticamente distinta.
- **Poblaciones alopátricas.** Poblaciones que ocupan áreas geográficas disyuntas.
- **Poblaciones parapátricas**. Poblaciones que ocupan áreas geográficas adyacentes y que se contactan en los bordes.
- **Poblaciones simpátricas.** Poblaciones que ocupan la misma área geográfica y que pueden encontrarse.
- **Raza.** Término vago que se puede referir a subespecies o a formas genéticamente polimórficas de una población.
- **Semiespecies.** Poblaciones parapátricas genéticamente diferenciadas de una especie que tienen aislamiento reproductivo parcial.
- **Subespecies.** Poblaciones de una especie que se pueden distinguir por una o más características morfológicas y a las cuales se les ha asignado un nombre (trinomio). En zoología las subespecies generalmente tienen distribuciones geográficas separadas (alopátricas o parapátricas) y son equivalentes a "razas geográficas". En botánica pueden ser formas

Sigue ▸

Continúa

simpátricas. No hay criterios que especifiquen qué tan diferentes tienen que ser dos poblaciones para merecer la designación de subespecies.

- **Superespecie.** Una agregación de semiespecies. Usualmente designa un grupo de poblaciones alopátricas muy cercanamente emparentadas, que son designadas como especies diferentes.
- **Variedad.** Término vago que designa un fenotipo distinguible de una especie. En sistemática de plantas se usa a menudo en el sentido de *ecotipo*.
- **Zona de hibridación.** Región donde se encuentran y se entrecruzan dos poblaciones genéticamente distintas (o especies) con distribución parapátrica (ver *poblaciones parapátricas*).

* La aparente confusión que parece desprenderse de esta profusión de términos resulta del contraste entre la concepción tipológica y la concepción poblacional de las especies (ver texto). Bajo el concepto poblacional, la variación genética es continua, por lo que las diferencias entre poblaciones no son drásticas, lo que a veces hace difícil delimitar las especies.

Adaptado de Futuyma, 1998.

Así, se puede definir una especie como un grupo de organismos (población o grupo de poblaciones) semejantes en sus características fenotípicas (físicas, fisiológicas y conductuales), que en la naturaleza sólo se reproducen entre sí e intercambian genes por entrecruzamiento, que tienen un antecesor común y que no se aparean con otros grupos (poblaciones) por existir barreras biológicas que no lo permiten.

Al reconocer que puede existir variación fenotípica entre los individuos de una especie, se acepta que pueden existir diferencias entre las distintas poblaciones de una especie que habitan en lugares diferentes, pero que podrían aparearse cuando están juntas. Esto da lugar al concepto de variedad o subespecie (plancha 1; recuadro 1.1). Una *subespecie* se define como una o más poblaciones de una especie que tienen características que las distinguen de otras poblaciones y que ocupan un área geográfica diferente de otras subespecies. Es necesario destacar que algunos biólogos asignan una gran importancia a las subespecies como categoría taxonómica, mientras que otros consideran que no debe tratarse como un taxón sino simplemente como variación geográfica. Igualmente, algunos biólogos argumentan que para que una subespecie sea válida, debe ocupar un área diferente al de otras subespecies, es decir, que un polimorfismo intrapoblacional (o sea, variación genética que se refleja en diferencias fenotípicas dentro de una población) no justifica la categoría de subespecie. Sin embargo, es común encontrar que se han nombrado subespecies con base en variaciones morfológicas o cromáticas discretas (morfos) que existen en simpatría (en una misma localidad). Desde el punto de vista de la conservación (representación de toda la variedad de formas de vida en un sistema de áreas protegidas), es necesario tener clara la naturaleza de la variación intraespecífica, sea que se use o no el concepto de subespecie, ya que ésta puede representar variabilidad genética (una variación en un carácter puede ser fenotípica y no tener base genética).

En la práctica, es difícil aplicar el concepto moderno de especie basado en el potencial de apareamiento, pues no es fácil determinar si existe aislamiento reproductivo entre individuos o entre poblaciones. Por lo tanto, en la taxonomía se sigue usando un concepto tipológico, basado en similitud de características físicas. Sin embargo, en los museos de ciencias naturales se tiende actualmente a conservar "series típicas" o series de especímenes (en contraposición a

un espécimen tipo) que muestren al menos parte de la variación en la población con base en la cual se nombra la especie. Aun así, pueden presentarse dificultades para distinguir especies basándose en su morfología o coloración. A veces se describen especies diferentes con base en diferencias morfológicas o cromáticas que resultan ser variaciones intra o interpoblacionales. Incluso, ha ocurrido que el macho y la hembra de una especie lucen bastante distintos y se han descrito como dos especies diferentes. La otra cara de la moneda es el problema de las *especies crípticas* (recuadro 1.1), las cuales son muy similares morfológicamente, pero están reproductivamente aisladas por factores fisiológicos o conductuales, o por morfología del aparato reproductor (plancha 1). En la actualidad se trata de complementar el uso de la morfología y la coloración como criterios taxonómicos con otros criterios como el comportamiento (por ejemplo, algunas especies de aves o de ranas lucen muy similares pero se distinguen por su canto). La incorporación de métodos de análisis molecular en la taxonomía está ayudando a dilucidar los problemas con las especies crípticas y las subespecies.

A veces en la naturaleza pueden producirse híbridos, o progenie resultante del cruce de individuos de dos especies diferentes (recuadro 1.1). Esto hace difícil definir los límites de las especies o determinar si se trata de una sola especie. Con frecuencia los híbridos se presentan en la zona de contacto geográfico de dos especies cuyas distribuciones son separadas, lo cual puede generar problemas si el contacto se ha producido debido a que las actividades humanas han destruido las barreras que las separaban. Sin embargo, a menudo los híbridos son infértiles y no pueden establecer poblaciones reproductoras. Los híbridos plantean retos para la conservación, pues generan preguntas difíciles de contestar: si la hibridación es un fenómeno natural y dos especies se cruzan debido a alteraciones humanas del ambiente que permiten que las especies entren en contacto, ¿se debe permitir o evitar la hibridación?

La definición y delimitación de las especies y subespecies pueden ser problemáticas cuando hay que tomar decisiones sobre la conveniencia de invertir en la protección de algunas poblaciones. Por ejemplo, las poblaciones de puma que habitan la península de la Florida (Estados Unidos), que son reconocidas como una subespecie (*Felis concolor coryi*), son genéticamente distintas y están aisladas de otras poblaciones norteamericanas, pero las diferencias fenotípicas son pocas y sutiles. ¿Se justifica invertir en la protección y recuperación de estas poblaciones amenazadas, considerando que la especie no está amenazada en otros lugares? ¿Se deberían introducir individuos de otras subespecies para recuperar las poblaciones? Esto tendría el efecto de destruir la identidad genética de la subespecie y crearía un nuevo híbrido. ¿Se debería conservar este híbrido? (es de anotar que la conservación de una población puede ser necesaria no sólo por la conservación de la especie *per se*, sino por el papel que pueda cumplir en el ecosistema; en este caso el puma es un depredador importante para mantener el equilibrio de la cadena trófica).

En el diseño de sistemas de áreas protegidas, uno de los criterios más importantes para seleccionar áreas es la representación de poblaciones de las especies focales (capítulo 11). A menudo estas especies focales son especies o subespecies amenazadas local o globalmente. Por lo tanto, la dificultad para delimitar con precisión las categorías taxonómicas puede generar controversias.

Población

Una población es un grupo de individuos de una especie, que habitan en un área determinada en un tiempo dado. Las poblaciones tienen propiedades colectivas como límites geográficos, densidad (número de individuos por unidad de área), tasas de natalidad, mor-

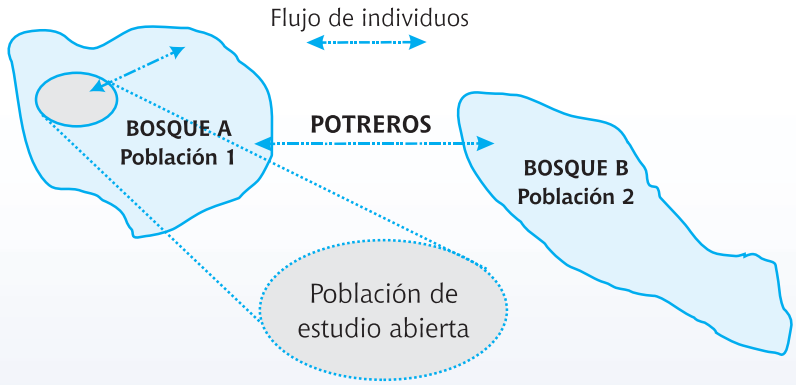
talidad y emigración y variaciones en tamaño y composición por edades y sexos.

Las propiedades de la población muestran un comportamiento dinámico, es decir, cambian continuamente en el tiempo debido a los nacimientos, las muertes y los movimientos (migración) de los individuos (capítulo 2). La regulación de estos procesos puede depender de variables abióticas como el clima (factores independientes de la densidad de la especie), o de las interacciones entre los individuos de la población (por ejemplo, competencia intraespecífica por recursos) o con las poblaciones de otras especies (depredación, competencia interespecífica); estos últimos factores por lo general dependen de la densidad poblacional de las especies que interactúan. Dentro de las poblaciones, los individuos pueden variar con respecto al sexo, la edad, el tamaño corporal, la experiencia, la posición social, el genotipo y los efectos acumulados del azar (accidentes). La evolución ocurre cuando las diferencias genéticas entre los individuos producen diferencias en la fecundidad o en la probabilidad de mortalidad, y por lo tanto diferencias en la contribución de los diferentes individuos al acervo genético de las generaciones futuras. La razón o proporción sexual (número de machos por hembra) y la estructura de edades influyen en la dinámica poblacional a través de variaciones en las tasas de natalidad y mortalidad relacionadas con el sexo y la edad. Estos aspectos de la estructura de las poblaciones contribuyen a los cambios que sufren las poblaciones a través del tiempo.

Una población puede estar aislada por barreras naturales, en cuyo caso se dice que es una población cerrada (no hay inmigración ni emigración). Más comúnmente, las poblaciones son abiertas, es decir, hay flujo (migración) de individuos entre poblaciones. Cuando no hay límites naturales que demarquen una población, el ecólogo puede poner un límite artificial para estudiarla (figura 1.1). El hecho de que una población sea cerrada o abierta es muy relevante para su demografía y su estructura genética. Estos aspectos se tratan en mayor detalle en el capítulo 2, en el cual se pone de relieve la importancia de pensar en poblaciones cuando se piensa en áreas protegidas.

Figura 1.1

Ilustración de una población abierta



Los límites de la población de estudio dentro del parche de bosque A son definidos arbitrariamente por el investigador y los individuos se mueven libremente tanto dentro del bosque como a través del potrero entre los bosques A y B.

Comunidad

La comunidad ecológica se ha definido tradicionalmente como el conjunto de las poblaciones de distintas especies que ocupan un área física definida e interactúan de alguna manera. Durante las últimas décadas se ha debatido sobre la naturaleza de las comunidades como entidades ecológicas; es decir, si se trata de "un todo integrado" que sigue unas reglas de ensamblaje o si es simplemente un agregado de especies que por azar coinciden en un lugar y tiempo y evolucionan independientemente (Strong *et al.*, 1984). Odum (1986) propuso un concepto holístico que concibe la comunidad como una unidad integrada por transformaciones metabólicas acopladas. Según esta visión, la comunidad tiene propiedades emergentes, es decir, propiedades del ente como un todo que son mucho más que la simple suma de los aportes de cada especie al sistema. Este concepto holístico defiende el punto de vista de que la comunidad es un "superorganismo" cuya organización y funcionamiento sólo pueden ser comprendidas cuando se le considera como una entidad global.

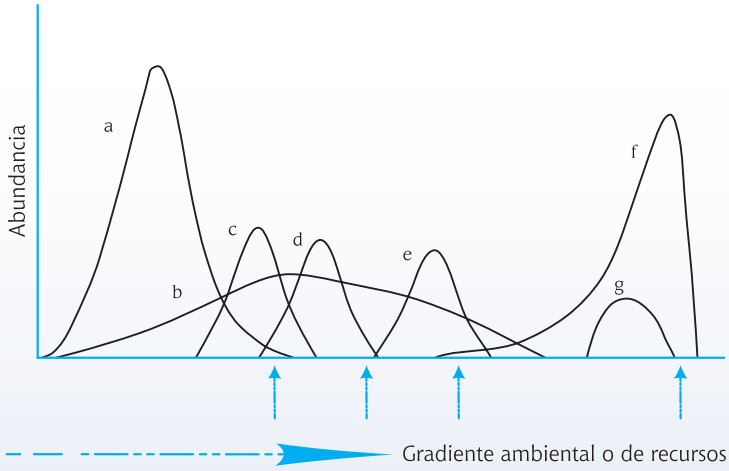
Otros autores ven la comunidad como un simple agregado de poblaciones de distintas especies que habitan en una misma área y que interactúan entre ellas a través de las relaciones usuales entre especies como son las relaciones tróficas, la competencia y el parasitismo. Este es un concepto individualista que sostiene que la estructura y el funcionamiento de la comunidad reflejan solamente la suma de las actividades de las especies que conforman las asociaciones locales y las interacciones entre ellas, y que no existe ninguna propiedad emergente.

La concepción individualista no significa que no existan propiedades que sólo tienen sentido en la comunidad. La comunidad posee estructuras y funciones que pueden estudiarse y describirse y que son atributos exclusivos de este nivel de organización. Las comunidades pueden describirse de acuerdo con características estructurales y funcionales como son los patrones de abundancia y biomasa de las especies, la presencia de especies dominantes o especies raras, la estructura de gremios (ver *nicho* más adelante) y de redes tróficas y las variaciones temporales, entre otras.

Algunas comunidades tienen límites geográficos o físicos definidos, como ocurre con los organismos acuáticos restringidos a estanques o cursos de agua, o comunidades terrestres definidas por una barrera o límite abrupto (por ejemplo, organismos que viven en cuevas). En este caso los límites ecológicos de distribución de las poblaciones de cada especie coinciden con los límites de la comunidad completa. Las poblaciones de las especies que conforman estas comunidades pueden ser cerradas o abiertas, dependiendo de que haya o no entrada y salida de individuos. Sin embargo, las comunidades terrestres generalmente no tienen límites precisos. Los límites son arbitrarios y definidos por el investigador. En este caso, las distribuciones de las especies que componen la comunidad se extienden independientemente unas de otras e independientemente de los límites definidos por el investigador. Por ejemplo, una serie de especies puede presentar unos patrones de distribución (medida como densidad poblacional) a lo largo de un gradiente ambiental, donde cada especie responde independientemente al gradiente y a las relaciones con otras especies (figura 1.2). La composición y estructura de la comunidad dependen del punto del gradiente en el cual el investigador realice su estudio. Es decir, la estructura y composición de las comunidades son variables en el espacio y el tiempo y es necesario tener en cuenta que los límites impuestos por el investigador generalmente son arbitrarios.

Figura 1.2

Distribución hipotética de 7 especies diferentes a lo largo de un gradiente ambiental (por ejemplo, temperatura o humedad)



La abundancia de las especies (eje y) varía de acuerdo con la parte del gradiente a la cual está adaptada cada una. Si el gradiente se muestrea en los puntos señalados con las flechas, la composición de la comunidad encontrada y las abundancias relativas de las especies serán diferentes.

Finalmente, las comunidades pueden definirse a distintas escalas espaciales. La escala de un estudio de una comunidad de aves del sotobosque puede ser de unas pocas hectáreas, pero un estudio de una comunidad de mamíferos depredadores requiere centenares o miles de hectáreas. Al otro extremo, el conjunto de organismos que habitan en el medio acuático de una bromelia puede considerarse una comunidad discreta.

Un criterio importante en el diseño de áreas protegidas es la representación de cada uno de los *ecosistemas* (ver más adelante) de una región, bajo el principio de la sombrilla (capítulo 13): al conservarse ecosistemas viables, se estarían conservando las comunidades que ellos contienen. Por lo tanto, el conocimiento de las comunidades es importante para poder evaluar la efectividad de dicho principio.

Hábitat

Este concepto ha sido usado desde diferentes perspectivas, que van desde las definiciones que tienen que ver con la asociación de una especie a un tipo de paisaje, hasta una detallada descripción del ambiente físico usado por los individuos de una especie (Block & Brennan, 1993). El término se ha prestado a mucha confusión, acentuada por la existencia de términos como macrohábitat, microhábitat, uso de hábitat, selección de hábitat y otros. En general, el término *hábitat* tiene que ver con la presencia de una especie en un lugar y su relación con atributos del ambiente físico y biótico.

Villée (1974) define el hábitat de un organismo como *el lugar donde vive, su área física, una parte específica de la superficie de la tierra, aire, suelo o agua*. Puede ser muy grande como el océano o muy pequeño

como el interior de un tronco podrido, pero siempre es un lugar definido físicamente. En un sitio particular pueden vivir varias especies de animales o plantas (es decir, comparten el mismo hábitat). El hábitat es la dirección o lugar donde vive un organismo (Odum, 1986). El hábitat describe dónde se encuentra un organismo y cómo los factores físicos y ambientales (que requiere para su supervivencia y reproducción) ejercen influencia en su distribución y abundancia (Block & Brennan, 1993).

El hábitat es una forma de considerar los sistemas biológicos desde la perspectiva del propio organismo (Ricklefs, 1998). Así, el hábitat existe "a la luz del organismo"; debe ser visto desde el punto de vista de la especie y juega un papel central al modelar la historia de vida de los organismos (Begon *et al.*, 1996).

El hábitat se puede definir de una manera jerárquica, a diferentes escalas de observación haciendo una analogía con la dirección de residencia de una persona: región, ciudad, barrio, casa. Así, la escala espacial puede variar desde el sustrato específico donde se encuentra un organismo, hasta los biomas que ocupa la distribución geográfica de una especie. Los hábitats también pueden variar en el grado de heterogeneidad interna, dependiendo de cómo lo perciba cada especie. Un pequeño pantano puede ser un hábitat heterogéneo para un escarabajo que ataca una agregación de pulgones, puede ser un hábitat homogéneo para un roedor que colecta semillas del fondo del pantano, y puede ser una pequeña parte de un hábitat heterogéneo para un depredador que se mueve en un área grande buscando sus presas.

En el tiempo, el hábitat puede ser: (1) relativamente constante si las condiciones propicias permanecen sin cambios mayores, (2) estacional y predecible cuando se alternan periodos favorables y desfavorables, (3) impredecible si los periodos propicios de duración variable son seguidos de periodos hostiles igualmente variables, o (4) efímero cuando tiene periodos favorables de corta duración, seguidos por periodos desfavorables de duración indefinida. En el espacio, los hábitats pueden ser: (1) continuos si el área propicia es más grande que la que un organismo puede cubrir, (2) discontinuos o en parches cuando existen áreas favorables y desfavorables y el organismo es capaz de dispersarse entre los parches favorables, o (3) aislado si el área propicia es muy restringida y muy lejos de otra área favorable (Block & Brennan, 1993).

A veces el concepto de hábitat se usa en abstracto (es decir, no referido a una especie particular) para referirse a un tipo de ambiente, como un bosque húmedo tropical o una pradera. En este caso es sinónimo de ecosistema o cobertura vegetal y una especie puede usar más de un "tipo de hábitat". Un concepto que se presta a mucha confusión es el de *calidad del hábitat* ("*habitat suitability*" o condición de ser adecuado). Cuando una especie usa más de un tipo de hábitat (ecosistema o tipo de vegetación), la aptitud darwiniana de los individuos (medida como la probabilidad de supervivencia o la fecundidad/éxito reproductivo), puede variar en los distintos tipos. Por lo tanto, los hábitats pueden ser clasificados de acuerdo con qué tan adecuados son para el organismo en cuestión. Se esperaría que la especie use preferencialmente el hábitat óptimo (es decir, el más adecuado o de más alta calidad, donde los individuos tienen la más alta probabilidad de supervivencia y éxito reproductivo) y, marginalmente los hábitats que son menos adecuados. El término "calidad de hábitat" ha sido también utilizado en el sentido de "integridad del ecosistema", especialmente en el contexto de indicadores biológicos (capítulo 11). Es importante distinguir los siguientes términos (Block & Brennan, 1993):

- **Uso del hábitat:** se refiere a la manera en la que una especie usa los diferentes ambientes o "tipos de hábitat" (elementos o

coberturas que componen un paisaje; capítulo 3) en los que ésta puede vivir. Los patrones de uso de hábitat pueden darse en el individuo cuando cada uno usa más de un tipo de hábitat, o en la población, cuando los distintos individuos viven en distintos hábitats. Por lo tanto, el patrón puede medirse como la proporción del tiempo que un individuo pasa en un tipo de hábitat, o como la proporción de la población que reside en cada tipo de hábitat (capítulo 3). Estos patrones de uso se relacionan con la calidad del hábitat.

- **Selección de hábitat:** es la respuesta conductual innata o aprendida que permite a un animal distinguir entre varios elementos del ambiente a varias escalas espaciales (macrohábitat, microhábitat) y seleccionar el lugar donde va a vivir.
- **Macrohábitat:** hábitat descrito a gran escala espacial; elementos a escala del paisaje (coberturas o tipos de vegetación) que se correlacionan con la distribución y abundancia de la especie a escala de poblaciones.
  Microhábitat: hábitat descrito a escala del individuo; elementos físicos y bióticos a los que responde un individuo. También se usa para describir un hábitat a muy pequeña escala espacial.
- **Hábitat crítico:** características físicas y bióticas esenciales para la conservación de una especie y las cuales pueden requerir manejo especial y consideraciones de protección.

En el contexto de la conservación de una especie, el concepto de hábitat es crítico pues determina qué es necesario conservar para que las poblaciones de esa especie persistan. Para esto es necesario saber cuáles son los requerimientos de hábitat de la especie en términos de su composición y estructura, del área necesaria para mantener una población y de los posibles cambios estacionales.

Nicho

Clásicamente el nicho se ha definido como el papel que juega una especie particular dentro de la comunidad ecológica; este concepto incluye no sólo el espacio físico ocupado por el organismo, sino también su papel funcional dentro de la comunidad (por ejemplo, su posición trófica) y su posición en los gradientes ambientales de temperatura, humedad, pH, tipo de suelo y otras condiciones que determinan su existencia (Odum, 1986). El nicho es una representación de la gama de condiciones que un organismo requiere o puede tolerar y las formas de vida que puede adoptar, esto es, su papel en el sistema ecológico (Ricklefs, 1998). Por consiguiente, el nicho ecológico depende no sólo de dónde vive el animal sino también de lo que hace (cómo transforma energía, cómo se comporta, cómo reacciona al medio físico y biótico – interacciones con otras especies– y lo transforma).

Retomando la analogía con las personas, se dice que el hábitat es la dirección y el nicho la profesión de un organismo, la cual depende de sus adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales. En 1958 Hutchinson definió el nicho como un espacio multidimensional –es decir, un espacio imaginario conformado por una serie de dimensiones o ejes, cada uno de los cuales representa un aspecto de la vida de un organismo determinado por factores como tolerancias fisiológicas, adaptaciones morfológicas y conductuales, posición dentro de la cadena trófica– dentro del cual viven y se reproducen los individuos que conforman una población de una especie (Ricklefs, 1998). Este concepto es una abstracción que abarca todos los factores bióticos, físicos y químicos que un organismo necesita para sobrevivir. Las poblaciones de una especie pueden ocupar nichos diferentes en distintas regiones, en función de factores como la estructura del hábitat, el alimento disponible y el número de competidores y depredadores, entre otros.

Un concepto relacionado con el nicho es el *gremio ecológico.* Un gremio se define como un conjunto de especies que explotan los recursos de manera similar (es decir, que ocupan nichos similares). Por ejemplo, una comunidad de aves de un bosque tropical usualmente se clasifica en gremios como los insectívoros del sotobosque y los frugívoros grandes del dosel, entre otros; es decir, especificando el tipo de alimento que explotan y el lugar del bosque donde lo obtienen. Las especies que conforman un gremio pueden potencialmente competir entre ellas por los recursos, pero pueden exhibir mecanismos para reducir esa competencia, subdividiendo aun más los nichos. Los gremios figuran prominentemente en temas como el estudio de los efectos de la fragmentación del bosque sobre los organismos (capítulo 6) y tienen relevancia para el diseño de áreas protegidas, pues la probabilidad de persistencia de algunos gremios depende de características del área. Por ejemplo, las aves frugívoras grandes del dosel son propensas a extinguirse cuando se fragmenta el bosque (Kattan *et al*., 1994), lo cual afectaría la integridad ecológica de una reserva pequeña y aislada.

Ecosistema

En el transcurso de sus vidas, los organismos transforman la energía y procesan los materiales a medida que metabolizan nutrientes, crecen y se reproducen. Al hacer esto, modifican las condiciones del ambiente y la cantidad de recursos disponibles para otros organismos. De esta forma contribuyen a los flujos de energía y al reciclado de elementos en el mundo natural. Los organismos con sus ambientes físicos y químicos constituyen un ecosistema (Ricklefs, 1998).

Un término usado con frecuencia en la literatura científica alemana y rusa es biogeocenosis, cuyo significado es "vida y tierra funcionando juntas". El término *ecosistema* fue propuesto por el botánico inglés A. G. Tansley en 1935, aunque el concepto de la unidad entre organismo y medio ambiente ya se manejaba en el ámbito biológico desde mucho antes. Tansley argumentaba que el sistema completo no sólo incluye el complejo formado por los organismos, sino también los complejos de factores físicos. Según él, los organismos no se pueden estudiar separados de su ambiente, con el cual forman una categoría de sistemas físicos múltiples en el universo cuya gama va desde el universo hasta el átomo. Sin embargo, este concepto habla del ecosistema como un superorganismo, como una unidad funcional.

Clásicamente se ha dicho que los organismos no son independientes, sino que forman partes interdependientes de unidades más complejas, inseparablemente ligados a su ambiente inerte, influenciándose recíprocamente. Una comunidad biótica y el ambiente físico conforman un ecosistema, es decir, el ecosistema abarca todos los organismos de un área dada y el medio ambiente físico en el que viven. Un ecosistema regula el flujo de energía derivada del sol y el ciclo de los elementos esenciales de los cuales depende la vida de las plantas, los animales y otros organismos de dicho sistema (Raven & Johnson, 1986). En el ecosistema un flujo de energía, derivado de las interacciones entre organismos y medio ambiente, conduce a una estructura trófica, una diversidad biológica y a ciclos de materiales (esto es, intercambio de materiales entre las partes vivas y las inertes) claramente definidos (Odum, 1986). Un ecosistema puede ser tan grande como el océano o un bosque, o tan pequeño como un acuario.

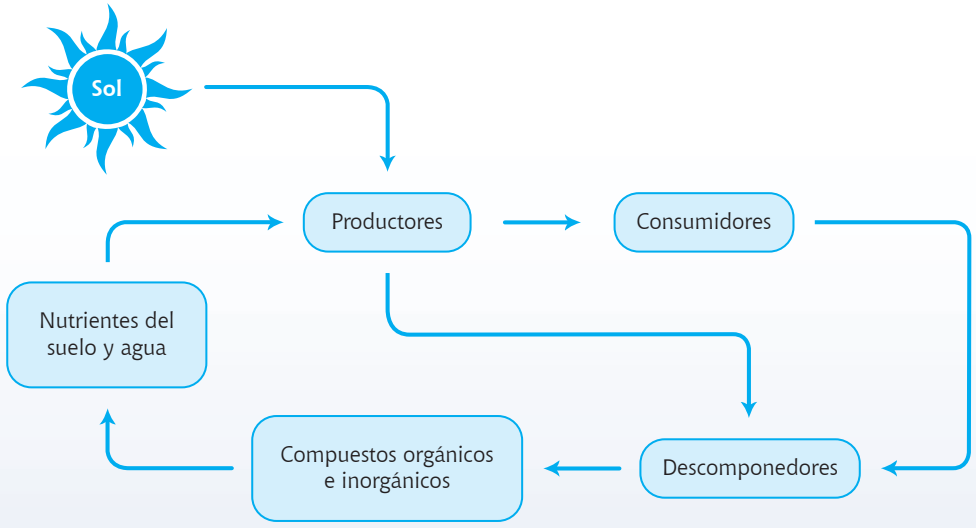
Los sistemas ecológicos son complejos y pueden incluir miles de organismos que viven en gran variedad de entornos individuales insertos dentro del ecosistema. El enfoque del ecosistema en ecología describe los organismos y sus actividades en términos de los flujos de energía y elementos químicos. De esta forma se pueden comparar las actividades de organismos muy diferentes como bacterias (que descomponen el suelo orgáni-

co al pie de un árbol) y aves (que buscan larvas en la copa de ese árbol). La interdependencia entre las partes biológica y física es la base del concepto de ecosistema (Ricklefs, 1998). Las partes bióticas y abióticas del ecosistema están ensambladas en un constante intercambio de materia a través del ciclo de nutrientes.

Un ecosistema, así sea grande y complejo o pequeño y simple, está constituido por organismos productores, consumidores y descomponedores, y componentes inorgánicos (figura 1.3). Desde el punto de vista trófico (de la nutrición) un ecosistema tiene dos componentes. En primer lugar, una parte autotrófica (que se nutre a sí misma), en la que los nutrientes del suelo y el agua y la energía del sol son capturados o fijados por los organismos y usados para formar compuestos orgánicos complejos que serán usados luego por los organismos como materiales de construcción para sus tejidos y como un recurso de energía para el mantenimiento de sus funciones. En segundo lugar, por una parte heterotrófica (que se alimenta de otros organismos), en la que las moléculas complejas experimentan reagrupación, utilización y descomposición. El compartimiento de los heterótrofos está compuesto por los consumidores, que ingieren otros organismos o materia orgánica formada por partículas y por los descomponedores, que desintegran los compuestos complejos de organismos muertos, absorben algunos de los productos de descomposición y liberan sustancias simples susceptibles de ser utilizadas por los productores, junto con sustancias orgánicas que proporcionaran energía para otros componentes del ecosistema (Odum, 1986; Villée, 1974).

Figura 1.3

Componentes de una red trófica



Los organismos productores transforman la energía solar en compuestos orgánicos. Los consumidores pueden existir en varios ámbitos: herbívoros que se alimentan directamente de los productores y carnívoros que se alimentan de los herbívoros. Al morir estos organismos son descompuestos y los componentes son retornados al medio como nutrientes.

Desde el punto de vista funcional, un ecosistema puede analizarse apropiadamente desde varias perspectivas: (1) los circuitos de energía, (2) las cadenas de alimentos, (3) los patrones de diversidad en el tiempo y el espacio, (4) los ciclos de nutrientes (biogeoquímicos), (5) del desarrollo y la evolución y (6) del control (cibernética). Los ecosistemas pueden concebirse y estudiarse en diversos tamaños. Un estanque, un lago, una extensión de bosque o un cultivo en un laboratorio constituyen una unidad de estudio. Un charco puede considerarse un ecosistema, con organismos y procesos característicos, a pesar de su existencia efímera (Odum, 1986). Mares, bosques, desiertos, pantanos y aguas corrientes comparten propiedades termodinámicas de flujos de energía y ciclos de nutrientes, con compuestos orgánicos e inorgánicos que interactúan, aunque su estructura y su funcionamiento difieran mucho. El ecólogo debe esforzarse por entender cómo los principios fundamentales de la física y la biología interactúan, teniendo en cuenta la heterogeneidad de la tierra que produce una variedad de ecosistemas (Ricklefs, 1998).

Si un ecosistema está compuesto por la comunidad biológica junto con el ambiente físico, estudiar la comunidad biológica y el ecosistema como entidades separadas sería un error. Ningún sistema ecológico, individuo, población o comunidad puede ser estudiada aislada del ambiente en el cual existe. Los flujos de energía y nutrientes han sido señalados más como características del ecosistema que como aspectos de la comunidad. Aunque los fenómenos dependen explícitamente de flujos entre componentes vivos y no vivos del ecosistema, el fundamento es que simplemente representan las rutas de aproximación para entender la estructura y función de la comunidad (Begon *et al.*, 1996).

En el diseño de sistemas de áreas protegidas el concepto de ecosistema es fundamental, pues uno de los objetivos del sistema es la conservación de una muestra representativa de la diversidad de ecosistemas de la región (capítulo 13). Por lo tanto, es necesario tener algún sistema de clasificación de ecosistemas que permita hacer un inventario regional y un análisis de vacíos.

Plancha 1

E. h. bonplandii

E. h. humboldt

La Planada | Chiribiquete | Farallones de Cali

Arriba: dos subespecies de la mariposa *Elzunia humboldt*, diferenciadas por su patrón de coloración. Ambas se distribuyen en las tres cordilleras colombianas entre 1700 y 2500 m. La subespecie *E. h. bonplandii* está amenazada por pérdida de hábitat (Constantino 1998) Abajo: tres especies crípticas del escarabajo estercolero *Deltochilum* grupo *parile*, muy similares externamente pero diferenciables por sus órganos copuladores.

© José Kattan y Claudia Medina

Capítulo 2

Poblaciones: las unidades básicas de la conservación

Por Gustavo Kattan y Leonor Valenzuela

Conservar la diversidad biológica se reduce en última instancia a evitar la extinción de las poblaciones que componen una especie; dicho de otra manera, el objetivo de la conservación es proveer las condiciones para que las poblaciones puedan persistir en el tiempo, idealmente sin ninguna intervención humana. Para poder proveer estas condiciones, es necesario tener un mínimo conocimiento de la dinámica de las poblaciones y sus requerimientos de recursos y espacio. Esta idea se encapsula en el concepto de *población viable*. Que una población sea viable significa que tiene alta probabilidad de persistir por un largo periodo de tiempo, gobernada por su propia dinámica. *Población mínima viable* se refiere al tamaño mínimo de población que puede cumplir con esta condición. Pero, ¿qué significan "alta probabilidad" y "largo periodo de tiempo"? Cualquier definición es arbitraria; se podría decir, por ejemplo, que se desea que la población tenga una probabilidad de 95% de persistir por 100 años. ¿Y qué significa persistir? Que la población permanezca con un tamaño que puede fluctuar pero que nunca será tan bajo que la población no pueda recuperar sus niveles "normales", durante el periodo de tiempo especificado.

Antes de continuar con la discusión de viabilidad de poblaciones, es necesario definir algunos conceptos básicos de la ecología de poblaciones, o el estudio de la dinámica de las poblaciones en relación con el ambiente físico y biótico (competencia intra e interespecífica, depredación, parasitismo) en que están inmersas. Estos conceptos pueden ampliarse consultando cualquier libro de ecología básica (por ejemplo, Begon *et al.*, 1996).

Conceptos básicos

Una población se puede definir como un grupo de individuos pertenecientes a una especie determinada, que coexisten en un lugar geográfico y que tienen alguna probabilidad de aparearse entre sí y producir progenie viable. Algunas poblaciones habitan en lugares que tienen límites bien definidos, como por ejemplo una isla, un lago, o un parche discreto de un determinado tipo de ecosistema (por ejemplo, un parche de bosque aislado en medio de potreros). Sin embargo, en la práctica es difícil trazar límites precisos para una población, si ésta es continua en el espacio. Para resolver ese pro-

blema, podemos definir artificialmente unos límites para estudiar una población; en este caso, a veces se aplica el término *deme*. El término demografía se refiere al estudio de los parámetros vitales de un deme. Los "parámetros" se refieren a la población total, que es desconocida; normalmente el estudio se basa en estadísticos obtenidos a partir de muestras tomadas de esta población. Si uno estudia una pequeña porción de una población de una especie que ocupa un área extensa, debe tener cuidado al extrapolar los hallazgos obtenidos en este sitio a otros sitios, pues es probable que exista variación espacial en dichos parámetros; además, puede haber variación temporal.

Los organismos pueden ser *semélparos,* es decir, que se reproducen una vez en su vida y luego mueren, o *iteróparos*, o sea que se reproducen varias veces durante su existencia. Los organismos semélparos son frecuentemente especies estacionales o anuales (por ejemplo, las moscas de mayo, insectos acuáticos del orden Ephemeroptera). A veces las poblaciones de estos organismos crecen rápidamente en un sitio y luego desaparecen, para luego aparecer en el mismo u otro sitio (llamadas también "especies fugitivas" por este comportamiento). Algunos organismos que viven varios años, como algunas especies de salmones, también pueden ser semélparos.

El conjunto de todos los individuos nacidos en una estación reproductiva se denomina *cohorte*. En organismos con reproducción estacional, las cohortes son discretas (producidas en un corto periodo de tiempo). En los organismos iteróparos las cohortes pueden ser discretas si hay una época de reproducción definida en el año (por ejemplo, en el verano de zona templada). Si hay reproducción continua a lo largo del año, las cohortes son más difíciles de definir, como es el caso de muchos organismos tropicales, aunque en los trópicos también puede haber estacionalidad en la reproducción. En los organismos semélparos, cada cohorte es una generación; en los organismos iteróparos –que normalmente viven varios años– puede haber superposición de generaciones.

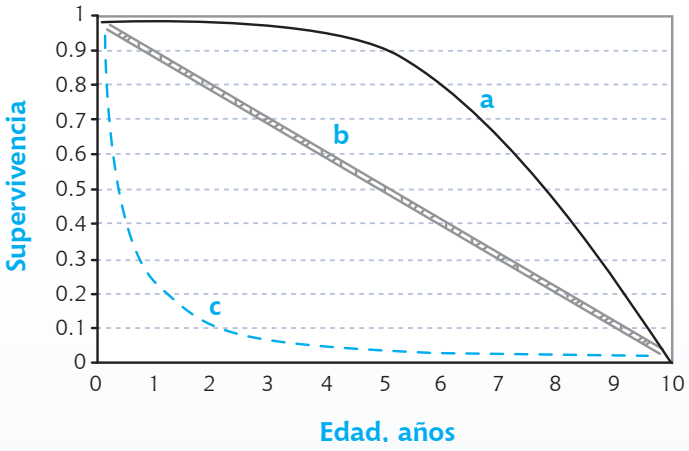
Los procesos demográficos principales son la natalidad y la mortalidad (dejando de lado por el momento la migración). Para los individuos, nacer y morir son eventos únicos, pero para las poblaciones se pueden definir los siguientes términos (para muchas especies de plantas y animales estos parámetros dependen de la edad del individuo):

- **Tasa de natalidad:** número promedio de descendientes producidos por individuo durante una unidad de tiempo, generalmente un año o una estación reproductiva. A veces se expresa como número de hembras producidas por hembra por unidad de tiempo.
- **Tasa de mortalidad:** número de muertes de individuos por unidad de tiempo.
- **Supervivencia:** fracción de individuos de una cohorte que sobreviven hasta la edad x, o probabilidad de que un recién nacido sobreviva hasta la edad x (expresado como l_x); la supervivencia con respecto a la edad se puede mostrar en una curva de supervivencia (figura 2.1).
- **Expectativa de vida:** probabilidad que tiene un individuo de sobrevivir según su edad; la expectativa de vida para un recién nacido es la expectativa de vida de la cohorte.
- **Fecundidad:** número promedio de descendientes producidos por un individuo a la edad x (expresado como m_x).
- **Tiempo de generación (T):** en especies semélparas, es el tiempo transcurrido entre el nacimiento de una cohorte y el nacimiento de la siguiente. En especies iteróparas con superposición de generaciones es un poco más difícil de definir:

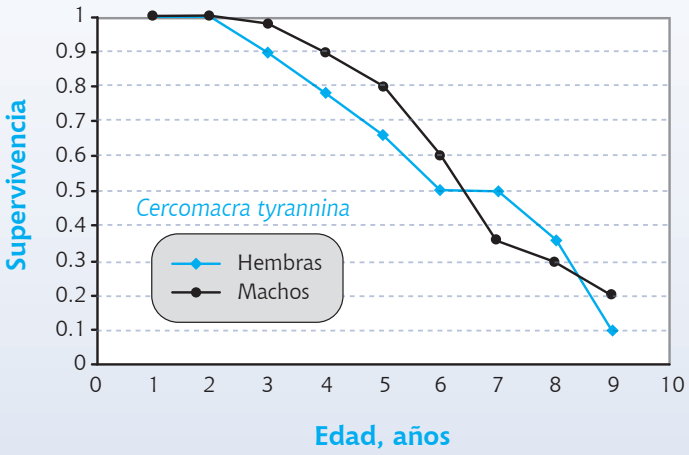
Figura 2.1

Curvas de supervivencia de una cohorte, expresada como la proporción de individuos que sobrevive en el tiempo

A. Curvas hipotéticas (adaptado de Pianka, 1978). a. Alta supervivencia de juveniles; b. La supervivencia decrece linealmente con el tiempo; c. Alta mortalidad de juveniles.



B. Curvas de supervivencia de un ave neotropical, el hormiguero negruzco (*Cercomacra tyrannina*) en Panamá (Morton & Stutchbury, 2000).



puede describirse como la edad promedio de maternidad, o el tiempo promedio entre el nacimiento de un individuo y el nacimiento de su cría promedio. Se puede calcular aproximadamente como $T = (\alpha + \omega)/2$, donde α es la edad de una hembra promedio en su primera reproducción y ω es la edad de la última reproducción. En el recuadro 2.1 se muestra otra forma de calcular *T*.

Todos estos parámetros se pueden mostrar en una *tabla de vida* que resume la dinámica de una población en cuanto a sus tasas de supervivencia y fecundidad por edades (recuadro 2.1). Un parámetro clave en la dinámica de una población es la *tasa reproductiva neta* (representada por R_0). Éste es el número promedio total de crías hembras producidas por cada hembra durante su vida. Si $R_0 = 1$, la población está estable, ya que cada hembra produce en promedio una hembra que la reemplaza en una generación. Si $R_0 < 1$ la población está disminuyendo y si $R_0 > 1$ la población está aumentando. Esta cantidad también se llama *tasa de reemplazo* de la población. Otro parámetro muy utilizado es la *tasa finita de crecimiento*, λ. Su descripción es muy similar a la de R_0, pero se aplica a poblaciones que tienen estructura de edades estable.

Recuadro 2.1

Tabla de vida de una cohorte

La tabla de vida de una cohorte muestra la supervivencia y fecundidad por clases de edad y permite calcular algunos parámetros de la población. A continuación se muestra una tabla de vida simplificada para una especie hipotética.

Edad	l_x	m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
0	1,0	0,0	0,00	0,00
1	0,8	0,2	0,16	0,16
2	0,6	0,3	0,18	0,36
3	0,4	1,0	0,40	1,20
4	0,4	0,6	0,24	0,96
5	0,2	0,1	0,02	0,10
6	0,0	0,1	0,00	0,00
Σ			$R_0 = 1,0$	$T = 2,78$

Esta tabla muestra, para una cohorte que vive 6 unidades de tiempo (e. g., años), la probabilidad de estar vivo a la edad *x* (l_x), el número promedio de crías producidas por hembra de edad *x* (m_x), y dos parámetros adicionales: (1) la *tasa reproductiva neta* R_0 (la sumatoria de la cuarta columna) es el número promedio total de crías hembras producidas por cada hembra durante su vida (ver texto); (2) el tiempo de generación *T* (la sumatoria de la quinta columna), pero esta fórmula aplica sólo a poblaciones estables.

Adaptado de Pianka, 1978.

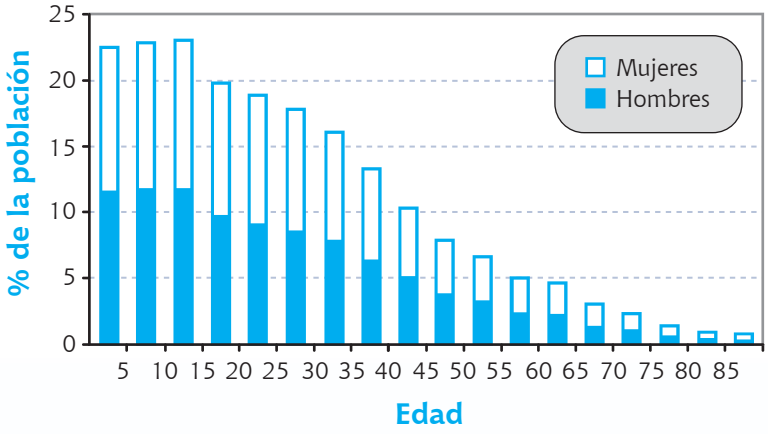
Estructura de edades

En el caso de organismos que viven varios años y que tienen superposición de generaciones, un aspecto importante de la estructura de la población es la estructura de edades (figura 2.2). Esto se refiere a la proporción de individuos de la población que pertenecen a cada clase de edad (que pueden definirse por diferentes intervalos de tiempo). La estructura de edades influye en parámetros como la tasa de crecimiento. Dos poblaciones que tengan las mismas tasas de mortalidad y fecundidad pero distintas estructuras de edades, pueden tener diferentes tasas de crecimiento.

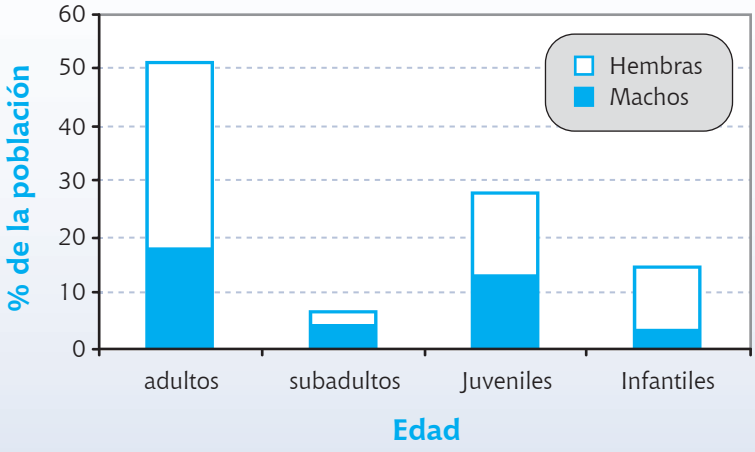
Figura 2.2

Estructura de edades

A. Estructura típica con forma de pirámide de una población humana, en la que la mayoría de la población está conformada por individuos jóvenes (censo de Colombia 2005, Dane).



B. Estructura de edades de una población de monos aulladores en una reserva en la cordillera Central (Gómez-Posada *et al.*, 2007).



Si una población tiene tasas de mortalidad y fecundidad constantes, eventualmente alcanza una distribución de edades estable, es decir, que la estructura de edades se mantiene constante en el tiempo. Dicho de otra manera, la proporción de la población que hay en cada clase de edad no cambia a través de los años. Esto no significa que la población no esté creciendo. La población puede aumentar y disminuir, pero las proporciones de las clases de edad no cambian. En general se supone que los vertebrados grandes tienen estructuras de edades estables, pero esto no necesariamente es así (Coulson *et al.*, 2001).

Crecimiento poblacional

El modelo más sencillo para describir el cambio en el tamaño de una población abierta (con migración) es el siguiente:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E$$

Donde N_{t+1} es el número de individuos en la población en el tiempo $t + 1$; N_t es el número de individuos en el tiempo t (o sea el momento actual); B es el número total de nacimientos; D, el número total de muertes; I, el número de individuos que inmigran a la población y E, el número de individuos que emigran de la población en un intervalo de tiempo (por ejemplo, un intervalo de un año). Estos factores operan en distintos ámbitos. Los nacimientos y las muertes dependen de factores locales (por ejemplo, disponibilidad de recursos), mientras que las emigraciones e inmigraciones dependen de los movimientos de los individuos a escala de un paisaje que puede incluir varias poblaciones, las cuales pueden ser continuas o discontinuas. Por lo tanto, para entender los procesos de migración, tenemos que tener en cuenta todas las poblaciones que se conectan entre sí. Si no hay migración, la población es cerrada y depende sólo del número de nacimientos y muertes.

Las poblaciones de muchos organismos tienen ciclos de crecimiento exponencial. Este es el tipo de crecimiento típico de una colonia de bacterias. Muchas especies de insectos o plantas pioneras con ciclos de vida anuales pueden tener explosiones poblacionales. En las especies anuales (o con alguna otra estacionalidad), los adultos se reproducen y mueren y la población permanece en el mismo sitio en forma de huevos o semillas hasta el siguiente ciclo anual. En el caso de las especies pioneras, la población crece exponencialmente en un sitio por un tiempo determinado, pero al avanzar la sucesión ecológica se extingue localmente. Mientras tanto, se han abierto oportunidades de colonización en otro sitio, donde se repite el ciclo (especies fugitivas).

En las especies anuales y pioneras, las tasas de natalidad y mortalidad a menudo son independientes de la densidad de individuos de la misma especie. En otras especies, incluyendo la mayoría de los vertebrados, las tasas de natalidad y mortalidad son dependientes de la densidad. Cuando la densidad es muy alta en un sitio, las tasas de natalidad disminuyen (disminuye la fecundidad de las hembras) y las tasas de mortalidad aumentan (debido a la competencia por los recursos). Por ejemplo, en un estudio sobre las poblaciones de la rata espinosa, *Proechimys semispinosus*, que han quedado aisladas en las islas del lago Gatún en el canal de Panamá, se observó que las poblaciones estaban limitadas por la disponibilidad de alimento y reguladas por factores que dependían de la densidad de ratas. Así, la densidad de individuos jóvenes por hembra adulta aumentó cuando se redujo la densidad de hembras adultas (Adler, 2002). Es decir, cuando la densidad es baja las tasas de crecimiento poblacional son altas, pero al aumentar la densidad las tasas de crecimiento poblacional van disminuyendo

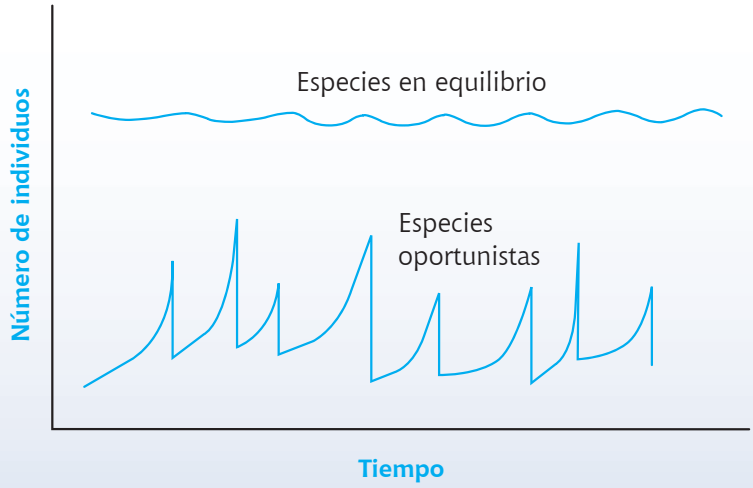
hasta llegar a cero y la población permanece estable. El tamaño de población cuando la especie alcanza la estabilidad se denomina capacidad de carga del ecosistema para esa especie particular.

En la realidad, el tamaño de la población puede variar alrededor de este punto de equilibrio debido a variaciones anuales en las tasas de natalidad y mortalidad, causadas por variaciones en las condiciones climáticas y en la disponibilidad de recursos y por interacciones bióticas –por ejemplo, depredación o parasitismo– (figura 2.3). A veces estas variaciones pueden ser extremas. En Venezuela, una población de monos aulladores, *Aloutta seniculus*, fluctuó irregularmente a lo largo de treinta años, con un periodo largo de crecimiento seguido de una declinación drástica (figura 2.3). El crecimiento poblacional fue influenciado por diferentes factores, como el tamaño y formación de grupos sociales, la disponibilidad de alimento, la precipitación y la incidencia de enfermedades y parásitos. Estas fluctuaciones irregulares y las declinaciones periódicas en el tamaño de las poblaciones pueden reflejar adaptaciones o respuestas a eventos impredecibles (Rudran & Fernández-Duque, 2003). Además, la capacidad de carga de un área determinada puede variar tanto por factores internos de ésta, como por perturbaciones de origen externo.

Figura 2.3

Fluctuaciones poblacionales

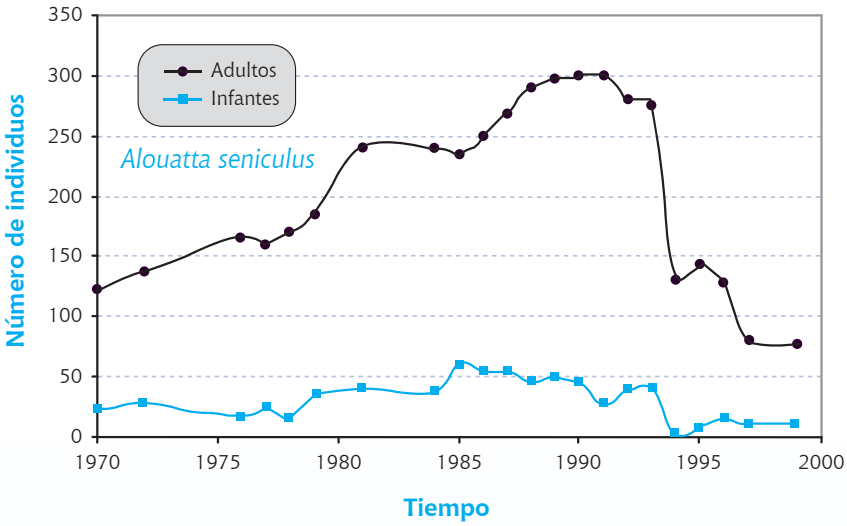
A. Gráficas teóricas para especies en equilibrio y especies oportunistas.



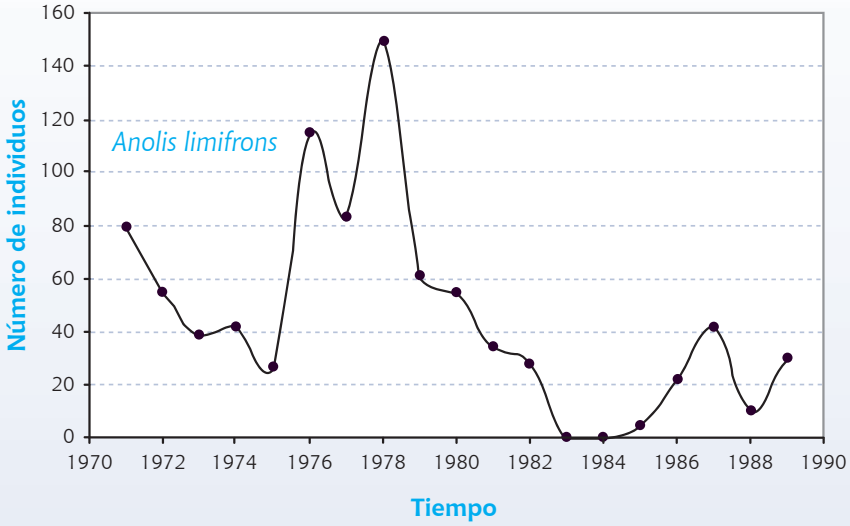
Sigue

Continúa

B. Variación temporal de una población de mono aullador en Venezuela (Rudran & Fernández, 2003).



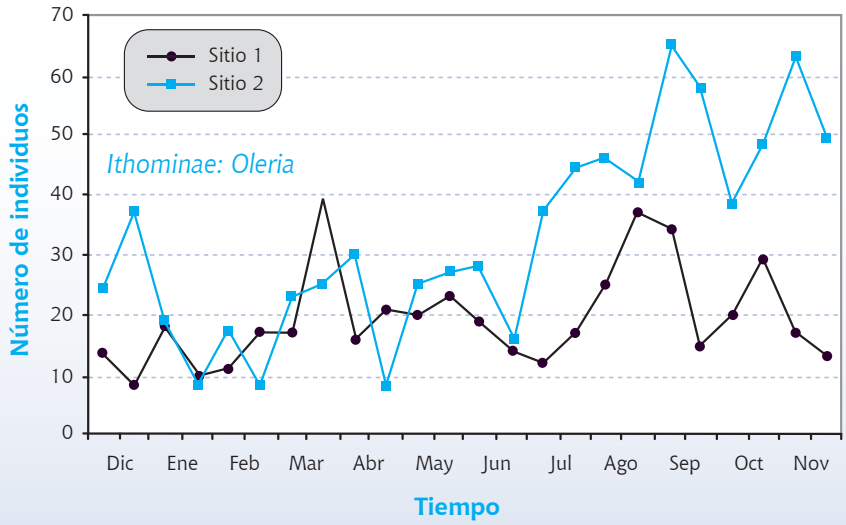
C. Variaciones anuales en una población de una lagartija (plancha 2) en Panamá (Andrews, 1991).



Sigue

Continúa

D. Fluctuaciones en el número de mariposas itóminas observadas en dos puntos de muestreo en un lugar de la cordillera Central de Colombia (Correa & Kattan, 2008).



Dispersión de la población

Hasta ahora se ha hablado de poblaciones en términos abstractos, sin ninguna referencia al espacio que ocupan. El tamaño de una población siempre tiene que estar referido a un espacio determinado. El número de individuos dividido por el área es la densidad general de la población en ese espacio. Sin embargo, los individuos normalmente no están distribuidos en ese espacio de manera uniforme. Las plantas están fijas en un sitio y es posible determinar la distribución espacial de los individuos con respecto a características como suelos, topografía y microclima; la distribución de las plantas también puede estar determinada por factores bióticos como competencia, parasitismo o herbivoría. En el caso de la mayoría de los animales, por ser móviles (excepto algunos organismos sésiles, principalmente en hábitats acuáticos), es más difícil determinar la distribución o dispersión espacial de los individuos y además ésta puede cambiar constantemente. De todas maneras, pueden definirse tres tipos de dispersión: agregada, aleatoria y regular.

Algunos animales son muy sedentarios y su distribución está determinada por la distribución de algún recurso. Por ejemplo, muchos insectos hemípteros chupadores están asociados a ciertas plantas y obviamente se encuentran donde éstas están y su distribución normalmente es agregada. Otro ejemplo es el de organismos como las mariposas, que aunque pueden ser muy móviles y desplazarse grandes distancias cuando son adultas, en estado de larva son sedentarias y su distribución está determinada por la de sus plantas hospederas.

Los vertebrados, principalmente las aves y los mamíferos, tienden a ser móviles, pero muchas especies son territoriales. Un territorio es un espacio defendido por un individuo (o un grupo familiar en algunos casos),

en el cual encuentra los recursos necesarios como alimento y refugio. Un territorio puede ser temporal, como el que establece un colibrí alrededor de un arbusto en flor, o permanente, en cuyo caso los individuos pueden permanecer dentro del territorio durante gran parte o la totalidad de su vida. El pato de torrentes, *Merganetta armata*, por ejemplo, posee territorios multipropósito. En el río Otún (Risaralda) cada pareja mantiene un territorio con limites bien definidos y longitudes que varían entre 200 y 1000 m (figura 2.4; Cardona & Kattan, 2008). En las especies territoriales, la distribución de los individuos tiende a ser segregada, es decir, con poca o ninguna superposición entre los territorios, como en el caso del ave *Myrmotherula fulventris* (figura 2.4). Puede haber mucha variabilidad en la forma y el tamaño de los territorios, dependiendo de la heterogeneidad del hábitat.

Otras especies no son territoriales, pero los individuos permanecen dentro de un *área* o *ámbito de actividad* ("home range"), dentro de la cual llevan a cabo todas sus actividades, aunque no la defienden activamente. Las áreas de actividad de los distintos individuos pueden traslaparse o ser más o menos segregadas. Algunas especies viven en grupos sociales –como los casos del mono aullador, *Alouatta seniculus*, y de la perdiz colorada, *Odontophorus hyperythrus* (figura 2.4)– generalmente conformados por individuos con alguna relación de parentesco que pueden tener un área de actividad o un territorio fijo, o pueden ser más o menos móviles. En todos estos casos, puede existir una población flotante de individuos que no tienen un área o un territorio definido, sino que deambulan por la región. Estos son por lo general juveniles o subadultos que están buscando un sitio para establecerse y pueden entrar y salir de las poblaciones. Esto es particularmente común y puede causar confusión cuando el investigador ha delimitado artificialmente el área de la población que quiere estudiar dentro de una extensión de hábitat continuo y está tratando de contar los individuos que viven en esa área. Por último, algunas especies pueden ser bastante nómadas y no detenerse en un sitio sino cuando van a reproducirse, como sucede por ejemplo con algunas especies de loras.

La distribución espacial de los individuos o dispersión de la población está determinada entonces por factores como la distribución de recursos utilizados por la especie y su sistema social (individuos solitarios, parejas territoriales, grupos sociales territoriales). Además, la dispersión espacial y la densidad poblacional dependen de otros factores como el tamaño corporal y la posición en la cadena trófica. Mientras más grande sea un organismo (dentro de un determinado grupo trófico, por ejemplo herbívoros o carnívoros), más espacio necesita para encontrar la energía necesaria para mantener sus actividades. Por otra parte, mientras más alto esté un animal en la pirámide trófica, más espacio necesita: los animales carnívoros necesitan mucho más espacio que los herbívoros. Por ejemplo, en el Parque Nacional Tinigua un grupo de monos aulladores, que se alimentan de frutos y follaje, utiliza un área de acción de unas 15 ha (Izawa, 1997), mientras que un grupo de micos maiceros *Cebus apella* que son más insectívoros, necesita un área de acción de 158 ha (Gómez-Posada, 2003).

La consecuencia de todo esto es que la distribución espacial de los individuos, conocida también como dispersión de la población, puede ser muy variable dependiendo de la heterogeneidad ambiental y otros factores como los mencionados antes. Esta variabilidad se presenta no sólo entre especies, sino entre poblaciones de una especie o incluso dentro de una población, pues depende de las condiciones locales; es decir, una misma especie puede tener diferentes organizaciones sociales y diferentes patrones de dispersión, dependiendo de las características de cada sitio. Por lo tanto, dentro de un área de estudio, la densidad poblacional de una especie puede ser muy

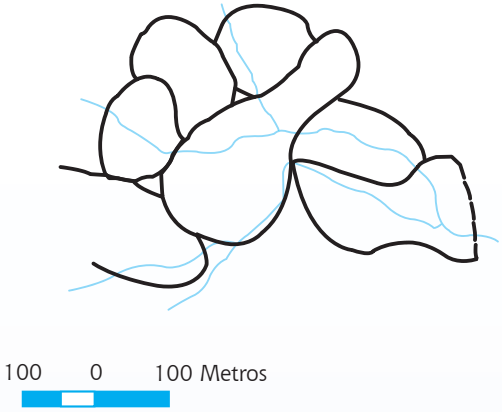
variable y esta variabilidad es mayor mientras más grande sea el área considerada (porque a mayor área, mayor probabilidad de encontrar heterogeneidad ambiental). La dispersión y la densidad también pueden ser variables en el tiempo, por ciclos anuales o por cambios estacionales en la disponibilidad de recursos.

Figura 2.4

Territorios y áreas de actividad

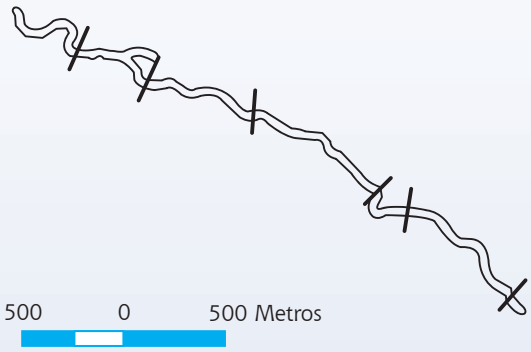
A. *Myrmotherula fulviventris*

Territorios de un ave neotropical, el hormiguerito barbiescamado, en Panamá; los territorios son estables en el tiempo, pero los individuos que los defienden pueden cambiar (Greenberg & Gradwohl, 1997).



B. *Merganetta armata*

Territorios lineales defendidos por parejas del pato de torrentes a lo largo del río Otún (Cardona & Kattan, 2008).

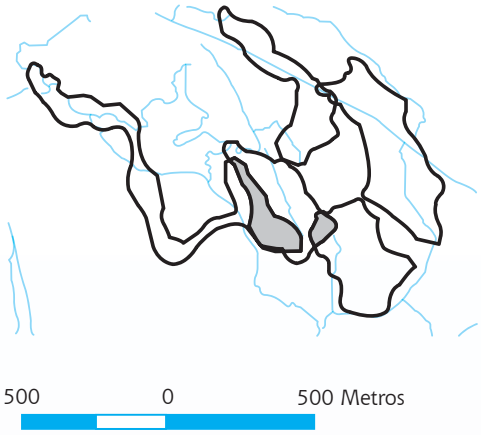


Sigue

Continúa

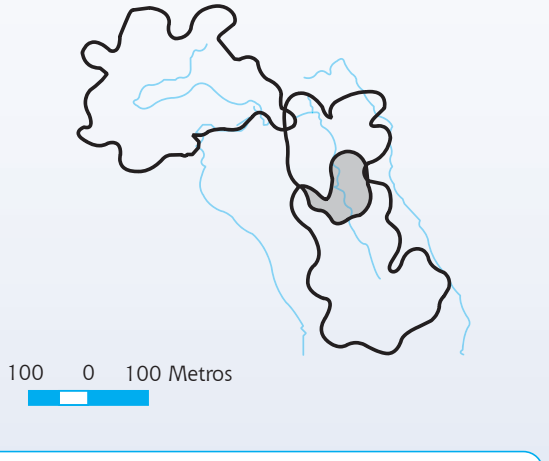
C. *Alouatta seniculus*

Áreas de actividad de grupos sociales de mono aullador rojo (plancha 2), compuestos por un macho alfa, una o dos hembras adultas y varios subadultos e infantes, en un bosque en la cordillera Central (Gómez-Posada *et al.*, 2007).



D. *Odontophorus hyperythrus*

Territorios de grupos de perdiz colorada, compuestos por una pareja y sus crías, en la cordillera Central (Franco *et al.*, 2006).



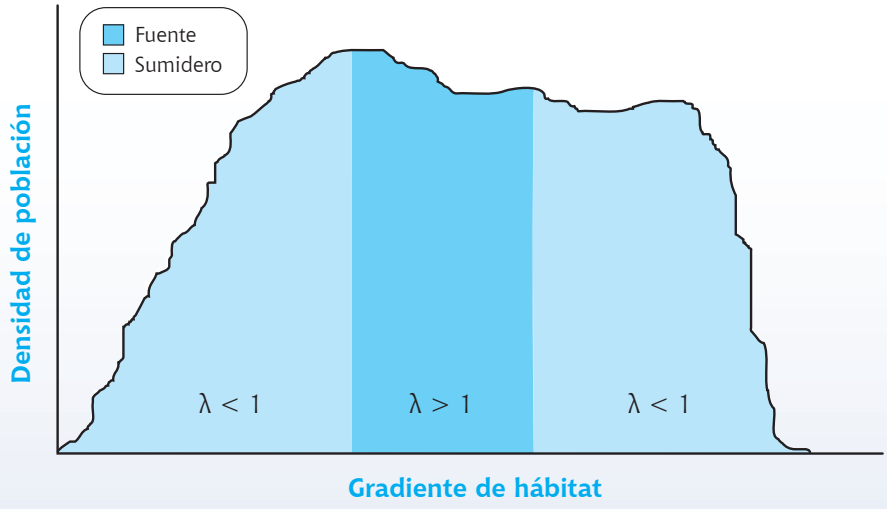
Migración y dinámica de fuentes y sumideros

Hasta ahora se ha ignorado el papel de la migración en la dinámica de las poblaciones. Es decir, no hemos tenido en cuenta los individuos que entran o salen de una población, sea esta definida por límites naturales o artificiales, como en el caso de un estudio determinado. Los individuos migrantes son por lo general propágulos o juveniles (semillas llevadas por algún vector en el caso de las plantas) que salen de su área natal y se establecen en otro sitio (diseminación posnatal). Estos individuos pueden establecerse en sitios no ocupados por la especie, en cuyo caso son colonizadores que inician una población (por ejemplo, especies pioneras que invaden un área recientemente perturbada), o pueden ingresar a poblaciones ya establecidas. Los individuos flotantes en una población, pueden ser individuos migrantes que están en busca de un sitio donde establecerse y pueden proceder de sitios cercanos o lejanos, según la especie.

En la sección anterior se indicó que dentro de una región puede existir variación en la densidad poblacional de una especie determinada y que está variación es más probable mientras más grande sea el área, ya que hay más heterogeneidad ambiental. La heterogeneidad ambiental también puede ser de origen antrópico, como ocurre en los ecosistemas alterados o fragmentados. Esta variación espacial también puede observarse en los parámetros demográficos, es decir, las tasas de natalidad y mortalidad para una especie pueden variar dentro de una región. En algunas áreas las tasas de natalidad pueden ser mayores que las tasas de mortalidad (figura 2.5), por lo que localmente la población tiene tasas de crecimiento positivas ($\lambda > 1$). En otras áreas, las tasas de mortalidad pueden ser mayores que las tasas de natalidad y por lo tanto la población disminuye ($\lambda < 1$). Las áreas donde la población está en

Figura 2.5

Modelo de dinámica de fuentes y sumideros para poblaciones de una especie distribuidas a lo largo de un gradiente simple, que representa qué tan apropiado es el hábitat para la especie, lo cual se ve reflejado en su densidad poblacional



Tomado de Feinsinger 2003, con permiso

crecimiento se denominan *fuentes*, pues producen un "exceso" de individuos que están disponibles para emigrar; las áreas donde la población decrece se denominan *sumideros*, pues las tasas negativas de crecimiento las llevarían eventualmente a la extinción, a menos que sean rescatadas por inmigrantes que provienen de las fuentes (efecto de "rescate"; Brown & Kodric-Brown, 1977).

La dinámica poblacional de fuentes y sumideros puede ocurrir a muchas escalas espaciales; desde la local (por ejemplo, poblaciones que ocupan parches de distintos tipos de hábitat en un paisaje; ver definición de "calidad de hábitat", capítulo 1) hasta la regional o, incluso, a escala de toda la distribución geográfica de una especie. Las áreas fuente y sumidero pueden ser contiguas, o estar separadas físicamente pero conectadas por medio de la migración. En este caso, los migrantes pueden atravesar las áreas intermedias para pasar de una población a otra, aun cuando esta área intermedia sea hábitat inapropiado para la especie (capítulo 3). Dependiendo del balance de fuentes y sumideros locales, a escala regional la población de una especie puede permanecer estable, aumentar o disminuir. A menudo las poblaciones de una determinada especie que se encuentran cerca de los límites de distribución geográfica se comportan como sumideros (debido a que se encuentran cerca de sus límites de tolerancia ambiental), que son mantenidos por inmigración de individuos procedentes de las áreas más centrales de la distribución, las cuales son fuentes. Por ejemplo, en un gradiente altitudinal las poblaciones que se encuentran hacia los límites de elevación de la especie pueden ser sumideros; así, cuando se fragmentan las poblaciones, si los sumideros se aíslan de las fuentes, estas poblaciones sumidero pueden extinguirse rápidamente.

Aun cuando la dinámica de fuentes y sumideros es difícil de documentar en poblaciones silvestres, ya que se requieren estudios de dinámica poblacional de mediano a largo plazo, éste es un concepto muy importante en el diseño de reservas. Si una especie regional tiene esta dinámica y sólo se protegen los sumideros, o se aíslan los sumideros de las fuentes, estas poblaciones estarían condenadas a la extinción. Por lo tanto, aunque no se tenga una documentación rigurosa de la dinámica de fuentes y sumideros, hay ciertos principios generales que se pueden aplicar, como por ejemplo no aislar poblaciones que están en sus límites de distribución. La existencia de sistemas de fuentes y sumideros poblacionales ha sido documentada en algunos estudios en zona templada (Foppen *et al.*, 2000), pero hasta el momento no hay estudios que la documenten en áreas tropicales, aunque es muy probable que esta situación sea ubicua.

Metapoblaciones

Si en una región se fragmenta un ecosistema y en cada fragmento o parche de hábitat queda confinada una subpoblación de una determinada especie, esto podría dar como resultado que la especie en cuestión tenga una estructura de metapoblación, si cumple con los siguientes criterios (Hanski & Gilpin, 1997):

1) todos los parches de hábitat son más o menos del mismo tamaño;
2) las subpoblaciones son relativamente pequeñas, de modo que cada una tiene una cierta probabilidad de extinguirse en un periodo de tiempo;
3) no existe una subpoblación lo suficientemente grande como para tener una alta probabilidad de persistir por sí sola por un tiempo largo (es decir, una fuente permanente de migrantes; en este caso se aplican modelos de continente-isla);
4) la especie no puede ocupar los hábitats de la matriz, pero sí puede cruzarla;
5) puede haber migración de individuos entre cualquier par de parches;
6) las tasas de migración son relativamente bajas, pero suficientes para recolonizar

los parches donde se ha extinguido la subpoblación.

Si estos criterios se cumplen, a escala regional la población puede visualizarse como luces que se encienden y apagan intermitentemente; cada bombilla es un parche de hábitat que contiene una subpoblación. Cuando la luz está encendida, hay una población establecida en el parche. Cuando la luz se apaga, la subpoblación se extingue. En cualquier momento en el tiempo, hay un número de bombillas encendidas (parches ocupados) y otras apagadas (parches no ocupados por la especie), pero *a escala regional* la metapoblación persiste en el tiempo. En los modelos de metapoblaciones, el parámetro poblacional principal es la proporción de parches ocupados en un momento determinado. Estos modelos se aplican cuando las tasas de migración entre parches son relativamente bajas. Si las tasas de migración son altas, entonces las probabilidades de que una subpoblación se extinga son bajas y todas las subpoblaciones están conectadas. Por otro lado, si no hay migración entre parches (la especie no puede cruzar la matriz), cada subpoblación está aislada y sujeta a su propio destino.

La estructura de metapoblación puede presentarse en la naturaleza en sistemas naturalmente fragmentados (por ejemplo, archipiélagos de pequeños islotes o sistemas de humedales). Sin embargo, estos modelos han sido muy útiles para estudiar sistemas terrestres fragmentados por las actividades humanas. En estas situaciones, la dinámica de metapoblación es vital para que la especie persista en una región, aun cuando en un momento determinado haya algunos parches desocupados (pero con potencial de ser recolonizados). El desarrollo de la teoría de metapoblaciones es reciente y aún no hay estudios empíricos que documenten esta dinámica en organismos tropicales. Sin embargo, el uso de estos modelos puede contribuir al manejo de poblaciones fragmentadas (capítulo 6).

Genética de pequeñas poblaciones

¿Por qué es importante la genética para la dinámica de las poblaciones? La importancia de la diversidad genética radica en el mantenimiento de un reservorio de variación y de respuesta a los cambios en el medio, que permite la adaptación y la supervivencia de la población (Hartl, 2000). Por lo tanto, la viabilidad de la población dependerá en gran parte de dicha diversidad. La diversidad genética por lo general disminuye al disminuir el tamaño de las poblaciones. Las poblaciones pequeñas tienen mayor vulnerabilidad debido a que:

1) La tasa de cambio evolutivo y la capacidad de adaptación en una población son proporcionales a la diversidad genética; es decir, la pérdida de ésta reduce las opciones evolutivas futuras.
2) La heterocigosidad, o variación genética intrapoblacional, está positivamente relacionada con la aptitud evolutiva; las poblaciones pequeñas con poca diversidad genética pueden tener altas probabilidades de presentar depresión endogámica.

La diversidad genética se puede medir en tres niveles: (1) la heterocigosidad dentro de un individuo (proporción de loci heterocigotos); (2) la variación entre individuos dentro de una población, en cuanto a los alelos presentes y sus frecuencias; y (3) la variación entre poblaciones, en cuanto a divergencia en los alelos que contienen y sus frecuencias.

En el contexto de la conservación de poblaciones silvestres, la pérdida de variabilidad genética puede ocurrir por tres factores

principales. En primer lugar, cuando unos pocos individuos establecen una población, la constitución genética de ésta depende de la de los fundadores. Si son muy pocos individuos (o son emparentados), el acervo genético de la población es una pequeña muestra del acervo total de la especie. Esta reducción se conoce como *efecto fundador.*

Una segunda forma de reducción de la variabilidad genética ocurre en los llamados *cuellos de botella demográficos*, los cuales ocurren cuando una población sufre una disminución severa y repentina, causada por ejemplo por una catástrofe o una epidemia. Una consecuencia de esto es que los individuos que sobreviven pueden contener una pequeña porción de la variación genética que tenía la población (o la especie) antes de la catástrofe. Esto es equivalente a un efecto de muestreo que puede ocurrir también cuando se fragmentan poblaciones.

También puede ocurrir que algunos alelos raros se pierdan de una generación a la siguiente como un efecto aleatorio de muestreo conocido como *deriva genética*. Este riesgo es mayor mientras más pequeña sea la población.

La pérdida de variabilidad genética puede tener un impacto demográfico negativo debido al fenómeno de la *depresión endogámica*, la cual ocurre cuando hay reproducción entre individuos muy relacionados genéticamente (por ejemplo, si son parientes relativamente cercanos). Como resultado de estos apareamientos endogámicos, se pueden expresar muchos alelos recesivos raros que son deletéreos y que en una población grande están "escondidos" en los individuos heterocigotos, expresándose sólo en los homocigotos recesivos. Estos homocigotos pueden ser inviables y en una población grande no tienen mayor impacto, pero en una población pequeña pueden llevarla a la extinción. La endogamia se expresa en una población como una disminución en la heterocigosidad por generación, de acuerdo con la relación $\Delta F = 1/(2N_e)$, donde ΔF es el cambio en el coeficiente de endogamia y N_e es el tamaño de población efectiva.

La *población efectiva* se refiere a la proporción de los individuos en una población (la *población censo*) que efectivamente se están reproduciendo y aportan genes a la siguiente generación. En cualquier población de animal o planta, no todos los individuos se reproducen. Entre las plantas, esto puede ocurrir porque algunos individuos no son polinizados o sus semillas no son diseminadas, por ejemplo porque están localizados en un sitio adonde no llegan los polinizadores o los diseminadores. Entre los animales, puede haber formas de estructura social, como relaciones de dominancia entre machos o hembras, que impiden que los individuos subordinados se reproduzcan, como ocurre por ejemplo entre muchos mamíferos y aves que son poligínicos (un macho se aparea con muchas hembras). Otro factor que influye sobre la población efectiva es la edad, ya que los individuos juveniles cuentan cuando se calcula la densidad de población, pero no son reproductivamente activos. Otro caso es el de los animales territoriales, en el que los individuos que no tienen territorios no se reproducen.

La población efectiva se puede calcular aproximadamente de la siguiente manera:

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f}$$

Donde N_m es el número de machos y N_f el número de hembras reproductivamente activos.

En tanto que la composición genética de la población está determinada por los genes que se transmiten de generación en generación, los genes de los individuos que

conforman la población efectiva son los que estarán representados en la siguiente generación. De este modo, debido a los diferentes procesos ya mencionados, dentro de las pequeñas poblaciones las frecuencias de los distintos alelos cambiarán de una generación a otra, incluyendo la pérdida de algunos de ellos, y este cambio será irreversible si la población está aislada. Aunque la extinción de una población es un proceso demográfico, la pérdida de variabilidad genética puede contribuir a su destino final.

Análisis de viabilidad de poblaciones

Los análisis de viabilidad de poblaciones (PVA, por su sigla en inglés) son ampliamente usados para evaluar el riesgo de extinción de especies en peligro, al identificar etapas clave del ciclo de vida o procesos en los cuales se deben centrar los esfuerzos y evaluar los efectos de potenciales estrategias de manejo. Los PVA utilizan simulaciones de computador basados en parámetros demográficos, ambientales y genéticos. Gracias a la disponibilidad de sistemas de información geográfica, estos análisis pueden ahora hacerse espacialmente explícitos, de manera que puede tenerse en cuenta la forma como está variando la disponibilidad de hábitat y cómo esto afecta la demografía de la población (es decir, análisis de viabilidad de poblaciones y hábitat –PHVA–).

Los primeros esfuerzos para establecer la viabilidad potencial de una población se basaron en el concepto de *tamaño mínimo de población viable*. Estos esfuerzos se enfocaron en establecer un número mágico (como la famosa pero ya abandonada "regla 50/500"), atendiendo quizás a los requerimientos de las agencias encargadas de la conservación, las cuales necesitaban tener una respuesta definitiva sobre la viabilidad de una población amenazada. Es claro que no es posible dar una respuesta única y mucho menos hacer una predicción definitiva ante la enorme variedad de organismos y la diversidad de situaciones en que pueden encontrarse. La única respuesta posible es estimar las probabilidades de supervivencia de una población dependiendo de la manera como varíen su demografía y condiciones ambientales (Akçakaya & Sjögren-Gulve, 2000).

Existe una variedad de modelos de computador para hacer análisis de viabilidad, todos igualmente efectivos (Brook *et al*., 2000). Uno de los programas más utilizados es *Vortex*, desarrollado por el grupo de especialistas en cría en cautiverio de la UICN y que se puede obtener gratuitamente por internet. Para realizar una simulación, se ingresan en el modelo los parámetros demográficos y ambientales y el programa calcula los tamaños poblacionales a un horizonte de tiempo determinado, basado en distribuciones de probabilidades para cada parámetro. En tanto que las simulaciones son probabilísticas, la simulación debe correrse un determinado número de veces (llamadas "iteraciones"). El programa arroja los resultados, en forma de gráficas, del tamaño de la población o de probabilidades de extinción en el tiempo. Cada iteración produce una gráfica y el resultado final es la combinación de todas estas gráficas. De esta manera, si se usan 1000 iteraciones de un escenario determinado (ver más abajo) y en 800 la población se extingue en el intervalo de tiempo considerado, entonces la población tiene 80% de probabilidad de extinguirse en ese escenario.

En un análisis de viabilidad poblacional por lo general se exploran los efectos de algunas variables como cacería, pérdida de hábitat o depresión endogámica. Corriendo la simulación con distintas combinaciones de los valores de las variables, cambiándolas una a la vez (es decir, cambiando los *escenarios*), es posible hacer un *análisis de sensibilidad*, para determinar las variables demográficas o ambientales que más afectarían la probabilidad de persistencia o extinción de una población. Igualmente, pueden correrse simulaciones

de metapoblaciones en las cuales se explora el efecto que tiene la migración de individuos entre subpoblaciones.

Una limitación que tienen los análisis de viabilidad de poblaciones es la disponibilidad de información detallada sobre todas las variables que hay que tener en cuenta en el modelo. Con frecuencia hay que basarse en suposiciones, "estimar" los valores de las variables o usar valores obtenidos para especies similares. También pueden utilizarse datos de animales mantenidos en cautiverio, teniendo en cuenta que los valores pueden ser diferentes para animales silvestres. A veces se tiene información puntual sobre los valores de las variables demográficas, pero no se conocen los intervalos de variación de esos parámetros o su variación temporal. A pesar de estas limitaciones, los PVA son valiosos porque lo que interesa normalmente no es el valor exacto del resultado (puesto que es probabilístico), sino las tendencias generales en respuesta a distintos escenarios. Por ejemplo, puede explorarse el efecto que tendría la cacería de un número determinado de individuos al año sobre una población, sobre la base de una cierta combinación de parámetros demográficos. Este análisis permite identificar los factores limitantes y provee la base para la toma de decisiones con respecto al manejo de la población.

Plancha 2

Lagartija del género *Anolis* similar a la estudiada por Andrews (1991).

Mono aullador rojo (Alouatta seniculus) en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya.

© Gustavo Kattan

Capítulo 3

Paisajes: la escala integradora de la diversidad biológica

Por Gustavo Kattan

Tradicionalmente la disciplina de la ecología se ha enfocado en el estudio de fenómenos en individuos (ecología conductual o etología, ecología fisiológica), poblaciones o comunidades y ecosistemas (ver por ejemplo, Begon *et al.*, 1996). Algunos de los fenómenos estudiados funcionan a escalas espaciales relativamente grandes[1]. Por ejemplo, un estudio de una población de un depredador grande como el jaguar (*Panthera onca*), necesariamente tendría que abarcar un área de muchos kilómetros cuadrados. Igualmente, los estudios sobre comunidades y ecosistemas han tratado algunos fenómenos a escalas grandes, como por ejemplo los flujos de energía y nutrientes en un lago. Sin embargo, en los estudios sobre sistemas terrestres han tendido a predominar las escalas espaciales y temporales pequeñas. Muchos de estos estudios además se han hecho en abstracto, sin mostrar explícitamente las relaciones espaciales entre los elementos estudiados. Las escalas grandes han sido más el dominio de disciplinas como la biogeografía. Actualmente tiene un gran desarrollo una subdisciplina llamada *macroecología*, la cual se ocupa de estudiar patrones y procesos ecológicos a grandes escalas espaciales y temporales, como por ejemplo, los patrones de diversidad de especies en gradientes altitudinales (por ejemplo, Kattan & Franco, 2004). Además, raramente se tiene en cuenta la influencia del contexto en el que se halla inmerso el sitio de estudio sobre los procesos ecológicos locales.

Es sólo en las últimas dos o tres décadas que los ecólogos han empezado a pensar en escalas espaciales y temporales grandes, en gran parte debido a que la transformación de los ecosistemas naturales y otros fenómenos como el cambio climático afectan los paisajes a escala regional, continental o global. Los orígenes de la disciplina conocida como *ecología del paisaje* se remontan a la

1. Es importante distinguir los distintos conceptos de escala en cartografía y en ecología. En ecología, "escala pequeña" se refiere a la escala local de una parcela o sitio de estudio, donde se pueden ver detalles en los mapas, mientras que "escala grande" se refiere a áreas de muchas hectáreas o kilómetros cuadrados. En cartografía es lo contrario: un mapa a escala grande es el que muestra mucho detalle (por ejemplo a escala 1:5.000), mientras que un mapa a escala pequeña es el que muestra toda una región o un país (por ejemplo escala 1:250.000 ó 1:1.000.000).

Europa de la primera mitad del siglo XX (Turner *et al*., 2001; Wiens, 1995). Esta disciplina surgió de la fusión de la ecología humana, principalmente en lo que concierne a la planificación del uso de la tierra, y la visión holística de la ecología de sistemas. Así, un paisaje puede ser perfectamente planificado en cuanto a la forma y distribución espacial de los distintos ecosistemas como humedales y zonas de control de inundación, áreas urbanas y suburbanas, zonas de cultivo y los tipos de cultivo adecuados para cada una, zonas de reserva y otros. La ecología de sistemas estudia cómo serían los flujos de materia y energía dentro de los parches de cada tipo de cobertura y entre ellos.

Durante las décadas de 1970 y 1980, se empezó a hablar en Norteamérica de la ecología del paisaje (Turner *et al*., 2001; Wiens, 1995). En la versión norteamericana de esta disciplina juegan un papel más importante los paisajes naturales (aún extensos en Norteamérica, mientras que el paisaje europeo ha estado dominado por muchos siglos por ecosistemas antropogénicos) y la dinámica de los ecosistemas, en el contexto de la teoría de la *dinámica de parches*. Esta visión reconoce que los paisajes naturales son heterogéneos y dinámicos –formados por parches de distintos tipos de vegetación, que pueden cambiar en el tiempo y "moverse" en el paisaje– y que los eventos o fenómenos a escala local están influidos por fenómenos que funcionan a escalas regionales (Huston, 1999; Ricklefs & Schluter, 1993). La ecología del paisaje, entonces, es el estudio de la composición (tipos de parches, tipos de vegetación o coberturas), estructura (geometría y disposición espacial de los parches) y dinámica (cambios en la composición y estructura en el tiempo) del paisaje, y cómo estos factores afectan procesos biológicos como la diversidad de especies, la distribución de recursos, los patrones de movimiento de los organismos y la estructura espacial de las poblaciones (es decir, cuántos individuos hay de cada especie, cómo están distribuidos espacialmente y cómo se mueven en el paisaje). En el recuadro 3.1 se presentan algunas definiciones de ecología del paisaje.

Heterogeneidad espacial y sus causas

La naturaleza es espacialmente heterogénea a todas las escalas, es decir, a cualquier medida espacial existe heterogeneidad en las condiciones ambientales, de manera que se pueden identificar "parches" de diferentes características físicas o bióticas (plancha 3). Estos parches pueden consistir en pequeñas áreas de centímetros o metros cuadrados (escala pequeña) que tienen ciertas características ambientales causadas, por ejemplo, por discontinuidades o gradientes en temperatura, humedad o tipo de suelo (es decir, lo que normalmente asociamos con el concepto de "microhábitat"; capítulo 1). A una escala mediana, los parches pueden estar formados por asociaciones vegetales relacionadas con características del suelo o la topografía (por ejemplo, suelos anegados o suelos calcáreos donde sólo crecen ciertas plantas). A una escala grande (de kilómetros cuadrados), que podríamos denominar "del paisaje", por lo general podemos identificar parches compuestos por diferentes tipos de vegetación, determinados por factores como las condiciones climáticas, edáficas y la geomorfología (Scatena, 2002). El tipo de vegetación dominante en un sitio determina la base de recursos para el resto de organismos en el ecosistema. Intuitivamente podemos "visualizar" un paisaje como una "extensión de terreno que se ve desde un sitio" (definición del diccionario), normalmente un sitio elevado que permite ver una extensión grande. ¿Qué significa "grande"? No existe una definición precisa, pero la escala del paisaje en ecología usualmente se refiere a extensiones entre decenas y centenares de kilómetros cuadrados (de centenares a miles de hectáreas) o incluso miles de kilómetros cuadrados. Es la extensión de terre-

Recuadro 3.1

Algunas definiciones y enfoques de la ecología del paisaje

- La ecología del paisaje se enfoca en (1) las relaciones espaciales entre los elementos del paisaje o ecosistemas, (2) los flujos de energía, nutrientes, minerales y especies entre los elementos y (3) la dinámica ecológica del mosaico de coberturas a través del tiempo (Forman, 1983).
- La ecología del paisaje estudia explícitamente los patrones espaciales, el desarrollo y dinámica de la heterogeneidad espacial, las interacciones espaciales y temporales y los intercambios a través de paisajes heterogéneos, el manejo de esta heterogeneidad espacial y las influencias que puede tener en procesos bióticos y abióticos (Risser *et al.*, 1984).
- La ecología del paisaje está motivada por la necesidad de entender el desarrollo y las dinámicas de los fenómenos ecológicos, el papel de las perturbaciones en la dinámica de los ecosistemas y las particulares escalas espaciales y temporales a las cuales ocurren los diferentes eventos ecológicos (Urban *et al*., 1987).
- La ecología del paisaje enfatiza las escalas espaciales grandes y los efectos ecológicos del proceso de formación de patrones espaciales en un ecosistema (Turner, 1989).
- La ecología del paisaje aborda los efectos de la configuración espacial en mosaico de una amplia variedad de fenómenos ecológicos (Wiens *et al.*, 1993).
- La ecología del paisaje es el estudio del efecto de los patrones espaciales en los procesos ecológicos y viceversa; promueve el desarrollo de modelos y teorías que expliquen las relaciones espaciales, la colección de nuevos tipos de datos sobre patrones espaciales y dinámicas y el examen de escalas espaciales raramente abordadas en ecología (Pickett & Cadenasso, 1995).

Modificado de Turner *et al.*, 2001.

no que normalmente vemos en un mapa a escala relativamente detallada (cartográficamente hablando) o una fotografía aérea, por ejemplo de una o más cuencas hidrográficas o de un parque regional.

Un paisaje normalmente está compuesto por diversas asociaciones vegetales o ecosistemas, con frecuencia llamados en ecología del paisaje "tipos de hábitat" y que en cartografía están representados por las coberturas que muestra la leyenda del mapa. Por ejemplo, una cuenca hidrográfica en los Andes puede estar compuesta por diferentes ecosistemas naturales y antropogénicos (creados y mantenidos por la acción humana), como lo muestra la plancha 3. Si la cuenca abarca una amplia gama altitudinal, podrían distinguirse cinturones altitudinales con diferencias en la composición de la biota. Dentro de un cinturón altitudinal también se pueden identificar diferentes tipos de parches. Entre los ecosistemas naturales se contarían los diferentes tipos de vegetación que se encuentran en filos, laderas, valles y salientes rocosas (estos podrían considerarse ecosistemas en sí o parte de la variación interna de un ecosistema, dependiendo de la escala a la que se defina el paisaje); superpuesta a esta variación se encontrarían parches causados por las perturbaciones naturales y los procesos de sucesión. Finalmente, habría una serie de parches constituidos por los ecosistemas antropogénicos como los potreros, cultivos y áreas urbanas.

En un paisaje pueden identificarse las siguientes causas de heterogeneidad que resultan en diferentes tipos de coberturas:

- variación causada por factores a mediana escala como topografía, tipos de suelos y clima a escala local;

- variación causada por los patrones de perturbación natural y los procesos de sucesión;
- variación causada por los patrones de uso de la tierra.

Cada uno de los ecosistemas, asociaciones vegetales, tipos de hábitat o coberturas descritos se denomina elemento del paisaje y es una unidad discreta y reconocible en un mapa, es decir, un parche con límites definidos (aunque los límites de un parche pueden ser difusos). La composición de un paisaje se refiere a la lista de elementos o tipos de coberturas y la estructura o configuración se refiere a la geometría de los parches (tamaño, forma) y su arreglo espacial (posición en el paisaje y distancia entre parches). Cuando en un paisaje existe un elemento dominante por su extensión y continuidad (ver definición de conectividad más adelante), se le denomina "matriz". Es decir, en un mapa un paisaje se vería como una colcha de retazos de formas y tamaños irregulares (las diferentes coberturas), o como un mosaico complejo, donde los retazos o los mosaicos de distintos colores son los tipos de ecosistemas que componen el paisaje.

Componentes espaciales de la diversidad

La concepción del paisaje como un sistema de parches provee un marco conceptual útil para describir su biodiversidad a cualquier escala, definida en términos de la diversidad[2] dentro de cada parche (diversidad *alfa* o intrahábitat) y las diferencias entre parches (diversidad *beta* o entre hábitats, definida como el recambio de especies entre parches). La diversidad de la región o paisaje (diversidad *gama*) es el número total de especies que aportan todos los parches. Si las diferencias en composición de especies entre parches son pocas, la diversidad beta es baja; es decir, el paisaje está ocupado por especies que tienden a ser generalistas, en el sentido de que pueden usar muchos tipos de hábitat. Si las especies tienden a ser especialistas, es decir, a estar restringidas a un solo tipo de hábitat, entonces habrá muchas diferencias en la composición de especies entre los distintos tipos de hábitat y la diversidad beta será alta.

La diversidad intrahábitat depende de la complejidad estructural del hábitat. Por ejemplo, en un bosque húmedo tropical hay plantas herbáceas, arbustos y árboles cuyo follaje se extiende a diferentes alturas, lo que forma estratos de vegetación, a los que se asocian diferentes conjuntos de animales; además, las lianas y las epífitas proveen numerosos sustratos adicionales, al igual que toda la hojarasca y ramas caídas. Por lo tanto, éste es un ecosistema estructuralmente muy complejo que soporta una alta diversidad de animales y plantas. En cambio un ecosistema estructuralmente más sencillo como un pastizal tiene menos especies[3]. La diversidad intrahábitat también depende del área del parche (recuadro 3.2).

La diversidad regional (gama) está determinada por las componentes alfa y beta, es decir, la suma de las especies aportadas por cada uno de los tipos de hábitat que componen un paisaje[4]. Es importante tener en mente que la diversidad gama puede definirse a distintas escalas. Por ejemplo, la di-

2. En este contexto diversidad se refiere a la riqueza o número de especies.
3. Pero una sabana arbustiva puede soportar una alta biomasa, pues tiene alta productividad concentrada en los estratos del suelo y arbustivo.
4. La diversidad de hábitats de un paisaje natural dependería de la heterogeneidad en condiciones ambientales a escala mediana (mesoescala); las condiciones ambientales pueden presentar cambios abruptos, en cuyo caso los límites de los hábitats son discretos (bordes), o pueden ser graduales, como ocurriría en el caso de gradientes continuos (ecotonos).

Recuadro 3.2

Curvas especies-área

Mientras mayor sea el área de un parche de un determinado ecosistema (tipo de hábitat), mayor es el número de especies que contiene. Esta relación especies-área es uno de los patrones más consistentes en ecología (Rosenzweig, 1995). El modelo más utilizado para describir la relación entre el número de especies y el área es:

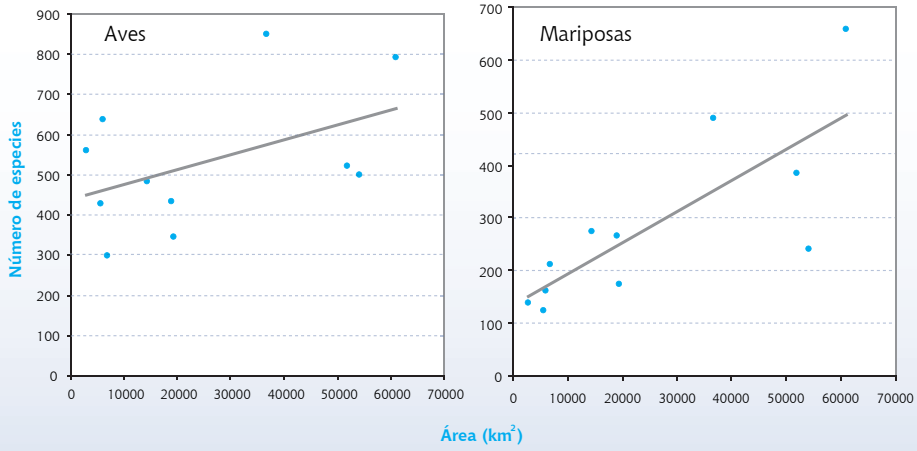
$$S = cA^z$$

Donde S es el número de especies, A es el área y c y z son constantes determinadas empíricamente (figura 13.1).

La relación especies-área se aplica a todas las escalas, desde pequeños parches a escala local hasta provincias biogeográficas a escala continental (figura 3.1). Sin embargo, los parámetros c y z de la curva dependen de la configuración espacial y el contexto de los parches muestreados y la curva refleja diferentes procesos ecológicos en las diferentes escalas espaciales. La pendiente de la curva puede interpretarse como una medida de la diversidad beta (Rosenzweig, 1995), ya que representa la tasa de acumulación de especies entre muestreos, pero representa diferentes procesos (diferentes diversidades beta) según la escala a la que se esté muestreando (ver más adelante).

Figura 3.1

Relación entre el número de especies de aves y mariposas y el área de diferentes subregiones dentro de la región andina de Colombia



Adaptado de Kattan *et al.*, 2004a

Sigue

Continúa

Una de las formas más conocidas de la curva especies-área es la que se presenta entre islas de distintos tamaños; esta curva forma parte importante de la teoría de biogeografía de islas. Es ampliamente reconocido que el número de especies en una isla depende de su área, así como de la distancia a la que se encuentra del continente. Por analogía, este concepto puede aplicarse a "islas" de hábitats terrestres, como en el caso de ecosistemas fragmentados (capítulo 6). La curva especies-área también puede obtenerse para parcelas de diferentes tamaños dentro de un ecosistema continental, pero los parámetros de la curva dependen de la forma en que se adicione el área (distribución espacial de las parcelas) y de su contexto (que las parcelas estén aisladas o inmersas en un bloque grande de hábitat, y además de la matriz que rodea el bloque). Por otra parte, la curva para las islas es diferente de la curva obtenida para áreas del mismo tamaño en el continente -un área en el continente tiene más especies que una isla del mismo tamaño- (Rosenzweig, 1995).

Finalmente, el número de especies que puede encontrarse en un área determinada depende del tipo de organismo, ya que diferentes organismos funcionan a diferentes escalas espaciales. Así por ejemplo, las hormigas y otros pequeños artrópodos de la hojarasca funcionan a escala pequeña (son de tamaño pequeño y perciben heterogeneidad espacial en factores físicos y bióticos a escala de pocos metros cuadrados) y se puede esperar que acumulen especies rápidamente en un pequeño espacio. Por otra parte, las aves funcionan a escalas relativamente grandes (comparado con los artrópodos de la hojarasca), por lo cual no podemos esperar encontrar el mismo número de especies de aves y de hormigas en un pequeño parche de bosque. Por lo tanto, en un fragmento de bosque de 10 ha puede esperarse encontrar una diversa comunidad de hormigas, pero muy pocas especies de aves.

versidad gama puede definirse como la diversidad total de un transecto altitudinal en una vertiente de los Andes, en cuyo caso la diversidad beta es el recambio de especies entre cinturones altitudinales y la diversidad alfa es la diversidad local del paisaje dentro de cada cinturón. Pero dentro de cada cinturón también pueden distinguirse parches de distintos tipos de hábitat, cada uno de los cuales tiene su diversidad alfa, y la diversidad beta estaría constituida por la diferencia en composición de especies entre tipos de hábitat. De esta manera, puede construirse un sistema jerárquico de componentes de diversidad a distintas escalas espaciales (Kattan *et al.*, 2006a).

Composición, estructura y dinámica del paisaje

Un paisaje se puede caracterizar por tres atributos: composición, estructura y dinámica. La composición se refiere a los tipos de coberturas o hábitats que se encuentran en el paisaje y que se representan en un mapa como parches discretos. La estructura o configuración espacial se refiere a la geometría y relaciones espaciales de los parches y la dinámica del paisaje se refiere a los procesos de cambio en la estructura y configuración de los parches, las interacciones entre parches e interacción del paisaje con la región en la que está inmerso. Esta caracterización tiene dos componentes.

Por una parte, la percepción del investigador, quien de una manera más o menos arbitraria determina los parches discretos que puede percibir. Esto depende también de la escala de cartografía seleccionada, la cual determina el tamaño mínimo de parche representable en el mapa. Por otra parte, los hábitats (o parches) son definidos por los fenómenos ecológicos y las especies de interés, a través de sus patrones de uso de hábitat y de la escala a la que funcionan en el paisaje.

Tipos de parches

Pueden clasificarse en dos categorías: naturales y antropogénicos. Los hábitats naturales están constituidos por los tipos de vegetación que se desarrollan en ausencia de interferencia humana. En un paisaje natural pueden distinguirse diferentes tipos de vegetación, según las condiciones locales de suelo, topografía y clima. Por ejemplo, la vegetación de los suelos con frecuencia anegados del piso de un pequeño valle, junto a la vega de una quebrada, es diferente a la que se desarrolla en las lomas o en los filos, que están más expuestos al viento y al lavado del suelo. A una escala más grande, en una región como la Amazonia pueden distinguirse bosques inundables, bosques de tierra firme, bosques de arena blanca, y otros. Los hábitats naturales también pueden formar parches debido a los procesos de perturbación natural y sucesión secundaria (recuadro 3.3). Una perturbación como un derrumbe o una inundación causa la caída de árboles y la iniciación de un proceso de sucesión; por lo tanto, en un momento dado un bosque está constituido por parches de diferentes edades de sucesión, embebidos en una matriz de bosque maduro. Estos parches de sucesión pueden abarcar una gama de tamaños muy grande, desde unos pocos metros cuadrados hasta muchas hectáreas. Cuando estos parches de sucesión son pequeños (claros de bosque), formarían parte de la heterogeneidad interna de los parches de bosque.

Recuadro 3.3

Perturbaciones

Durante las primeras décadas del siglo XX, en la ecología dominó el concepto de las comunidades naturales en equilibrio. Según esta visión, las condiciones locales de suelos y clima determinaban el tipo de vegetación que podía desarrollarse en un sitio. Esta vegetación seguiría un proceso de desarrollo o sucesión a partir de la colonización del sitio por las plantas pioneras, y este proceso culminaría en un tipo de vegetación que permanecería en equilibrio, a menos que fuera perturbada por fuerzas externas.

En la segunda mitad del siglo esta visión fue poco a poco remplazada por una visión dinámica de las comunidades ecológicas. Los ecosistemas naturales están constantemente sujetos a perturbaciones naturales de origen interno (por ejemplo, mortalidad de árboles) o externo (por ejemplo, vientos), que abren brechas y generan procesos de cambio. Así, en un bosque de montaña constantemente están ocurriendo derrumbes o crecientes de ríos que tumban el bosque y abren el camino para que se inicie un proceso de sucesión. Esto da como resultado la formación de un mosaico compuesto por áreas de diferentes composiciones de especies y edades de sucesión, inmersas en un área de bosque viejo (maduro). Pero cualquier área de bosque maduro está sujeta a sufrir una perturbación en algún momento. Esta es la visión del bosque tropical como un mosaico y es una de las principales causas de la gran diversidad de los bosques tropicales. Sin embargo,

Sigue

Continúa

todos los ecosistemas están sujetos a perturbaciones naturales y por lo tanto no son estáticos, sino que cambian en el tiempo, según los ritmos naturales de perturbaciones y de sucesión.
Una consecuencia de las perturbaciones naturales es que las estructuras espaciales de las poblaciones (capítulo 2) de los diferentes organismos pueden cambiar en el tiempo, al igual que las abundancias relativas de las diferentes especies; por lo tanto, pueden ocurrir extinciones locales y recolonizaciones de organismos a distintas escalas, y las comunidades son espacialmente heterogéneas.
Una perturbación se define tradicionalmente como un evento irregular y poco común que causa cambios estructurales abruptos en los sistemas naturales y los aparta del equilibrio. Sin embargo, pocas comunidades o sistemas existen en condiciones de equilibrio a escala local. Una definición más moderna de perturbación es la siguiente (Sousa, 1984): un evento discreto de desplazamiento, daño o muerte de uno o más individuos (o colonias) que directa o indirectamente crea una oportunidad para el establecimiento de otros individuos.
Los agentes de perturbación pueden ser:

- **físicos:** fuego, viento, agua, derrumbes, etc.
- **bióticos:** depredación, pastoreo, modificaciones del hábitat por otros organismos (e. g., cavadores).

Un régimen de perturbación se define por los siguientes parámetros:

- **extensión:** tamaño del área perturbada.
- **magnitud:** definida por dos componentes. La intensidad es la fuerza o energía física del evento, y la severidad es la medida del daño causado a los organismos o a la comunidad.
- **frecuencia:** el número de perturbaciones que ocurren por unidad de tiempo. Se puede medir como la frecuencia puntual, o sea el intervalo promedio de recurrencia del evento en un sitio dado (el inverso de la frecuencia); o la frecuencia regional, o sea el número de perturbaciones por unidad de tiempo en una región.
- **predecibilidad:** la varianza del tiempo promedio entre perturbaciones.
- **periodo de rotación:** tiempo requerido para perturbar la totalidad del área en cuestión.

Los factores que influyen en la tasa y patrón de repoblamiento del área perturbada, desde el punto de vista de los organismos invasores, dependen de sus características de "historia de vida". Desde el punto de vista del parche perturbado:

- intensidad y severidad del evento de perturbación
- tamaño y forma del parche perturbado
- localización con respecto a las fuentes de propágulos que pueden invadir el parche
- heterogeneidad interna del parche (función del tamaño)
- tiempo de creación del parche

Los hábitats antropogénicos –como su nombre lo indica– son los que tienen su origen en las actividades humanas. Estos son hábitats transformados en los que la vegetación natural ha sido casi o totalmente eliminada y generalmente reemplazada por vegetación exótica (por ejemplo, potreros y cultivos; estos hábitats pueden retener algunos elementos de la vegetación original, como ocurre cuando se dejan árboles nativos en

pie). Con frecuencia la transformación de un paisaje deja parches de vegetación natural embebidos en una matriz antropogénica, es decir, deja el hábitat natural fragmentado (capítulo 6).

Un hábitat natural puede ser parcialmente alterado o perturbado, como ocurre cuando se extraen selectivamente los árboles de maderas finas, las lianas y otros tipos de productos del bosque; dependiendo del grado de perturbación, el hábitat puede mantener parcialmente su estructura y composición, pero su dinámica puede verse alterada radicalmente, dependiendo de la extensión, severidad y frecuencia de la perturbación (por ejemplo, Fimbel *et al*., 2001). Es importante no confundir los estadios de sucesión con gradientes de perturbación. En condiciones naturales, los parches de diferentes edades de sucesión forman parte del mosaico natural de hábitats y contribuyen a la diversidad beta, ya que con frecuencia tienen conjuntos de especies únicos.

Estructura y dinámica interna de los parches

La estructura de un hábitat puede caracterizarse usando medidas usuales de descripción de ecosistemas como son la arquitectura de las plantas que lo componen, la estratificación de las capas de follaje, la cobertura del dosel, el área basal, la distribución de diámetros y las densidades de epífitas y lianas, entre otras. La complejidad estructural de la vegetación, a su vez, genera una gran cantidad de microhábitats que favorecen la diversificación de la fauna. Un aspecto importante de la caracterización de un parche de hábitat natural es determinar su tamaño mínimo viable: ¿cuál es el tamaño mínimo requerido para que un parche mantenga su integridad (composición, estructura y dinámica) a largo plazo? (Por ejemplo, presencia de frugívoros, diseminación de semillas y estructura de la comunidad de árboles). Un factor crítico en la estructura y dinámica de un ecosistema (y por lo tanto en su capacidad de mantener sus conjuntos de especies) es su patrón de perturbaciones naturales (Pickett & Thompson, 1978; recuadro 3.3). Por ejemplo, si la tasa de perturbación natural por caída de árboles en un fragmento de bosque supera la tasa de regeneración de los parches de sucesión, el fragmento entraría en una espiral de degradación; ¿que pasaría con la estructura poblacional de los árboles del dosel? ¿Se va convirtiendo en un bosque secundario? (Ver el concepto de "área dinámica mínima" en el capítulo 13).

Estructura o configuración del paisaje

La descripción de la configuración de un paisaje puede contener los siguiente aspectos: (1) identificación de los tipos de cobertura, hábitats o parches que componen el mosaico del paisaje; (2) caracterización de la matriz, definida como el tipo de hábitat más conectado y que domina en extensión (>50% del área); la matriz puede ser relativamente heterogénea, es decir, estar constituida por varios tipos de hábitat, pero ser todos antropogénicos; (3) descripción de la geometría de los parches de hábitat natural, es decir, tamaño, forma y posibles efectos de borde (Kattan, 2002; Murcia, 1995); y (4) descripción del grado de fragmentación: distribución de frecuencias de tamaños de los fragmentos, distancias entre ellos y grado de conectividad (dependiente del tipo de hábitat que rodea los remanentes y el uso que hacen los organismos de esta matriz).

Dinámica del paisaje

Los paisajes no son estáticos, especialmente si están dominados por ecosistemas antropogénicos, como ocurre por ejemplo si la matriz está compuesta por una variedad de agroecosistemas que pueden cambiar en el tiempo en su forma, extensión y tipo de cultivo. Los hábitats naturales cambian en distintas escalas temporales, dependiendo

de los patrones de perturbación (por ejemplo, mosaicos de regeneración). En un paisaje de fragmentos de hábitat natural inmersos en una matriz antropogénica es crítico el concepto de tamaño mínimo viable del parche (que depende del área dinámica mínima) para determinar si podrá mantener su integridad (composición, estructura y dinámica) a largo plazo. El tipo de manejo de la matriz es igualmente crítico, por cuestiones de conectividad (ver siguiente sección). Idealmente, un paisaje podría ser manejado de manera que se mantenga la integridad de las poblaciones de los distintos organismos. Por ejemplo, si las plantaciones forestales contribuyen a mejorar la conectividad entre fragmentos por lo menos para algunos organismos (Durán & Kattan, 2002; Medina *et al*., 2002, Renjifo, 2001), entonces podría diseñarse un sistema de rotación de cosecha que mantenga las poblaciones a escala del paisaje, aunque la configuración espacial del paisaje cambie en el tiempo.

Un aspecto importante y frecuentemente ignorado en la dinámica de los paisajes, es el de las especies que pueden requerir más de un hábitat para completar su ciclo vital. Por ejemplo, los adultos de las mariposas itóminas son del interior del bosque, pero las larvas usan solanáceas de crecimiento secundario; además, los adultos realizan migraciones regionales. Tener en cuenta estas necesidades de hábitat en mosaicos dinámicos es vital para mantener las poblaciones de estos organismos en el paisaje. El estudio de la dinámica del paisaje necesariamente se debe hacer a largo plazo y el diseño de paisajes de uso múltiple requiere buen conocimiento de los patrones de diversidad y de la dinámica de poblaciones.

Uso de hábitat y movimiento de los organismos en el paisaje

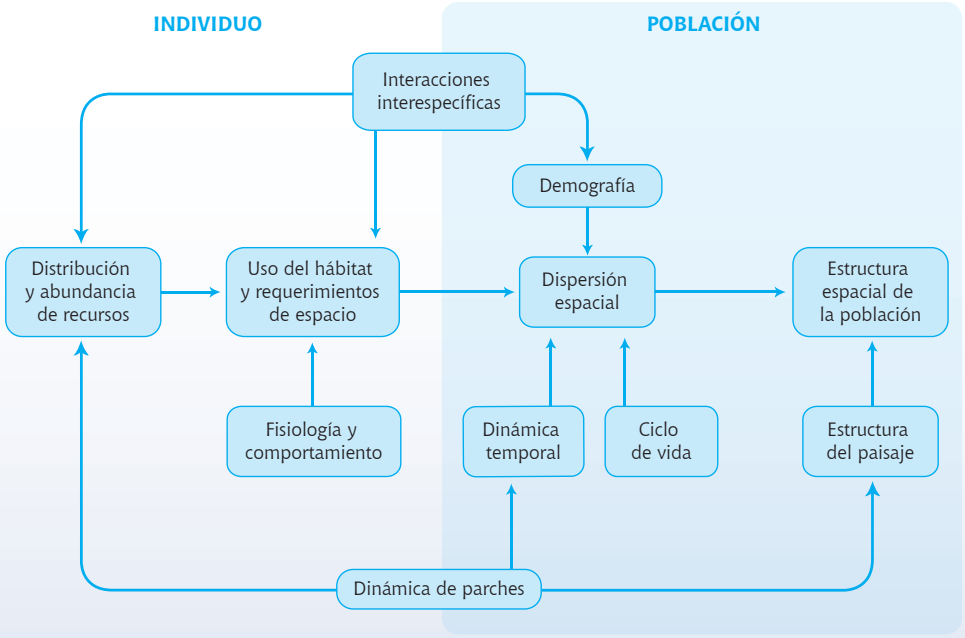
Como ya se indicó, un paisaje está compuesto por parches de una variedad de "tipos de hábitat" o coberturas de vegetación. Por ejemplo, un paisaje muy heterogéneo puede tener parches de bosque maduro, áreas en diferentes etapas de regeneración (rastrojos, bosque secundario joven), humedales y ecosistemas antropogénicos como potreros, cultivos o plantaciones forestales. En un momento dado, en cada uno de estos parches se encuentra un determinado número de individuos de un cierto conjunto de especies. Algunas especies son generalistas y pueden usar (encontrar recursos para sobrevivir y reproducirse) distintos tipos de parches, mientras que otras son especialistas y se encuentran sólo dentro de un cierto tipo de parche. Es decir, cada especie exhibe un determinado patrón de *uso de hábitat*, o manera en que usa los elementos (tipos de parches) que componen el paisaje (capítulo 1). Los factores que determinan los patrones de uso de hábitat incluyen los siguientes (figura 3.2):

- características morfológicas del organismo relacionadas con la estructura física del hábitat, como por ejemplo adaptaciones a la arborealidad;
- restricciones fisiológicas relacionadas con el ambiente climático dentro del parche de hábitat, como por ejemplo tolerancias a la temperatura o la humedad;
- factores etológicos, como por ejemplo aversión a los espacios abiertos;
- factores bióticos como competencia (intra e interespecífica), depredación, parasitismo y mutualismos, como por ejemplo no poder ocupar un hábitat por presencia de competidores, depredadores o parásitos;
- distribución de recursos en el espacio y el tiempo, como por ejemplo disponibilidad de frutos para animales frugívoros.

Los patrones de uso del hábitat de una especie que usa más de un tipo de hábitat pueden darse en individuos o en poblaciones (Kattan & Murcia, 2003). Un individuo determinado puede usar más de un tipo de hábitat (dependiendo de los recursos que encuentra en cada parche), bien sea moviéndose continuamente de uno a otro o

Figura 3.2

Factores a escala de los individuos y las poblaciones que determinan los patrones de uso de hábitat, dispersión y estructura espacial de una población



Adaptado de Kattan & Murcia, 2003

usándolos secuencialmente durante su vida. O un individuo puede pasar toda su vida dentro de un tipo de hábitat, pero en la población puede haber individuos establecidos en diferentes hábitats. Según sea el caso, el patrón de uso de hábitat se puede expresar como la proporción del tiempo que un individuo pasa en cada tipo de hábitat, o como la densidad de población en cada hábitat (Block & Brennan, 1993)[5]. Otro tipo de patrón consiste en especies que necesitan más de un tipo de hábitat para completar su ciclo de vida. Un ejemplo de este patrón ya mencionado son muchas especies de mariposas de la subfamilia Ithomiinae (Nymphalidae), cuyas larvas se alimentan de plantas de la familia Solanaceae, la cual es más diversa y abundante en rastrojos y bordes de bosque, mientras que los adultos prefieren el interior del bosque. El movimiento de un hábitat a otro puede ser individual, o poblacional cuando los ciclos poblacionales son sincronizados.

Para entender los patrones de uso de hábitat de una especie dada, es necesario determinar a qué factores responde cada especie. Algunas especies responden principalmente a la estructura del hábitat. Por ejemplo, algunas aves del sotobosque permanecen siempre en áreas donde éste tiene ciertas características determinadas por factores como humedad, cobertura, densidad

5. En el caso de las plantas, el uso de hábitat se reflejaría en un patrón de distribución espacial y densidad en los distintos hábitats.

de ramas y follaje y no salen a áreas abiertas. En cambio, otras especies responden principalmente a la disponibilidad de ciertos recursos. Por ejemplo, muchas abejas euglosinas que recolectan resinas de flores pueden moverse distancias muy grandes y atravesar áreas abiertas en busca de esas flores, sin importarles mucho la estructura del hábitat; por lo tanto, estas últimas especies en el transcurso de sus movimientos pueden utilizar distintos "hábitats" (bosques, rastrojos, potreros arbolados), dependiendo de los tamaños de los parches. Otro ejemplo es el de los tucanes y otras aves frugívoras que habitan el dosel del bosque, las cuales pueden salir a los potreros a comer frutos en árboles relativamente aislados, siempre y cuando el potrero tenga una cierta densidad de árboles dispersos.

En el caso de una especie que puede ocupar más de un tipo de hábitat (es decir, puede tener poblaciones establecidas en parches de varios tipos de hábitat en un momento dado), la aptitud de los individuos (transmisión de sus genes a la siguiente generación) –que se puede medir como su supervivencia y producción de progenie y supervivencia y reproducción de esa progenie– puede variar según el hábitat que ocupen. Éste es el concepto de "calidad del hábitat" para esa especie particular (capítulos 1 y 2). Esta característica es difícil de medir, pues estrictamente la calidad sólo se puede definir en términos de supervivencia y reproducción; sin embargo, si se ejecuta un estudio cuidadosamente diseñado, en algunos casos es posible inferir la calidad del hábitat para una especie dada en términos de la estructura del hábitat o de la disponibilidad de recursos.

Los patrones de uso del hábitat de las especies dan como resultado una *estructura espacial de la población* en un determinado paisaje, es decir, un patrón de distribución y abundancia de los individuos ("cuántos son y dónde están") que conforman una población particular de una especie. La estructura espacial de la población se puede visualizar haciendo una analogía con un mapa topográfico; sobre un mapa del área de interés en el cual se muestren los parches de hábitat se puede superponer un mapa de "curvas de nivel" que representen alguna variable de interés relacionada con la especie, como por ejemplo su densidad poblacional, o sus patrones de supervivencia o reproducción[6]. Este mapa representa en forma de "picos y valles" cómo percibe la especie este paisaje particular; si estos picos y valles representan densidad poblacional, en algunas áreas del paisaje la especie puede estar ausente (por ejemplo, en los parches de hábitat que no puede utilizar). Por lo tanto, una especie particular en un paisaje particular puede tener una distribución discontinua (por ejemplo, si la especie está restringida a parches de bosque aislados en un mar de potreros o cultivos), o más o menos continua pero con variaciones en densidad (por ejemplo, una especie de bosque que puede usar cafetales con sombrío, pero las densidades son menores en los cafetales que en el bosque). Las diferencias en calidad del hábitat pueden generar una estructura espacial de la población con dinámica de fuentes y sumideros (capítulo 2).

Hasta ahora hemos discutido la distribución espacial de los individuos de una especie, pero los individuos y las especies también pueden moverse dentro de un paisaje. Es necesario reconocer tres tipos de movimiento (Kattan & Murcia, 2003):

1) los movimientos diarios del individuo dentro de su área o ámbito de actividad (*home range*). El área requerida por un individuo de una especie determinada depende de su tamaño corporal y de su posición en la cadena trófica; los patrones de movimiento también dependen de que la especie sea territorial o no;

6. Esto es equivalente a hacer un gráfico en tres dimensiones, donde los ejes *x* y *y* representan las coordenadas espaciales y el eje *z* representa la variable de interés.

2) las migraciones o movimientos estacionales entre diferentes áreas de un paisaje o una región. Las migraciones pueden ocurrir a muchas escalas espaciales, desde las migraciones de corta distancia que consisten en un cambio de hábitat dentro de un ecosistema (Cháves-Campos, 2004; Leighton & Leighton, 1983), hasta las migraciones a gran distancia en las que la población se mueve regionalmente o incluso a escala continental;
3) la diseminación de propágulos o dispersión posnatal de juveniles; en el caso de las plantas, este tipo de movimiento sería el único relevante y sería un movimiento intergeneracional que dependería de los vectores de polinización y diseminación de semillas.

Por lo tanto, además de depender de los patrones de uso del hábitat, la estructura espacial de la población de un organismo dado depende de sus patrones de movimiento. La suma de estos patrones para distintas especies determina la estructura de las comunidades en los distintos parches de hábitat y en el paisaje (figura 3.2).

La distribución y abundancia de un organismo determinado en el paisaje también es dictada por la escala de funcionamiento de la especie, la cual es definida por dos componentes (figura 3.2):

- **escala de los individuos:** el patrón de uso del espacio por parte de un individuo está determinado por su área de actividad (patrones diarios y estacionales de movimiento), lo cual es una función de factores como el tamaño corporal, los requerimientos fisiológicos y la distribución y abundancia de sus recursos (alimento, sitios de anidación, refugios); los recursos a su vez pueden ser afectados por las interacciones intra e interespecíficas. Las interacciones de estos factores se traducen en patrones de uso del hábitat de los individuos y su dispersión espacial.
- **escala de las poblaciones:** la extensión espacial de una población depende de sus patrones de distribución espacial y dispersión (de juveniles, diseminación), los cuales son función de factores como el sistema social, la demografía, las interacciones interespecíficas, el ciclo de vida y la fenología (patrones estacionales) de la especie y sus recursos.

La percepción de la heterogeneidad del paisaje y la definición del hábitat dependen de la escala a la que funciona cada especie. Así por ejemplo, un artrópodo de la hojarasca del suelo del bosque probablemente percibe heterogeneidad a muy pequeña escala, del orden de pocos metros cuadrados, y puede mantener una población en un fragmento de bosque de unas pocas hectáreas. Un ave paseriforme insectívora del sotobosque percibe heterogeneidad a escala de una fracción de una hectárea (estructura del sotobosque) y si es territorial, la posibilidad de mantener una población en un fragmento depende de cuántos territorios quepan en el fragmento. Un ave frugívora del dosel responde a la heterogeneidad en la disponibilidad de frutos a escala de muchas hectáreas y la extensión de la población abarca probablemente centenares de hectáreas o más. Finalmente, un jaguar puede requerir un área de actividad de 50 km^2, por lo que un individuo puede deambular a través de muchos "hábitats" (bosques, rastrojos, áreas abiertas, pantanos), y la extensión de la población hay que considerarla a una escala regional muy grande, la cual abarcaría muchos tipos de hábitat desde el punto de vista de las otras especies. Por último, si la población realiza migraciones estacionales, la definición de hábitat tiene que tener en cuenta estos movimientos

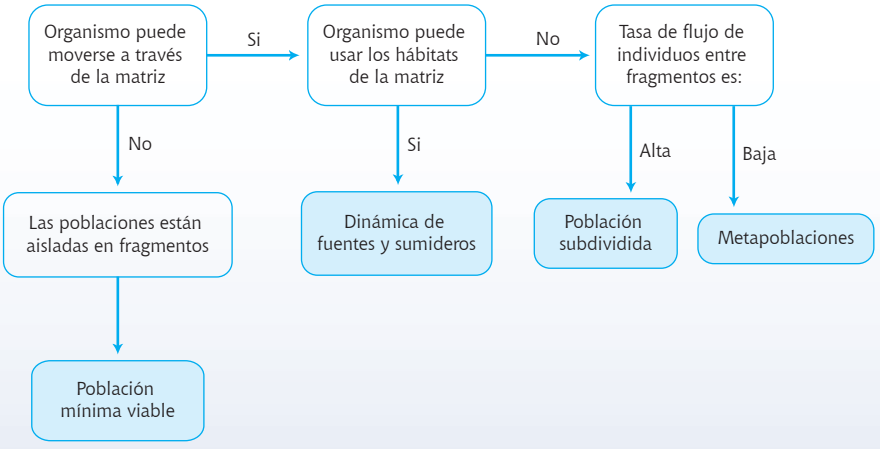
Teniendo en cuenta lo anterior, la definición de *conectividad* de un paisaje depende de la capacidad de movimiento de las diferentes especies a través de los diferentes há-

bitats. Una de las soluciones remediales que se han propuesto para mitigar los efectos del aislamiento causado por la fragmentación del hábitat es el establecimiento de corredores (Kattan, 2002). Los corredores consisten en elementos lineales de hábitat que conectan físicamente los fragmentos, de manera que las especies pueden moverse de un parche a otro. Para el caso de especies que están restringidas a los fragmentos y no pueden cruzar la matriz, ésta es la única manera de proveer conexión entre fragmentos. Pero algunas especies son capaces de cruzar la matriz (o incluso utilizarla temporal o permanentemente), en cuyo caso la "conectividad" depende de los tipos de hábitat que componen la matriz y de la distancia entre fragmentos (recuadro 6.1). Por ejemplo, aunque los adultos de muchas especies animales están restringidos a los fragmentos de bosque, los juveniles durante la dispersión posnatal pueden cruzar matrices antropogénicas y llegar a otros fragmentos de bosque. Entonces, pueden definirse dos tipos de conectividad: la conectividad estructural, que se presenta cuando las especies se mueven a través de un corredor de un ecosistema o tipo de vegetación similar al de los fragmentos y la conectividad funcional, que se refiere a la capacidad de algunos organismos de cruzar algunos tipos de matriz antropogénica para pasar de un fragmento a otro.

Para determinar la estructura poblacional de las especies en el paisaje, entonces, una pregunta crítica es si la especie puede usar o cruzar los hábitats de la matriz (figura 3.3). Si la respuesta es negativa, las poblaciones estarían restringidas a los parches del hábitat y en este caso la viabilidad de la población total depende de la viabilidad de la población en cada uno de los parches. En el caso de las especies que pueden usar los hábitats de la matriz, la estructura de la población dependerá de las densidades que la especie mantenga en cada tipo de hábitat (en estos casos es importante determinar si la especie presenta dinámica de fuentes y sumideros). Finalmente, algunas especies no pueden establecerse en la matriz, pero sí pueden cruzarla para alcanzar los distintos parches; en este caso la especie podría tener una dinámica de metapoblación (capítulo 2).

Figura 3.3

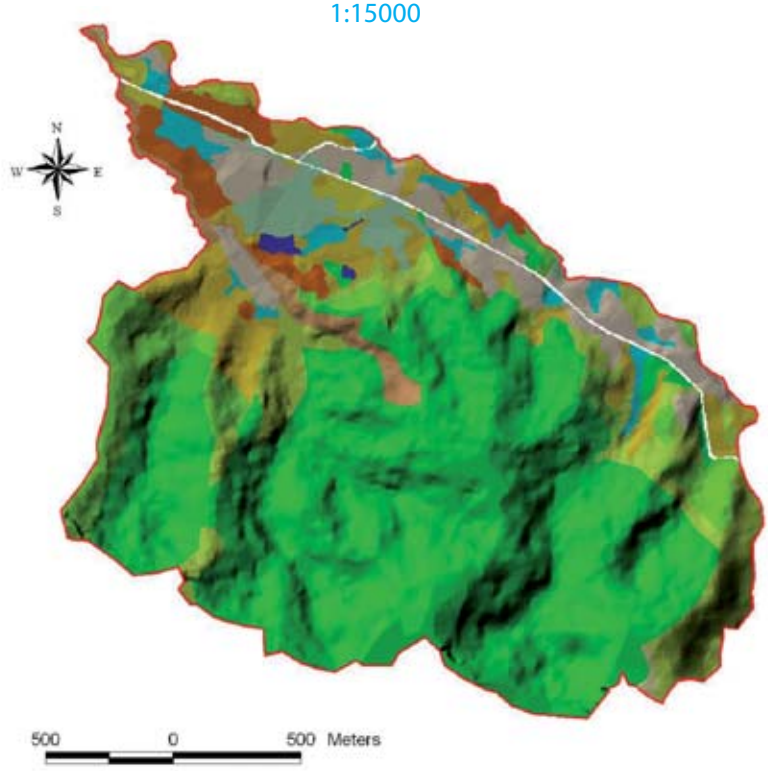
Estructura y dinámica de las poblaciones de acuerdo a su capacidad de usar o cruzar la matriz en un hábitat fragmentado



Adaptado de Kattan & Murcia, 2003

Plancha 3

SANTUARIO DE FAUNA Y FLORA OTÚN QUIMBAYA
MAPA DE VEGETACIÓN
1:15000



Fundación EcoAndina
Investigación para la Conservación

Elaborado por:
Carolina Murcia, Leonor Valenzuela,
Paula Giraldo y Yadi Toro
Febrero 8,2008

Heterogeneidad espacial en tipos de vegetación en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya, en la cordillera Central de Colombia, causada por factores naturales y antropogénicos.

C. Murcia et al., datos no publicados. / © Fundación EcoAndina

Sección 2

La pérdida de la biodiversidad

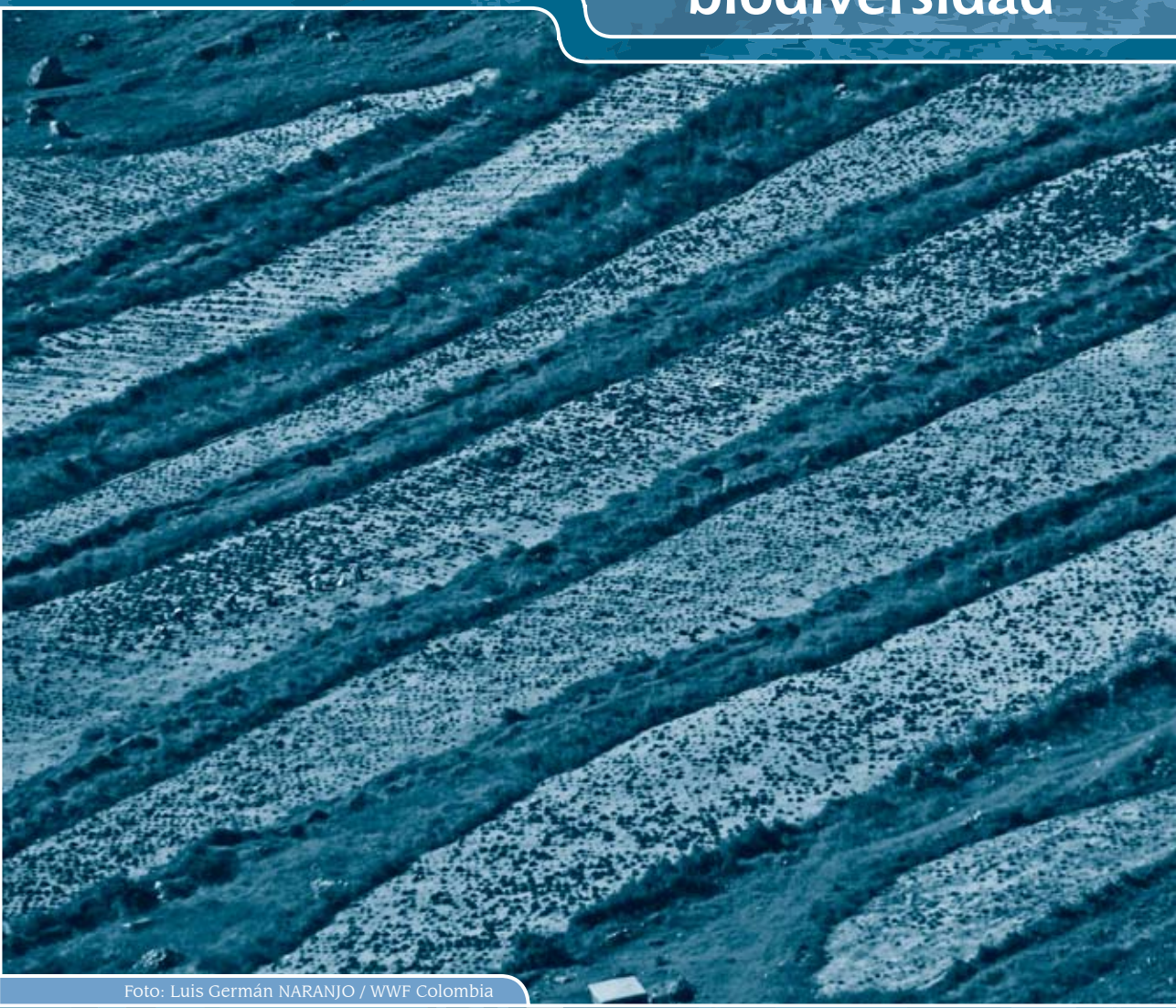


Foto: Luis Germán NARANJO / WWF Colombia

Capítulo 4

Amenazas a la Biodiversidad

Por Carolina Gómez–Posada

La diversidad biológica es extraordinariamente valiosa y esencial para la existencia humana. Sin embargo, muchas actividades humanas están amenazando la biodiversidad y causando una acelerada pérdida de especies. Pero, ¿qué es la extinción y qué hace a las especies vulnerables? La extinción es la incapacidad de una especie o población de mantenerse a través de la reproducción. La extinción ocurre cuando el último individuo ha muerto o cuando los individuos que quedan son incapaces de reproducirse y producir descendencia viable (Frankel & Soulé, 1981).

La extinción y la especiación (generación de nuevas especies) son procesos naturales. La especiación es un proceso lento que se produce mediante la acumulación gradual de mutaciones y de cambios en las frecuencias de alelos durante miles o incluso millones de años. A medida que los ecosistemas cambian, algunas especies desaparecen y otras ocupan sus lugares. Este recambio de especies es una característica normal de los ecosistemas naturales (Ricklefs, 1998). La probabilidad de que una especie dada se extinga en un intervalo de tiempo es relativamente constante, así que el porcentaje de especies que se extinguen (pero no el número absoluto) en cada periodo de tiempo es aproximadamente el mismo. Estas regularidades se ven interrumpidas por periodos de extinciones masivas, que han ocurrido con intervalos de 26 millones de años más o menos (Wilson, 1988). Una extinción masiva se refiere a la muerte de un gran número de especies como resultado de catástrofes naturales como erupciones volcánicas, impactos de meteoritos o cambios climáticos globales. Durante los periodos geológicos pasados han ocurrido varios episodios de extinción masiva de especies. Esta pérdida ha sido compensada tarde o temprano por la evolución de nuevas especies. Mientras que la tasa de especiación se mantenga similar o superior a la tasa de extinción, la biodiversidad puede permanecer constante o incluso aumentar.

Pero las tasas de extinción actuales son mayores que durante el pasado geológico; estas altas tasas son debidas casi exclusivamente a la actividad humana (Primack & Ros, 2002). Hay diferentes estimativos de la velocidad con que se está perdiendo la diversidad biológica en la actualidad y aunque las cifras varían ampliamente, se acepta que

la tasa de extinción es entre 1.000 y 10.000 veces mayor que las tasas normales. La reducción actual de la diversidad es aún mayor que las catástrofes de finales de las eras Paleozoica y Mesozoica. En estas extinciones del pasado, muchas especies de plantas sobrevivieron, mientras que la diversidad animal se vio más fuertemente reducida. En la actualidad, la diversidad de plantas está declinando en igual forma que la animal y la extinción está alcanzando niveles irreparables (Wilson, 1988). A largo plazo, las repercusiones de estas extinciones actuales pueden llevar a una interrupción del curso de la evolución, ya que los procesos de especiación tendrán que funcionar con un reducido conjunto de especies y de material genético (Myers, 1988).

La extinción de una especie es irreparable. La información genética contenida en su ADN y su combinación particular de caracteres se pierde para siempre. Sus poblaciones no podrán restaurarse y esta pérdida puede tener drásticas consecuencias para otras especies con las que interactúa en la comunidad o sobre los flujos de energía y nutrientes en los ecosistemas (Primack *et al.*, 2001). También se pierde su disponibilidad para beneficio humano; los ecosistemas naturales mantienen un archivo genético que provee y puede proveer muchos beneficios a la humanidad. La extirpación de poblaciones y especies de organismos también tiene efecto en la sociedad por el daño a los servicios ecosistémicos. Por ejemplo, la destrucción de insectos pude llevar a caídas en las cosechas que dependen de insectos polinizadores; la extinción de organismos subterráneos puede destruir la fertilidad del suelo (Ehrlich, 1988). De igual forma se pueden perder especies de importancia comercial, medicinal y turística. Para complicar las cosas aún más, no se dispone de un conocimiento completo de la diversidad de organismos que existe en el planeta (Wilson, 1988). La información sobre la tasa de desaparición de especies es muy sesgada, particularmente centrada en vertebrados y plantas vasculares, pero sabemos poco o nada de insectos, arañas y otros invertebrados, platelmintos, hongos y muchos otros grupos de organismos.

El término *extinción* tiene muchos matices y su significado puede variar según el contexto. Una especie se considera extinta cuando no queda ningún ejemplar en ningún lugar del mundo. Si quedan individuos de la especie únicamente en cautiverio o en otras situaciones controladas por el hombre, se dice que la especie está extinta en estado silvestre. En ambos casos, la especie se considera globalmente extinta. Cuando una especie ya no se encuentra en un área que solía habitar, pero sigue viviendo en estado silvestre en otro lugar, está localmente extinta (Primack & Ros, 2002).

Una especie puede habitar una amplia región geográfica, como el jaguar (*Panthera onca*; plancha 4), que habita los bosques tropicales de Centro y Suramérica, o puede ser endémica de una pequeña área geográfica, como la pava caucana (*Penelope perspicax*), que sólo habita en las laderas de la cuenca media del río Cauca, en Colombia. El cóndor y la pava se han extinguido localmente en algunas partes de su distribución original. La pava caucana se encontraba originalmente en los departamentos del Cauca, Valle del Cauca, Risaralda y Quindío en Colombia; actualmente sólo hay poblaciones aisladas en los tres últimos departamentos (Kattan *et al.*, 2006b). El sapito arlequín negro (*Atelopus ebenoides*) se distribuye en dos regiones colombianas (se reconocen dos subespecies). En una de éstas, el páramo de Vijagual (Boyacá) no se ha vuelto a registrar desde 1995, lo que sugiere que se encuentra extinto en la región (Rueda-Almonacid *et al.*, 2004). Algunos ejemplos de extinción global incluyen el pájaro dodo (*Raphus cucullatus*) de las islas Mauricio, cuyas poblaciones fueron exterminadas en el siglo XVII a consecuencia de la colonización y explotación humana y el lobo de Tasmania (*Thylacinus*

cynocephalus) en Australia, probablemente extinguido por competencia con el dingo –perro introducido por aborígenes– (Frankel & Soulé, 1981).

En Colombia hay 112 especies de aves amenazadas de extinción (6,4 % de la avifauna colombiana). De las 67 especies endémicas de aves, 47% están amenazadas y 12% se encuentran en peligro crítico de extinción, como ocurre con la cotorra *Hapalopsittaca fuertesii,* endémica de los bosques altoandinos al occidente y sur del macizo del Parque Nacional Los Nevados en los departamentos de Caldas, Quindío, Risaralda y Tolima. La principal amenaza es la destrucción y fragmentación de su hábitat, lo cual sumado a la limitada extensión original del hábitat de esta especie, la pone en peligro crítico (Renjifo *et al.,* 2002).

Una especie puede verse amenazada por una variedad de factores. Algunos factores bióticos que normalmente afectan a una especie, como la competencia con otras especies por los recursos, la depredación, el parasitismo y las enfermedades, pueden verse exacerbados al ser la especie afectada por otros factores como aislamiento y alteración de hábitat, cambios climáticos y otros problemas inducidos por las actividades humanas (Frankel & Soulé, 1981). Las alteraciones del paisaje se han incrementado en las últimas décadas y sus efectos son poco conocidos. Se necesita información detallada de los efectos del cambio del paisaje con el fin de interpretar cómo la pérdida de hábitat puede afectar la diversidad y el desarrollo humano (Meffe & Carrol, 1994). Una causa primaria de la disminución de la diversidad de organismos, además de la explotación humana directa, es la destrucción y degradación de hábitat que resulta inevitablemente de la expansión de las poblaciones humanas y sus actividades (Ehrlich, 1988).

Factores que hacen a una especie vulnerable: las tres dimensiones de la rareza

No todas las especies enfrentan el mismo riesgo de extinción. Las especies raras son más vulnerables que las especies comunes. En los ecosistemas, la mayoría de las especies presentan algún grado de rareza. Pero, ¿qué significa *rareza*? Este término puede definirse desde varios puntos de vista, ya que los diferentes tipos de rareza hacen a las especies vulnerables a diferentes procesos de extinción. El término rareza involucra al menos tres condiciones ecológicas y demográficas: área de distribución geográfica reducida, requerimientos de hábitat restringido y específico y tamaños poblacionales pequeños (Kattan, 1992; Rabinowitz *et al.*, 1986). Estas tres dimensiones pueden combinarse para ocasionar diferentes grados de rareza (tabla 4.1). Así por ejemplo, una especie (como el puma americano *Felis concolor*) puede estar distribuida por todo un continente y ser generalista de hábitat (baja especificidad de hábitat), pero ser rara porque sus poblaciones tienen densidades muy bajas.

Tamaños poblacionales pequeños

Las poblaciones con un bajo número de individuos tienen mayor probabilidad de extinción local. En las poblaciones silvestres normalmente ocurren oscilaciones de tamaño, y si la población es pequeña, se aumenta la probabilidad de que en una de estas oscilaciones se extinga. La extinción también puede ocurrir por factores estocásticos o impredecibles como fuegos, inundaciones o epidemias; y también en este caso, si la población es pequeña, tiene más probabilidades de ser extirpada por una de estas

Tabla 4.1

Grado de vulnerabilidad de acuerdo con tres dimensiones de rareza y número de especies en cada categoría, para 273 especies de aves de los Andes de Colombia distribuidas entre 1800 y 2800 m.

		Distribución geográfica			
		Amplia		Estrecha	
	Especificidad de hábitat	Amplia	Restringida	Amplia	Restringida
Abundancia	Abundante	Muy baja 58	Baja 28	Intermedia 39	Alta 56
	Escasa	Baja 3	Intermedia 18	Alta 5	Muy alta 66

Adaptado de Kattan, 1992

catástrofes. Por otro lado, los parámetros demográficos de las poblaciones se pueden afectar por la pérdida de variabilidad genética que ocurre en las poblaciones pequeñas (Kattan, 2002; Primack *et al.* 2001; capítulos 2 y 6).

Por ejemplo, la tortuga bache (*Chelydra serpentina acutirostris*) se distribuye desde Costa Rica hasta la costa Pacífica de Ecuador, donde habita en lagunas y ríos de aguas mansas. A pesar de su amplia distribución, esta tortuga está amenazada regionalmente en el valle del Cauca en Colombia, ya que sus poblaciones están muy reducidas. Los ríos y madreviejas donde habita esta tortuga soportan grandes presiones de deterioro por agricultura mecanizada, ganadería extensiva, infraestructura de riego y extensos cultivos de caña de azúcar; además, es una de las especies más perseguidas por su carne y sus huevos. Actualmente, persisten pocos individuos en hábitats aislados y está amenazada regionalmente (Henao & Ruiz-Palma; 1996, Ortega, 2005).

Especificidad de hábitat

Algunas especies están confinadas a un único tipo de hábitat, que puede ser de poca extensión y estar disperso en forma de parches en el paisaje (por ejemplo, una cueva). Si las actividades humanas deterioran el hábitat, la especie puede ser incapaz de sobrevivir. Por ejemplo, el zambullidor andino (*Podiceps andinus*), originalmente restringido a las lagunas del altiplano cundiboyacense en Colombia, se ha extinguido por la degradación de los ecosistemas acuáticos, principalmente por la desaparición de las plantas acuáticas en donde se alimentaba (Renjifo *et al.*, 2002). Un factor que determina la persistencia de especies de anfibios en los Andes colombianos es la presencia de microhábitat de reproducción. Tal es el caso de las ranas que necesitan corrientes de agua (quebradas y riachuelos), las cuales pueden ser rápidamente degradadas, contaminadas o entubadas para uso humano.

Por ejemplo, en zonas suburbanas en los Andes occidentales de Colombia, donde se han canalizado los arroyos, al menos siete especies de ranas de reproducción acuática han desaparecido localmente por la falta de agua corriente (Kattan, 1993).

Área de distribución geográfica reducida

Hay muchas especies, especialmente en las regiones tropicales, que tienen áreas de distribución natural muy pequeñas. Cuando una especie tiene una distribución de menos de 50.000 km^2, se dice que es *endémica*. En los Andes tropicales, muchas especies como la mayoría de los anfibios tienen áreas de distribución aún mucho más pequeñas, a veces restringidas a una sola microcuenca. Por ejemplo, en Colombia los sapitos arlequín *Atelopus quimbaya* y *A. pictiventris* son endémicos de las cuencas de unos pocos ríos andinos –cuenca alta del río Otún y cuenca media y alta del río Barbas, para el primero; cuenca alta del río Pance, para el segundo– (Kattan, 1993, 2002). Las especies de distribución restringida son muy vulnerables porque la transformación del paisaje puede fácilmente afectar toda su área de distribución.

Entre las especies con área de distribución restringida se encuentran algunos primates como el muriquí (*Brachyteles arachnoides*) y el tamarino león dorado (*Leontophitecus rosalia*), cuya distribución se limita al bosque atlántico brasileño. Este bosque ha sido fuertemente fragmentado y degradado y actualmente sólo queda 8% del área original. Ambas especies de primates están altamente amenazadas por la desaparición de su hábitat y un consecuente reducido tamaño poblacional (Rylands *et al.*, 1995). En Colombia el tití gris (*Saguinus leucopus*) se considera vulnerable por la fragmentación y pérdida de la mayor parte del bosque en su área de distribución y por un intensivo comercio para mascota. Esta especie de mono tiene el área de distribución más reducida de todos sus congéneres (se encuentra en los departamentos de Caldas, nordeste de Antioquia, sur de Bolívar, Atlántico y Tolima; Defler, 2003). También se citó ya el caso de la pava caucana, cuya distribución natural se restringe al valle medio del Cauca y que actualmente persiste en pocas poblaciones aisladas (Kattan *et al.*, 2006b). Entre las plantas, puede citarse la mula muerta (*Gustavia longifuniculata*), la cual se distribuye solamente en el valle medio del río Magdalena (su distribución se estima en sólo 250 km^2); se encuentra en peligro, dada su limitada distribución y la continua declinación de la calidad del hábitat por deforestación y conversión de tierras para actividades agropecuarias (Calderón *et al.*, 2002).

Las especies insulares son particularmente vulnerables a la extinción porque muchas de ellas son endémicas de unas pocas islas y tienen sólo una o escasas poblaciones locales, con distribución geográfica limitada. Como ejemplo pueden citarse el lagarto azul (*Anolis gorgonae*) y el camarón de río (*Alpheus agrogon*), endémicos de la isla Gorgona en Colombia, cuyas poblaciones al parecer se encontraron amenazadas por su comercio y por la degradación del bosque en la época en que esta isla fue una prisión. Las especies insulares en general no pueden migrar si hay cambios o catástrofes ambientales locales como un huracán. Son susceptibles a la introducción de depredadores y competidores, debido al hábitat tan reducido, la baja diversidad y porque en aislamiento hay una erosión evolutiva del tono competitivo y de la defensa contra depredadores (como el vuelo o el miedo natural). Tal es el caso del pájaro dodo en las islas Mauricio, que había perdido la capacidad de vuelo (Frankel & Soulé, 1981).

Otros factores de vulnerabilidad

Hay otras particularidades de las especies que las hacen vulnerables a la extinción, entre ellas: (1) poblaciones que se concentran en un lugar, como ocurre en el caso de las especies que anidan en colonias; (2) poblaciones que están en cercanía al límite de su distribución geográfica; (3) los grandes depredadores; (4) especies que tienen bajas tasas de crecimiento poblacional, gran tamaño corporal, baja capacidad de dispersión o requerimientos de áreas extensas; y (5) especies que llevan a cabo migraciones a escalas locales, regionales o globales. Además, las especies que tienen alto valor económico son vulnerables pues esto puede conducir a la sobreexplotación (Meffe & Carroll, 1994; Primack *et al.*, 2001; Terborgh & Winter, 1980). Por ejemplo, las especies de gran tamaño como el cóndor de los Andes, el oso andino (*Tremarctos ornatus*) o el jaguar (*Pantera onca*), a pesar de tener distribuciones geográficas amplias, son vulnerables porque requieren grandes áreas para encontrar alimento y otros recursos. Al fragmentarse y aislarse las poblaciones, quedan muy pocos individuos en cada una (capítulo 6). Otro factor de vulnerabilidad en estas poblaciones pequeñas es la pérdida de diversidad genética y la endogamia (capítulo 2).

Causas de extinción

Las principales amenazas a la diversidad biológica se derivan de las actividades humanas: destrucción del hábitat, degradación (incluida la contaminación) y efectos del cambio climático global. Estas amenazas se originan en un consumo cada vez mayor de los recursos naturales por parte de una población humana en rápido crecimiento. Por otra parte, el auge del capitalismo industrial y las sociedades materialistas modernas ha producido una acelerada demanda de recursos naturales, particularmente en los países desarrollados (Primack & Ros, 2002).

Destrucción y fragmentación del hábitat

Es la principal amenaza para la diversidad biológica y la sostenibilidad del desarrollo humano. Algunas actividades humanas conllevan la destrucción de ecosistemas; en estas actividades de eliminación física de los hábitats naturales, la superficie se destruye completamente o se degrada hasta el punto que la composición de especies y los procesos ecosistémicos se ven profundamente alterados, provocando la desaparición de especies como consecuencia de la sustracción total y radical del hábitat (Rueda-Almonacid *et al.*, 2004). La destrucción de hábitat se ha visto acelerada debido al desarrollo de tecnologías que permiten incrementar el "aprovechamiento" de los recursos naturales. Una de las principales causas es la deforestación, que actualmente presenta tasas muy altas y aceleradas; se tala para obtener madera y leña, para establecer potreros para ganado y cultivos, entre otros. Esta situación no sólo destruye los hábitats (pérdida de área) sino que los fracciona y aísla (fragmentación). Los estudios sugieren que la pérdida de hábitat contribuye a la extinción de poblaciones por dos vías: primero, excluye una porción de la biota, especialmente las especies raras o con distribución en parches; segundo, incrementa la tasa de extinción de las especies remanentes, como resultado del bajo tamaño poblacional (capítulo 6). Se ha estimado que la pérdida de área de bosques tropicales entre 1981 y 1990 fue de 154 millones de ha, lo cual representa un pérdida anual de 0,81% de la cobertura boscosa. Cerca de la mitad de esta deforestación (48%) ocurrió en América (Whitmore, 1997).

Los bosques andinos de Colombia han sido profundamente alterados por la acción del hombre y se estima que ha desaparecido entre 70% y 80 % de la cobertura original. La gran mayoría de la población colombiana se encuentra en la región andina, lo que convierte a los bosques y otros ecosistemas an-

dinos en los más amenazados del país (Etter & Villa, 2000; Kattan & Álvarez-López, 1996). Actualmente se conservan sólo pequeños fragmentos de bosque que se han convertido en refugio de poblaciones naturales, altamente vulnerables debido al aislamiento. Un ejemplo son los humedales del valle del Cauca. De las 15.286 ha de humedales existentes en la década de 1950 en el valle, actualmente sólo quedan 1.879 ha, lo cual representa una reducción de 88%. El mayor impacto lo han sufrido las ciénagas y lagunas y en menor proporción las madreviejas. Esta destrucción de humedales ha producido la desaparición de al menos 11 especies de aves acuáticas y ha llevado a un estado crítico al menos a 7 especies. La mayoría de estas aves están restringidas dentro del valle, lo que hace más crítica su situación (Restrepo & Naranjo, 1987).

La destrucción de los bosques afecta incluso a especies "resistentes" como los monos aulladores (*Alouatta* spp.). Estos primates sedentarios y herbívoros son más tolerantes a la fragmentación y degradación de su hábitat que las especies insectívoras y móviles (Robinson & Ramírez, 1982). Sin embargo, la desaparición de los bosques montanos en Colombia ha llevado a que se encuentren en la actualidad menos de 20 poblaciones de esta especie en todo el eje cafetero y el valle del Cauca; se ha documentado una vertiginosa extinción de poblaciones en fragmentos aislados en los últimos 50 años (Gómez-Posada, 2006).

Degradación del hábitat

A veces la cobertura de un tipo de hábitat no se elimina, pero se puede degradar en su composición de especies, su estructura o su dinámica. Aunque en apariencia el hábitat persiste, estos daños pueden afectar las comunidades biológicas y llevar a algunas especies a la extinción local o regional.

Por ejemplo, los bosques tropicales pueden ser degradados por la extracción selectiva de maderas, lo cual altera pero no destruye el bosque. La eliminación de una especie de árbol del bosque no sólo la afecta a ella misma, sino a todas las otras especies que interactúan con ella y estos efectos pueden propagarse en cascada a otras especies. Además, muchos métodos de extracción de árboles causan grandes disturbios en los bosques, lo que favorece la proliferación de especies invasoras que pueden aprovechar las nuevas condiciones (capítulo 7) y produce un cambio en la composición original de especies (Withmore, 1997). Algunos ecosistemas como las sabanas pueden tolerar un cierto nivel de agricultura, pastoreo y cosecha de plantas leñosas para combustible y madera, pero la sobreexplotación lleva a una degradación progresiva e irreversible de la comunidad biológica y la pérdida de la cubierta del suelo. Por ejemplo, un exceso de ganado en las llanuras poco a poco va produciendo cambios en la comunidad biológica, favoreciendo el establecimiento de especies exóticas (que toleran el pastoreo) y eliminando las especies nativas (Meffe & Carroll,1994). La degradación que ya ha ocurrido puede continuar, sin importar los esfuerzos para detenerla.

La degradación del hábitat puede llevar a la extinción de especies, porque desestabiliza procesos naturales como la depredación, la competencia y los ciclos de enfermedades, y porque favorece la entrada de especies invasoras y la pérdida de recursos clave, entre otros efectos. Por ejemplo, la explotación comercial del bosque tropical es un problema serio para muchos primates. La tala selectiva puede remover árboles de importancia para estos animales y su supervivencia dependerá de su habilidad para tolerar la entresaca y para ajustarse a las nuevas condiciones. La tala selectiva puede causar cambios en los patrones de desplazamiento, uso de hábitat y en los patrones de actividad de los primates. Además, puede causar un alto nivel de mortalidad infantil

e incremento en las lesiones y mortalidad de juveniles y adultos por caída de árboles, desorientación y escasez de recursos, entre otros (Horwich, 1998).

Sobreexplotación

El alto nivel de desarrollo de tecnología para el aprovechamiento de los recursos naturales ha llevado a una explotación desproporcionada de ecosistemas y especies, disminuyendo fuertemente sus poblaciones y llevándolas al borde de la extinción (Primack *et al.*, 2001). En Colombia, el abarco (*Cariniana pyriformis*), un árbol maderable, se encuentra en estado crítico debido a la drástica disminución de sus poblaciones por sobreexplotación maderera. Esta especie es usada para construcción de viviendas, carpintería, artesanías y construcciones aeronáuticas y navales (Calderón *et al.*, 2002). Otro ejemplo es el compás (*Semnornis ramphastinus*), ave endémica del suroccidente colombiano y el norte de Ecuador, que se ha extinguido localmente en los cerros aledaños a Cali, por el intenso tráfico a que fue sometido a mediados del siglo XX (Renjifo *et al.*, 2002).

La sobreexplotación también puede afectar ecosistemas completos. Las actividades agrícolas y la ganadería extensiva desarrollada en los páramos colombianos acarrean un serio deterioro a estos ambientes por la desaparición de la cobertura vegetal natural, la introducción de especies foráneas, el drenaje de las turberas, la contaminación de aguas y suelos con plaguicidas y herbicidas, la pérdida del suelo, la quema deliberada de los pastos, y el pisoteo del ganado que fracciona las macoyas y conduce a la formación de suelos desnudos y a una disminución significativa de la capacidad de retención de agua (Rueda-Almonacid *et al.*, 2004).

Enfermedades y parasitismo

Es poco probable que el parasitismo y las enfermedades, en condiciones normales, causen extinción de las especies; éstas hacen parte del control natural de las poblaciones, que mantiene un "balance endémico". Las enfermedades están siempre presentes, pero su virulencia es relativamente baja y ataca principalmente individuos con sistemas inmunes debilitados; solamente en casos extremos llegan a ser lo suficientemente virulentas para acabar con la población sin que algunos individuos resistentes sobrevivan. La introducción de especies por parte del hombre destruye este balance y ha expuesto a algunas especies a enfermedades que han acabado rápidamente con muchas poblaciones. El hombre es la principal (posiblemente única) causa directa e indirecta de las epidemias conocidas (Frankel & Soulé, 1981). En el caso de los cultivos, grandes extensiones son sembradas de una sola especie de planta, lo cual puede fomentar epidemias devastadoras para esa especie y afectar otras especies silvestres, ante la superabundancia de la plaga.

En los fragmentos protegidos las poblaciones de animales alcanzan temporalmente densidades elevadas que conllevan altas tasas de transmisión de enfermedades, causando gran mortalidad. La alteración del hábitat puede aumentar la susceptibilidad de los individuos a las enfermedades, ya que en los fragmentos se puede deteriorar la calidad del hábitat y la disponibilidad de alimento, lo que puede traducirse en un estrés dietario y en individuos débiles y desnutridos y por consiguiente más susceptibles a las infecciones (Primack & Ros, 2002). Las densidades altas también pueden aumentar el estrés en animales sociales, lo que disminuye la resistencia a enfermedades. Las poblaciones aisladas en fragmentos pueden ser más susceptibles a epidemias, por la baja variabilidad genética y la presencia de humanos y fauna doméstica, que facilitan la transmisión (Crockett, 1988). Por ejemplo, los monos aulladores (*Alouatta* spp.) son susceptibles a la infestación por parásitos de larvas de moscas barrenadores ya sea por ataque directo, o porque contribuyen a debilitar a los ani-

males durante periodos de estrés dietario y pueden además, facilitar la infestación con otras larvas más letales. En Barro Colorado (Panamá) son comunes las muertes de aulladores por infecciones de larvas típicas del ganado como las de las familias Oestidae (*Dermatobia hominis*, que ataca también al hombre) y Calliphoridae (*Cochlyomia hominivorax*), lo cual es una amenaza para la población (Crockett, 1998). Otro ejemplo son los anfibios, en los que se ha observado una disminución global de las poblaciones en las últimas décadas; esta situación está ligada en algunos casos al ataque de un hongo patógeno (*Batrachochytrium dendrobatidis*). Este hongo es común en la naturaleza, por lo cual es probable que su pandemia sea provocada por el debilitamiento de los sistemas inmunológicos de los anfibios, producida por la contaminación y cambios en el clima (Rueda-Almonacid *et al.*, 2004).

Especies exóticas e invasoras

La sociedad moderna ha alterado el patrón natural de distribución de las especies, llevándolas a diferentes lugares del mundo. En el pasado, la distribución de una especie estaba determinada por límites o barreras ambientales, geográficas y climáticas como océanos, desiertos, montañas, ríos y otros (Primack *et al.*, 2001). La propagación de especies exóticas pone en peligro las especies nativas, menos competitivas o incapaces de sobrevivir en condiciones diferentes. Tras las introducciones de especies depredadoras o altamente competitivas se ha documentado la degradación paulatina de hábitats sensibles y el colapso de varias especies animales (capítulo 7).

Contaminación química

Una de las formas más universales de degradación del hábitat es la contaminación ambiental con plaguicidas, fertilizantes y desechos y gases urbanos e industriales que, además del efecto local, pueden tener consecuencias globales como es el caso del efecto invernadero (Primack *et al.*, 2001).

La contaminación del agua tiene efectos muy dañinos en las comunidades acuáticas. Los desechos tóxicos arrojados al agua tienen efectos a diferentes escalas, ya que se difunden rápidamente. Los cuerpos de agua en general son utilizados como "alcantarillas" y aunque las consecuencias locales se observan a corto plazo, las consecuencias en otras áreas a lo largo del curso de agua pueden pasar desapercibidas inicialmente (por ejemplo los metales pesados). Las especies acuáticas han desarrollado mecanismos para concentrar minerales que generalmente son muy escasos en el agua; esta situación puede causar que los productos tóxicos disueltos en el agua se acumulen en los organismos acuáticos, aun cuando inicialmente sus concentraciones sean muy bajas y no sean letales (Primack & Ros, 2002). Los plaguicidas pueden ocasionar comportamientos anormales en renacuajos, los cuales además experimentan un retraso y deformidades en el crecimiento, casi nunca completan la metamorfosis y sufren una mayor tasa de depredación (Werner, 1986). Los anfibios son muy sensibles a los contaminantes por su piel permeable y su ciclo de vida que se desarrolla tanto en agua como en tierra.

Los fertilizantes agrícolas, detergentes y desechos humanos aportan grandes cantidades de nitratos y fosfatos al agua iniciando procesos de eutroficación antrópica. Estos desechos provocan grandes concentraciones y crecimientos desproporcionados de algas en lagos y lagunas. Dicho crecimiento puede ser tan denso que evita el paso de la luz, causando sombra a las especies del fondo. Así, mientras más gruesa es la capa de algas, más mortalidad se causa en las capas inferiores; los hongos y bacterias descomponedores de los organismos muertos crecen rápidamente y agotan el oxígeno disponible. Sin oxígeno, la vida remanente muere; al final, sólo quedan los organismos que toleran aguas contaminadas y niveles bajos de

oxígeno. Esta eutroficación se presenta también en ecosistemas marinos, especialmente por las descargas de materia orgánica que llegan de los ríos. En el caso de los corales, que necesitan aguas cristalinas para vivir, sus delicados filtros pueden obstruirse con sedimentos de aguas sucias y los animales no pueden alimentarse. También los residuos de tala de bosques o de terrenos agrícolas pueden hacer daño a los ecosistemas acuáticos pues los sedimentos cubren las hojas de las plantas sumergidas y reducen la superficie fotosintética y la disponibilidad de luz (Primack *et al.*, 2001).

Las actividades humanas también arrojan gran cantidad de desechos al aire, que se han ido acumulando en la atmósfera, produciendo cambios en el clima y alterando los ecosistemas. Los desechos industriales introducen gran cantidad de nitratos y sulfatos a la atmósfera, que al contacto con el agua forman ácido nítrico y sulfúrico, bajando el pH de la lluvia. Esta agua acidificada cae en lagos y lagunas y cuerpos de agua, reduciendo el pH de éstas y por lo tanto afectando a peces y organismos que viven en ellas. La lluvia ácida puede ocasionar una disminución en la fertilidad de los anfibios (Rueda-Almonacid *et al.*, 2004); también puede ocasionar una disminución del pH del suelo e inhibir por acidez los procesos de descomposición de la materia orgánica por los microbios, reduciendo la tasa de reciclaje. La lluvia ácida también daña y debilita los árboles haciéndolos más susceptibles al ataque de plagas, insectos y enfermedades. Al morir los árboles, pueden morir todos los organismos que interactúan con ellos o que los necesitan para vivir. Otros productos industriales liberan hidrocarburos y óxidos de nitrógeno, generados por combustión de combustibles fósiles como el petróleo y el carbón; con la luz solar, éstos reaccionan con otros gases en la atmósfera baja y producen ozono y otros productos que se acumulan y que son perjudiciales para la salud humana, dañan tejidos vegetales y reducen la productividad agrícola. Es decir, el efecto de este tipo de contaminación no sólo es local. El efecto de las actividades humanas se acumula y puede producir daños a muchos kilómetros de distancia, especialmente los desechos arrojados al aire y al agua. Los desechos industriales pueden afectar bosques protegidos a muchos kilómetros de distancia y además, pueden seguir afectando el ambiente incluso muchos años después de haber acabado con la fuente de contaminación (Primack *et al.*, 2001).

Un grupo de productos químicos sintéticos, conocidos como clorofluorocarbonados (CFC), han sido utilizados en todo el mundo para los sistemas de refrigeración de neveras, congeladores y aires acondicionados, al igual que como solventes. Estos compuestos son liberados y en presencia de radiación ultravioleta, reaccionan con el ozono de la atmósfera superior, destruyéndolo. La disminución de la capa de ozono lleva a un incremento de la radiación ultravioleta que alcanza la superficie terrestre (Curtis & Barnes, 1993). El fitoplancton que forma la base de las cadenas tróficas acuáticas es especialmente susceptible a la radiación UV, así como los organismos fotosintéticos terrestres. En general, estas radiaciones pueden generar lesiones en los seres vivos ya que sus longitudes de onda son absorbidas por nucleótidos y proteínas. La piel de los animales se puede afectar, pues la radiación UV la hace más susceptible a infecciones y enfermedades como el cáncer. Por otra parte, altos niveles de radiación UV pueden provocar la formación de radicales libres como el peróxido de hidrógeno, el cual incrementa la actividad de un gran número de contaminantes del agua como agroquímicos y plaguicidas en general (Rueda-Almonacid *et al.*, 2004).

Es bien conocido el efecto de los plaguicidas como el DDT (dicloro-difenil-tricloroetano) y los residuos organoclorados que se biomagnifican a través de la cadena trófica. El ejemplo típico es el daño causado a

algunos pelícanos, águilas y halcones en las zonas templadas, que por producir huevos de cáscaras débiles, no aguantaban el peso de los padres durante la incubación, lo cual causó una fuerte reducción de las poblaciones. Estos plaguicidas se acumulan en los peces y se difunden a través de la cadena trófica (Primack *et al.*, 2001). En anfibios, los herbicidas como la atrazina pueden incrementar la tasa de aparición de individuos con deformidades en los miembros (Hayes *et al.*, 2002).

En los últimos 20 años se ha estudiado el efecto de numerosas "hormonas ambientales" que alteran los procesos biológicos, ya que pueden imitar el efecto de las hormonas naturales, principalmente la hormona femenina estrógeno. El origen de estas hormonas químicas son algunos plaguicidas o solventes usados en la fabricación de plásticos y detergentes comunes, tales como DDT y los bifenilos policlorinados (PCB) (Raloff, 1994). La naturaleza lipofílica de estos compuestos les permite ser asimilados fácilmente por plantas y animales, y entrar en la cadena trófica de cualquier ecosistema. Estos compuestos se bioacumulan en los tejidos de los organismos y no son degradados, por lo cual su efecto se magnifica a través de la cadena alimenticia. La actividad hormonal de estos químicos produce un anormal funcionamiento del sistema endocrino, interrumpe el desarrollo embrionario de los sistemas reproductivos y permanentemente altera la capacidad reproductiva de los individuos (Crain & Guillette, 1997).

Además, es probable que estas hormonas ambientales puedan contribuir a incrementar el riesgo de cáncer en los sistemas reproductivos femeninos (Raloff, 1994). Por ejemplo, se ha encontrado en los caimanes del lago Apopka en La Florida (Estados Unidos) desórdenes reproductivos como reducción de la probabilidad de ruptura del huevo, reducción de viabilidad de neonatos, secreción anormal de hormonas y modificación de la anatomía sexual (Guillette, 1998). En los pumas de La Florida se ha encontrado una reducción de la producción de esperma y criptorquidismo (Guillette, 1994). Estos estudios sugieren que los contaminantes (DDT, dieldrin, oxiclorodano, toxafeno, PCB y otros) pueden actuar como agentes hormonales, cuya exposición prenatal puede afectar el normal desarrollo fetal y causar serios problemas en el éxito reproductivo del individuo. Algunos de los herbicidas de mayor uso como la atrazina afectan el desarrollo y la diferenciación de las gónadas de machos de ranas, al inducir la síntesis de enzimas responsables de la conversión de andrógenos en estrógenos, favoreciendo el hermafroditismo (Hayes *et al.*, 2002). Las poblaciones humanas están expuestas durante toda su vida a estos compuestos químicos cuyo efecto hormonal ya ha sido comprobado sobre la fauna silvestre.

En México se llevó a cabo un estudio en niños expuestos a plaguicidas, que no encontró efecto negativo en el crecimiento. Sin embargo, los niños presentaron anormalidades funcionales como disminución de la motricidad gruesa, de la memoria inmediata y de la capacidad de dibujar personas. Estos resultados llaman la atención sobre los efectos de estos compuestos químicos en otros aspectos como la memoria a largo plazo y la función neuromuscular, entre otros (Guillette *et al.*, 1998).

Cambio climático global

El cambio climático global ha sido reconocido como un fenómeno complejo que involucra cambios en muchas dimensiones del funcionamiento atmosférico de la Tierra; los más notorios son el calentamiento y los cambios ambientales concomitantes, aparentemente resultado de los elevados niveles de lo que se ha llamado gases de efecto invernadero en la atmósfera (dióxido de carbono, metano y óxido nitroso) (Peterson *et al.*, 2001). Los efectos del cambio climático han sido ampliamente analizados en la di-

mensión física, pero poco se sabe acerca de los efectos sobre la biodiversidad. Sólo hay algunos estudios para algunas especies o hábitats específicos. Los efectos del cambio climático sin duda afectan la biología de los organismos, la distribución de las especies, modifican su comportamiento y alteran la composición de las comunidades y las interacciones biológicas y la dinámica de los ecosistemas (Hanson *et al.*, 2001; Ledley *et al.*, 1999).

El dióxido de carbono (CO_2), el metano y otros gases acumulados en la atmósfera son transparentes a la luz solar y permiten que la energía luminosa llegue hasta la superficie de la Tierra. Estos gases, más el vapor de agua en las nubes, atrapan la energía que se refleja desde la Tierra como calor (radiación infrarroja) y que de otro modo irradiaría al espacio, lo cual ocasiona que se caliente la superficie del planeta y la parte inferior de la atmósfera. En consecuencia el promedio de la temperatura del aire en la superficie es cerca de 30°C más alto de lo que sería si estos gases no frenarán la salida de la radiación infrarroja hacia el espacio exterior (Ledley *et al.*, 1999). Es decir, estos gases funcionan como un vidrio de invernadero, por lo cual reciben el conocido nombre de gases de invernadero. Los niveles globales de estos gases han aumentado por el uso de combustibles fósiles (carbón, petróleo y gas natural). También contribuye la deforestación, ya que al disminuir la superficie de árboles haciendo fotosíntesis se reduce la fijación de CO_2. La concentración media de CO_2 se ha incrementado en 30% a partir del siglo XIX (Ledley *et al.*, 1999); este gas dura más o menos 100 años en la atmósfera con lo cual, aunque se redujera su producción, su efecto persistirá mucho tiempo en la atmósfera (Primack & Ros, 2002).

El metano, otro gas de invernadero, es producido por los cultivos de arroz, la ganadería, la actividad de microbios en basureros, la quema de combustibles fósiles, la quema de bosques tropicales y la digestión animal. Todas las plantas, animales y microorganismos intercambian gases con su ambiente y están directa e indirectamente involucrados en el mantenimiento de la mezcla de gases en la atmósfera. Los cambios en esta mezcla (tales como el incremento en el dióxido de carbono, oxido de nitrógeno y metano) pueden llevar a un cambio climático y a un desastre en la agricultura (Ehrlich, 1988). Se ha pronosticado que el aumento en la concentración de gases de invernadero y aerosoles puede generar cambios regionales y globales en temperatura, precipitación y otras variables climáticas. Igualmente se predice el incremento en la frecuencia de eventos extremos como tormentas, inundaciones y sequías (IPCC, 2001). Aunque es muy difícil disminuir la producción de metano asociada a la actividad agropecuaria, actualmente se están desarrollando sistemas de producción más eficientes, orientados a prevenir y mitigar los efectos negativos de la acumulación de este gas en la atmósfera.

Con los niveles actuales de producción y acumulación de dióxido de carbono y otros gases, los meteorólogos han predicho un calentamiento de 1 a 3 grados Celsius en los próximos 100 años. En Colombia, durante los últimos 150 años, se ha reportado una pérdida aproximada de 60% a 80% de los glaciares en las montañas nevadas y se ha reportado la desaparición de al menos seis nevados. Los glaciares han ido en retroceso y la velocidad de derretimiento se ha incrementado, debido a los fenómenos climáticos extremos; por consiguiente las masas glaciales colombianas desaparecerán si persiste el calentamiento global acelerado (IDEAM, 2002).

Se pueden esperar tres respuestas de las especies al cambio climático: movimiento, adaptación (ya sea cambio evolutivo o aclimatación fisiológica) y extirpación (Peterson *et al.*, 2001). Si la especie es lo suficientemente móvil, puede cambiar su posición geográfica, siempre y cuando existan condiciones ambientales en las cuales es capaz

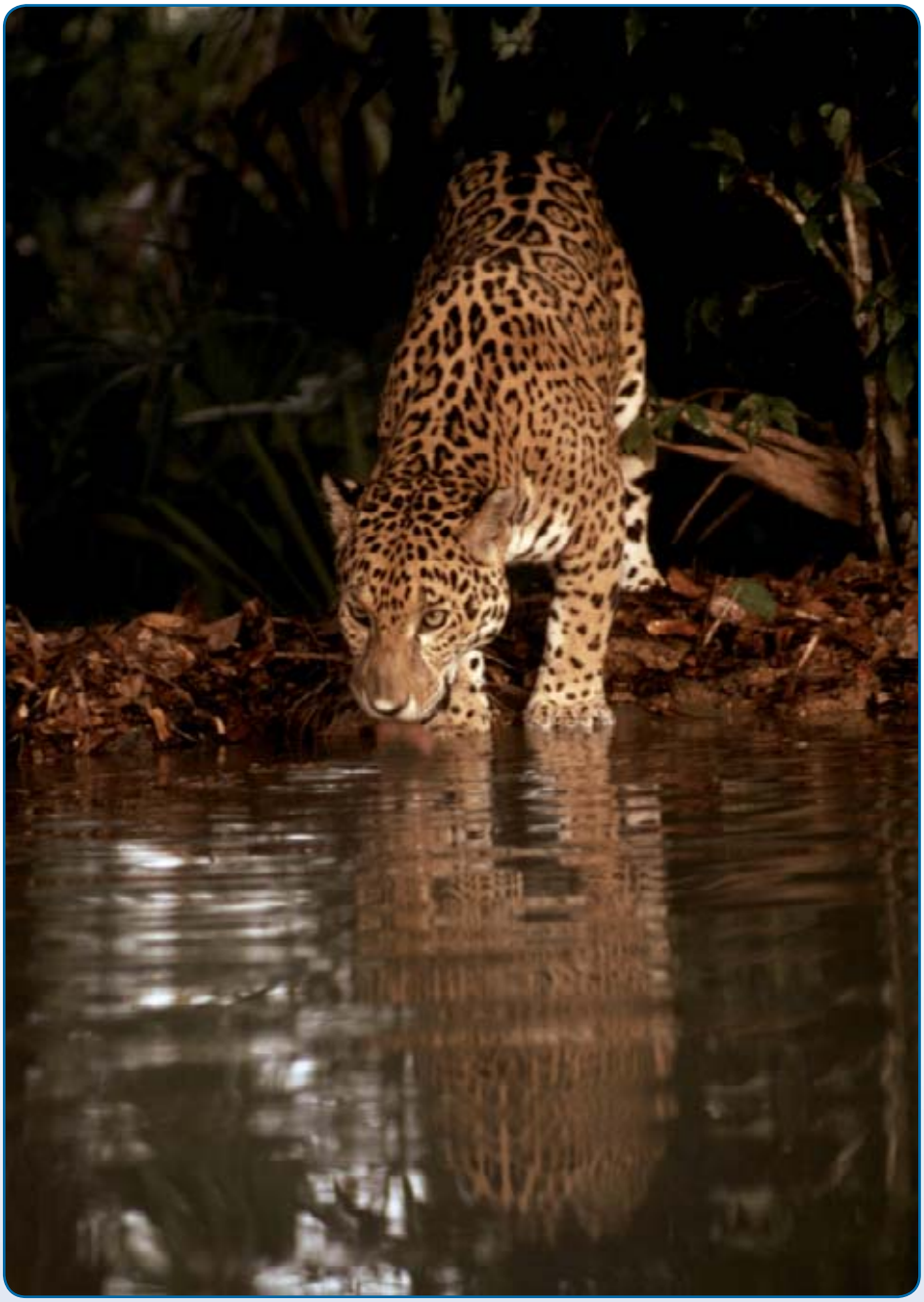
de mantener una población. Si la especie es capaz de evolucionar rápidamente o si tiene una amplia tolerancia fisiológica puede ajustarse a las condiciones cambiantes del paisaje. Pero si no hay hábitat disponible o no puede adaptarse, se extinguirá.

La Tierra ha sufrido cambios de clima en el pasado, ampliando o reduciendo los bosques, mares y praderas y por lo tanto ampliando o reduciendo la distribución de algunas especies, incluso llevando algunas a la extinción. Las especies sobrevivientes se ajustaron a las nuevas condiciones, pero a un ritmo lento, muy inferior que el ritmo de cambio climático introducido por la actividad humana. Además, el paisaje actual es antrópico y presenta muchas barreras de migración. Así por ejemplo, pequeños cambios en la precipitación podrían tener efectos en la composición de especies, los ciclos reproductivos de las plantas y susceptibilidad de incendios (Primack *et al.*, 2001). Por estos motivos, la preocupación por el cambio climático y la destrucción de la capa de ozono no se relaciona solamente con la magnitud de los cambios que están ocurriendo, sino con las escalas de tiempo en las que éstos se dan (Rueda-Almonacid *et al.*, 2004). Un cambio tan rápido de temperatura no permitirá a los organismos adaptarse y responder a los nuevos cambios. Los bosques húmedos pueden empezar a tener procesos de sequía que afectan la comunidad de especies adaptadas a la humedad (Myers, 1988).

Otro grave problema del calentamiento global es el aumento del nivel del mar, ya que las comunidades costeras se inundarían, lo que eliminaría los hábitats de muchas especies. Además, el aumento afectará los manglares ya que a una mayor profundidad se impide el establecimiento de las nuevas generaciones de plantas. También es dañino para corales y arrecifes pues crecen a determinada profundidad y a cierta luz y temperatura. El hielo marino se ha adelgazado y su extensión se ha reducido alrededor de 9% en las últimas tres décadas; igualmente, el nivel del mar ha cambiado, pues aumentó entre 10 cm y 20 cm en el último siglo (IPCC, 2001).

En México se hicieron simulaciones en computador para ocho especies de aves de la familia Cracidae (pavas) para explorar posibles escenarios de cambio en su área de distribución según el cambio climático (Peterson *et al.*, 2001). Algunas de las especies restringen su distribución, llegando incluso a no tener hábitat disponible en pocos años, mientras que otras se expanden; esta respuesta depende de las características intrínsecas de cada especie. Para las plantas, de igual forma, algunas especies crecerán más con el aumento de CO_2 y los insectos herbívoros asociados a ellas también. Este crecimiento de plantas ya ha sido observado en las latitudes altas del Norte; otras plantas se extinguirán. Inicialmente se pensaba que el incremento del CO_2 sería benéfico para la agricultura: más CO_2 favorecería el crecimiento de las plantas, cumpliendo un efecto de fertilización. Sin embargo, se ha demostrado que las hojas de plantas que han crecido en ambientes ricos en CO_2 tienen menor proporción de nitrógeno en relación con el carbono. Este tipo de ambientes rebajaría la fertilidad del suelo y el flujo de nutrientes porque muchos elementos atrapados en las hojas resultarían inaccesibles a las plantas. Además, algunas gramíneas consideradas "malas hierbas" se desarrollan mejor en ambientes ricos en CO_2, lo que afecta de manera negativa los cultivos. Si las hojas de las plantas empiezan a tener cambios en la cualidad nutricional por efecto del CO_2, los insectos herbívoros deberán comer mayor proporción de hojas para suplir sus necesidades metabólicas (como ha sido demostrado para larvas de saltamontes y mariposas). Estas situaciones contrarrestarían cualquier beneficio en el incremento de la cosecha por el CO_2 (Bazzaz & Fajer, 1992).

Plancha 4



El jaguar (*Panthera onca*) habita los bosques tropicales de Centro y Suramérica y está amenazado por la destrucción del hábitat, la eliminación de sus presas y la cacería directa.

Anthony B. RATH / WWF-Canon

Capítulo 5

Definiciones del concepto de vulnerabilidad y aplicaciones a las áreas protegidas

Por Natalia Arango y María Elfi Chaves

Antecedentes y fundamentos

En los últimos años se ha desarrollado significativamente el soporte técnico para guiar el establecimiento y manejo de áreas protegidas. En Colombia, varios grupos y organizaciones de investigación han hecho aportes importantes en este sentido, encaminados a apoyar la consolidación de sistemas de áreas protegidas más efectivos y viables. Vale la pena resaltar los valiosos aportes de Jorge Hernández Camacho para la selección de áreas prioritarias para el Sistema de Parques Nacionales y las propuestas de Arango y colaboradores (2003), Armenteras y colaboradores (2003), Biocolombia (2000), Fandiño (1996), Fandiño y Van Wyngaarden (2003), Kattan y colaboradores (2004c) y WWF (2001). Estos aportes consisten en elaboraciones conceptuales generales, así como en la ejecución de proyectos particulares que proveen información primaria para la toma de decisiones en áreas específicas. El ensayo que presentamos a continuación recoge reflexiones generales sobre la vulnerabilidad de áreas de conservación, con el propósito de contribuir a aclarar algunas de las diferencias en el uso de términos y conceptos existentes en la literatura y a alimentar la discusión nacional sobre el tema.

Una revisión somera de la literatura disponible sobre vulnerabilidad revela la diferencia de interpretaciones alrededor del término. En consecuencia, en este ensayo partimos de diferentes perspectivas, que pueden aclarar y sustentar una aproximación al término en el ámbito de la conservación *in situ* de la biodiversidad, dejando explícitos los alcances e implicaciones en cada caso.

Antes de entrar en materia es necesario fundamentar la discusión en definiciones básicas del funcionamiento de los sistemas naturales. La ecología ha fijado su interés en la estabilidad de las comunidades naturales desde principios del siglo XX, en parte por las presiones que las actividades humanas ejercen sobre éstas y el riesgo para su permanencia en el planeta. Los fundamentos que provee esta disciplina son especialmente relevantes para el quehacer de las áreas protegidas en la medida en que las comunidades ecológicas constituyen una escala de trabajo compatible con la escala de manejo de las áreas mismas.

Dado que las áreas protegidas en el mundo pretenden mantener muestras representativas de la biodiversidad, que persistan por lo menos en el mediano plazo, partamos de la definición de persistencia desde la perspectiva de ecología de comunidades. La *persistencia* de una comunidad se entiende como el mantenimiento a largo plazo de los patrones y procesos que caracterizan al sistema natural. Esta persistencia está asociada a su *estabilidad*, que depende de las densidades y características de las especies que la componen, así como del ambiente en el cual existen (Begon *et al*., 1996).

Se pueden establecer dos facetas que determinan la mayor o menor estabilidad de un sistema:

- La elasticidad (en inglés, *resilience*) es la capacidad que tiene un sistema para regresar a su estado anterior (o preperturbación), después de una perturbación que la desplaza estructural o funcionalmente (Begon *et al.*, 1996). Comúnmente este término se refiere a la respuesta frente a factores de perturbación de ocurrencia "normal" en el sistema; es decir, típicas en magnitud, intensidad y frecuencia (ver recuadro 3.3). Dado que cada especie presenta una respuesta particular a una perturbación, la elasticidad del sistema del que las especies hacen parte estará en función de estas respuestas (McCannan, 2000). La elasticidad de un sistema se afecta por el nivel de tensión al que esté sometido (IDEAM, 2002).
- La resistencia describe la habilidad de una comunidad para evitar el desplazamiento (o la transformación radical) frente a la perturbación.

La teoría ecológica ha sostenido por décadas que existe una relación positiva entre la estabilidad y la *complejidad* (diversidad) de la comunidad; es decir, las comunidades más complejas son más estables. Mayor complejidad se entiende como más especies, más interacciones entre especies, interacciones de mayor dependencia de las partes o una combinación de las anteriores. Esta visión nos ha llevado a suponer que los ecosistemas tropicales son más estables que los de zona templada; sin embargo, esta premisa ha sido debatida ampliamente y hoy existe evidencia en su contra (McCannan, 2000). La evidencia sugiere que la complejidad (y la diversidad) y la estabilidad pueden estar relacionadas, pero no en todas las escalas ni en todas las circunstancias.

Definiciones de vulnerabilidad

En vista de que alrededor del término vulnerabilidad giran varias definiciones, partamos de la definición castiza de la lengua española (DRAEL, 2001): "cualidad de vulnerable"; y de vulnerable dice: "que puede ser herido o recibir lesión, física o moralmente". Es común el uso del término en la prevención de desastres naturales. En este contexto la vulnerabilidad comprende el conjunto "de características de una persona o un grupo desde el punto de vista de su capacidad para anticipar, sobrevivir, resistir y recuperarse del impacto de una amenaza natural" (Blaikie *et al.* 1996). En este mismo contexto de desastres, otros autores (Wong *et al.* sf) la definen como "la medida de la susceptibilidad o predisposición intrínseca de los elementos expuestos a una amenaza, a sufrir daño o pérdida".

En la literatura ecológica, vulnerabilidad y fragilidad suelen usarse indistintamente. La lengua española define fragilidad como la calidad de ser quebradizo o que se hace pedazos con facilidad (DRAEL, 1977). La ecología la define como la probabilidad de extinción o daño de un ecosistema, comunidad o especie debido a una perturbación, o su susceptibilidad a perturbación (Smith & Theberge 1986). En otras palabras, a mayor fragilidad, mayor

probabilidad de extinción por perturbaciones. Algunos ecólogos consideran la fragilidad como uno de los extremos en un gradiente de estabilidad (Smith & Theberge 1986).

La fragilidad de un sistema natural (paisaje, ecosistema, comunidad, población o especie) se puede diferenciar en dos componentes: aquella que depende de las perturbaciones externas y aquella inherente a la estructura y composición del sistema. Por lo general, en la evaluación de áreas naturales la fragilidad se refiere a susceptibilidad frente a las perturbaciones humanas, punto que discutiremos más adelante.

Por su parte, la vulnerabilidad de sistemas naturales ha sido definida para especies y para sistemas complejos como comunidades o ecosistemas. Una especie se considera vulnerable cuando se sabe que se está aproximando a un alto riesgo de extinción en estado silvestre (Lincoln *et al.* 1998). Esto quiere decir que la vulnerabilidad de especies se entiende como riesgo de extinción. Existe un conjunto de características intrínsecas de las especies que las hacen más o menos susceptibles a la extinción y que en consecuencia están asociadas a su vulnerabilidad. Las tres principales características asociadas a la vulnerabilidad a la extinción son: áreas de distribución restringida, alto grado de especialización ecológica o altos requerimientos ecológicos y tamaños poblacionales pequeños (Kattan 1992). Otros autores como Noss *et al.* (2002), analizan la vulnerabilidad referida a la tasa de crecimiento poblacional de ciertas especies (mamíferos grandes) incluidas en el área; la denominan vulnerabilidad demográfica y se entiende como la disminución predicha del crecimiento poblacional de las especies en cuestión, durante los próximos 25 años.

El equipo de paisajes rurales del Instituto Humboldt adelanta actualmente un análisis de la importancia de conservación de los elementos de paisajes transformados mediante la aplicación de los criterios expuestos por Kattan (1992) para la zona del viejo Caldas (departamentos actuales de Caldas, Risaralda y Quindío). Una vez clasificadas las especies de aves dentro de las categorías de vulnerabilidad, la presencia de estas se espacializa en los elementos del paisaje (cañadas, cercas vivas, barreras rompevientos, etc.) usando herramientas de sistemas de información geográfica. Esto permite estimar la vulnerabilidad y valor de conservación de dichos elementos con base en la vulnerabilidad de parte de su fauna (Paula Caicedo com. pers.).

Primack *et al.* (2001) discuten los grupos de especies más vulnerables a la extinción (capítulo 4). Estos grupos están compuestos por especies con las siguientes características: distribuciones geográficas muy restringidas, poblaciones pequeñas, baja densidad poblacional, gran tamaño corporal que requieren áreas extensas para sobrevivir, incapacidad de movilizarse cuando las condiciones se deterioran, migratorias estacionales, escasa variabilidad genética, requerimientos ecológicos especializados, especies características de ecosistemas antiguos, con distribución agregada o que evolucionaron en aislamiento sin competidores, depredadores o patógenos.

En la literatura sobre el tema es común encontrar que la rareza es un buen predictor de la vulnerabilidad en algunos grupos como aves y plantas: los organismos raros suelen ser más propensos a la extinción. Terborgh & Winter (1980) encontraron tres patrones de rareza:

- Poblaciones cercanas a los límites de distribución de la especie (periféricas);
- Especies especializadas en hábitats en mosaico (por ejemplo especies que utilizan varios estadios sucesivos durante la vida de los individuos);
- Especies constitutivamente raras, es decir que se encuentran en pequeños números en los lugares donde habitan. Este tipo de rareza se puede correlacionar con

factores ecológicos como tamaño corporal, dieta y movimientos estacionales.

Existe también una aproximación a la vulnerabilidad de ecosistemas. Cairns & Dickson (1980) proponen tres componentes para determinar la vulnerabilidad ecosistémica:

- Grado de elasticidad
- Resistencia
- Elasticidad entendida como número de veces que un sistema puede volver a su estado original después de haber sido desplazado.

El IDEAM (2002) define vulnerabilidad de los ecosistemas como el inverso de la elasticidad; es decir, que cuando la elasticidad de un ecosistema es cero su vulnerabilidad es máxima (o dicho de otra manera, al aumentar la elasticidad disminuye la vulnerabilidad). Cada ecosistema tiene unos factores y regímenes de perturbación natural característicos, con umbrales de magnitud, intensidad y frecuencia de perturbación, más allá de los cuales se presenta un cambio cualitativo y el sistema deriva a un estado de organización diferente.

De acuerdo con estas definiciones, se pueden predecir varias tendencias:

1. mientras menor sea la superficie de un tipo de ecosistema en relación con su extensión histórica, mayor será su vulnerabilidad;
2. para ecosistemas históricamente continuos, mientras mayor sea su estado de fragmentación menor será su elasticidad y mayor su vulnerabilidad;
3. los ecosistemas con condiciones ambientales especializadas tienden a ser más vulnerables.

El IDEAM (2002) propone estimar la vulnerabilidad de los ecosistemas combinando una caracterización de la dinámica de perturbación natural y el cambio probable del ecosistema en cuestión (o el porcentaje de área afectada).

Groves (2003) presenta una opción interesante para estimar la vulnerabilidad de los ecosistemas al introducir a la discusión el concepto de integridad ecológica (ver recuadro 14.1). Este concepto está relacionado con otro término utilizado hoy en conservación, la *salud* del ecosistema. Un ecosistema saludable es aquel que es estable y sostenible, activo, mantiene su organización y su autonomía en el tiempo y es elástico ante los tensores (Rapport *et al*., 1998a, 1998b). A su vez, la integridad ecológica se entiende como la suma de la integridad química, física y biológica (Karr & Dudley, 1981). La integridad biológica se define como la capacidad de soportar y mantener sistemas biológicos balanceados, integrados y adaptativos, que contengan el juego de elementos (genes, especies y agregados de especies) y procesos (dinámicas de nutrientes y energía, mutaciones, interacciones bióticas, etc.) esperados en un sistema natural (Karr & Chu, 1995).

Vulnerabilidad de áreas para conservación

Cuando hacemos el tránsito hacia la aplicación del concepto de vulnerabilidad a ámbitos más operativos como el de diseño y gestión de áreas de conservación, encontramos que sistemáticamente la definición ecológica del término se funde con consideraciones de las amenazas que afectan las áreas en cuestión. Incluso en algunos casos, la susceptibilidad intrínseca de los sistemas queda por fuera de las consideraciones de vulnerabilidad de áreas. Es el caso de la aproximación de Margules & Pressey (2000), quienes definen la vulnerabilidad como el riesgo que corre un área de ser transformada por usos extractivos. En estudios reali-

zados en Australia, Pressey y colaboradores (2000) estimaron la vulnerabilidad como el porcentaje de cada paisaje, en tierras privadas o en arrendamiento, sin vegetación; esto refleja la vocación del paisaje para usos intensivos en predios históricamente sometidos a transformación. Es decir, que la vulnerabilidad se convierte en un criterio relativo a una amenaza particular cuando se basa en la estimación de la susceptibilidad de la tierra a ser transformada por la amenaza en cuestión.

Esta tendencia a considerar la vulnerabilidad como la combinación de características del área y amenazas externas no es exclusiva de los australianos. Para Ferreira y colaboradores (1999) la vulnerabilidad de áreas está representada por factores externos e internos que ponen en peligro su integridad, como los siguientes:

- grado de aislamiento del área;
- uso predominante de la tierra en la zona inmediatamente contigua al área;
- existencia de proyectos industriales, de desarrollo o de otro tipo que afecten negativamente los objetivos de conservación;
- las actividades de uso de los recursos naturales dentro del área;
- proporción de terreno alterado dentro del área.

Noss y colaboradores (2002), al hacer un análisis del Gran Yellowstone (que incluye el famoso parque nacional de este nombre y terrenos contiguos en estado relativamente conservado), definen la vulnerabilidad con base en varios criterios, la mayoría de los cuales son elementos externos al área:

- proporción de terrenos privados y públicos;
- presencia de actividades de pastoreo, minería, explotación petrolera y de gas;
- concesiones madereras actuales o potenciales;
- densidad de carreteras y proyectos de vías;
- actividades recreativas disruptivas y tendencias.

Peres & Terborgh (1995), al revisar las áreas amazónicas del Brasil, encontraron que existe relación entre la vulnerabilidad del área y la facilidad de acceso, y en consecuencia evalúan la resistencia de las áreas a la incursión de seres humanos. Contrario a lo que sucede con la relación área / perímetro (donde a mayor área menor relación y menos riesgo), en el Amazonas del Brasil las áreas más grandes son más vulnerables en la medida en que incluyen más vías de penetración (ríos y carreteables). Por lo tanto, el tamaño en sí mismo no es efectivo dado que no se asignan más recursos para la protección activa de áreas más grandes.

Para los parques nacionales de Venezuela, Rivero y colaboradores (2001) evaluaron la sensibilidad o fragilidad intrínseca de cada área tomando en cuenta su naturaleza física y biológica y su situación geográfica, socioeconómica, política y administrativa. Determinaron la capacidad real y potencial de cada área para soportar las presiones externas a la que está sometida. Sus criterios de evaluación fueron:

- Tamaño
- Aislamiento de influencia humana
- Aislamiento genético
- Diversidad del paisaje
- Grado de intervención
- Capacidad de recuperación
- Integridad de las cuencas
- Saneamiento
- Plan y reglamento
- Presupuesto
- Personal técnico suficiente
- Dotación de equipos
- Instalaciones
- Control y vigilancia
- Acceso
- Atractivo político
- Importancia estratégica
- Conocimiento del área
- Riesgo natural

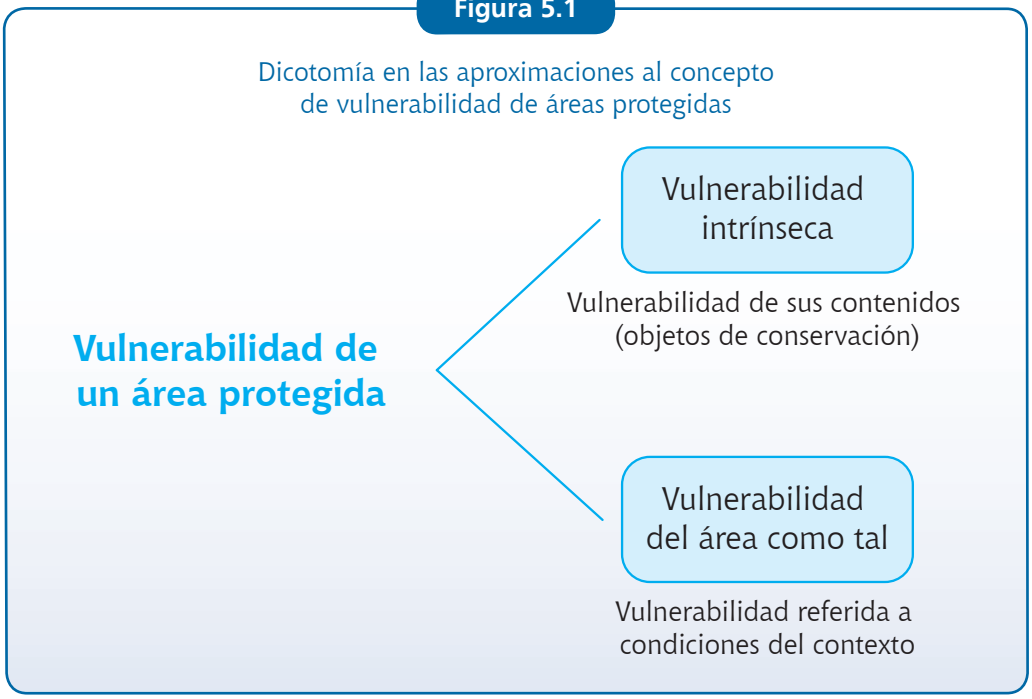
Van Wyngaarden y Fandiño (2002) hacen un análisis de la vulnerabilidad del Parque Nacional Natural Los Nevados (Colombia) con base en un modelo que considera la aptitud de transformación del área, la facilidad de acceso y la demanda por recursos naturales que ejerce la población humana. Su conclusión es que la vulnerabilidad del parque es muy baja, dada su poca oferta de recursos o variables físicas de interés humano. Sin embargo, para la Unidad de Parques Nacionales de Colombia la vulnerabilidad de áreas (protegidas) está determinada por "factores intrínsecos a los valores de conservación que las hacen más susceptibles a las presiones generadas por las amenazas" (Anónimo, 2002). Esta definición nos devuelve a las definiciones básicas propuestas por la ecología para sistemas complejos como comunidades o ecosistemas. ¿Cómo hacer operativa esta definición para facilitar su estimación en campo?

Síntesis y recomendaciones

Los interesados en el diseño y manejo de áreas de conservación se enfrentan a varias dicotomías al revisar la literatura sobre vulnerabilidad. Creemos que aclarar estas dicotomías es el primer paso antes de iniciar acciones para estimar este parámetro en terreno. En primer lugar, es oportuno tener claro si nos interesa la vulnerabilidad intrínseca de un área o aquella referida a su susceptibilidad de transformación ante amenazas particulares; de ahora en adelante llamaremos a esta última la vulnerabilidad inducida, para propósitos de discusión (figura 5.1).

Figura 5.1

Dicotomía en las aproximaciones al concepto de vulnerabilidad de áreas protegidas



Si queremos estimar la vulnerabilidad intrínseca del área de conservación, podemos hacerlo a dos escalas. Por una parte podemos concentrarnos en evaluar la vulnerabilidad de los elementos constitutivos (especies o conjuntos de especies) del área, concentrándonos en especies de interés particular. Por ejemplo, algunos autores proponen que la vulnerabilidad del área se puede estimar determinando el número de especies raras incluidas en ella (Dony & Denholm, 1995; Miller & White, 1986). Otro ejemplo son las especies clave para la estructura y funcionamiento de un sistema, cuya desaparición causaría una transformación drástica de dicho sistema. Analizar la vulnerabilidad intrínseca de las poblaciones de estas especies usando variables como tamaño de población o grado de estrés ecológico de la especie en el área puede ser una medida de la vulnerabilidad del área. Algunos ejemplos de especies estructurantes en ecosistemas colombianos son el mangle rojo (*Rhizophora mangle*) en los manglares tropicales, el pajonal de páramo (*Calamagrostis effusae*), o el coral cuerno de alce (*Acropora palmata*) en los arrecifes coralinos. Otra opción es avanzar en la descripción de la vulnerabilidad demográfica de las especies focales (aislamiento genético, tasa de crecimiento poblacional, tasa y causas de mortalidad) como objetos de conservación de las áreas.

Reconocemos que esta primera escala permite aproximarse a la vulnerabilidad del área pero que no considera la vulnerabilidad del sistema como tal dado que no contempla toda la intrincada red de relaciones que sostienen el sistema. La ecología moderna reconoce que los sistemas vivos de alta complejidad como los ecosistemas, poseen características emergentes lo cual hace que sean más que la suma de sus partes. Una de estas propiedades emergentes es su elasticidad. Para aproximarse a la cuantificación de la vulnerabilidad a la escala de ecosistemas o comunidades se puede empezar por la descripción de la dinámica de perturbación dominante (es decir, fuego, caída de árboles, deslizamientos de tierra, entre otros).

A pesar de que las dos tendencias descritas en este ensayo, es decir, la vulnerabilidad como una característica intrínseca o como amenazas externas, no necesariamente han sido reconocidas "oficialmente" como tales, la separación es útil en la medida que simplifica los escenarios. Por una parte están aquellos que definen la vulnerabilidad de un área exclusivamente con base en la vulnerabilidad de sus componentes biológicos; este enfoque se concentra en las características intrínsecas (o naturales) de los objetos de conservación identificados. Por otra parte están aquellos que se concentran en la vulnerabilidad del área tomando en consideración los factores externos que ejercen presión (real o potencial) sobre el área. En la tabla 5.1 resumimos algunas de las variables de trabajo que cada una de estas perspectivas propone. Vale la pena anotar que estas acepciones no son independientes, dado que la respuesta del sistema a las presiones está asociada a la respuesta de sus componentes.

Nosotras proponemos que existe una tercera categoría de variables en la literatura, que se concentra en la interacción de las características intrínsecas (de los contenidos o de las áreas) y las características humanas del contexto en que están inmersas (tabla 5.1; plancha 5). Por ejemplo, el grado de intervención dentro del área protegida puede resultar de la interacción entre los recursos que ésta incluye y la densidad humana en el exterior del área. Es el caso de la extracción de maderas finas: la tala de bosque en un área resulta de la interacción entre la densidad (o abundancia) de especies de maderas finas, la densidad de la población humana en las vecindades al área y la facilidad de acceso al recurso. O, como proponen Van Wyngaarden & Fandiño (2002), la facilidad de acceso resulta de una interacción entre infraestructura existente, uso del territorio y las altas pendientes (forma del terreno).

Tabla 5.1

Algunas variables propuestas en la literatura para evaluar la vulnerabilidad y las variables que resultan de su interacción

Parámetros intrínsecos	Parámetros del contexto	Interacción de parámetros intrínsecos y de contexto
Aislamiento genético	Usos de la tierra en la zona	Grado de intervención dentro de AP
Diversidad α, β, γ	Proyectos en la zona	Aptitud de transformación (atractivo para explotación)
Elasticidad	Tipo de usos de recursos en la zona	Tamaño del área de conservación
Resistencia	Importancia de la zona, por ejemplo yacimientos petroleros	Aislamiento de actividades humanas
Tasa de crecimiento poblacional	Densidad humana en el exterior del área	Facilidad de acceso (densidad de carreteras o vías fluviales)
Dinámica de perturbación		Tipo de usos internos
Estabilidad del suelo		Proporción de terrenos privados y públicos
Integridad de cuenca		

Creemos que es conveniente tener en cuenta las dos aproximaciones y su interacción en el momento de proceder a determinar la vulnerabilidad de las áreas protegidas. Dado que es muy difícil abordar todas las dimensiones simultáneamente, recomendamos seleccionar aquellas variables que tengan asociada mayor urgencia de conservación, dependiendo del estado de avance en el proceso de determinar objetos de conservación. En un caso particular puede ser conveniente empezar por determinar la vulnerabilidad de las especies raras o en peligro dentro del área protegida o de sus ecosistemas más frágiles o más definitivos en la prestación de servicios ambientales para la región.

Simultáneamente recomendamos abordar las interacciones entre las características del área y los parámetros del contexto, priorizando aquellas que estén asociadas a amenazas más inminentes. Esto permite lograr la descripción de estas últimas, pero en lo que respecta a su relación con el área protegida. Es decir, al cuantificar la aptitud de transformación de la zona es preciso primero conocer cuál es la oferta de recursos y los proyectos de explotación en el vecindario.

A partir de discusiones de trabajo sostenidas con investigadores de WWF Colombia, recomendamos independizar el uso de términos para facilitar la cuantificación de estos parámetros. Proponemos mantener el término vulnerabilidad para referirse a

la propiedad del sistema que resulta de una combinación de características intrínsecas. Para referirse a la interacción entre los parámetros intrínsecos y los factores de amenaza del contexto proponemos hablar de probabilidad de pérdida de atributos y funciones del sistema (resultante de la interacción entre las propiedades intrínsecas y las amenazas externas). Algunas de las variables apropiadas en un análisis de este tipo para un estudio regional pueden ser: pendientes, caudales, tipo de suelo, cobertura, tasa de remoción, frecuencia y magnitud de incendios, tasa de caída de árboles, longitud de cuenca, forma y superficie de fragmentos. Esta aproximación se está utilizando en el análisis de vulnerabilidad e integridad ecosistémica que el Instituto Humboldt y WWF Colombia adelantan en el piedemonte amazónico de Nariño y Putumayo.

Es claro que en este tema no existe una sola respuesta correcta. Por el contrario, existe un abanico de opciones para abordar la descripción de la vulnerabilidad de áreas de conservación. Sin embargo, consideramos pertinente que la decisión esté fundamentada en el entendimiento de las implicaciones conceptuales y los alcances en cada caso.

Agradecimientos

Las ideas expresadas en este trabajo son el resultado de valiosas discusiones con colegas. En consecuencia queremos expresar nuestro agradecimiento a Luis Germán Naranjo y Olga Lucía Hernández de WWF; a Aida Giraldo, Miguel Ángel Ospina, Marco Pardo y Herman Bermúdez.

Plancha 5

La vulnerabilidad de un área natural depende de características intrínsecas como su extensión y de factores de su contexto, determinados por las actividades humanas en sus alrededores.

© Luis Germán NARANJO / WWF Colombia

Capítulo

6

Fragmentación del hábitat y sus consecuencias

Por Gustavo Kattan y Juan Pineda

Introducción

El panorama actual de los bosques neotropicales está marcado por dos tendencias que apuntan en direcciones opuestas. Por un lado, en los bosques del neotrópico se ha generado y se mantiene una inmensa y única diversidad biológica, resultante de complejos procesos ecológicos y evolutivos ocurridos durante la historia reciente del continente suramericano (Kattan *et al.*, 2004a; plancha 6). Por otro lado, la deforestación avanza a ritmos enormes, destruyendo esta riqueza biológica antes de que siquiera sea catalogada. En América tropical se talaron 74 millones de hectáreas de bosque en la década de 1980 (Whitmore, 1997). Aunque medida en área neta la deforestación ha sido mayor en los bosques húmedos de tierras bajas, la situación es más dramática para los bosques andinos si se tiene en cuenta su menor extensión y mayor riqueza biológica por unidad de área (Kattan *et al.*, 2004a). Así, la tasa de deforestación del piedemonte de la cordillera Oriental de Colombia fue de 4,4% entre 1938 y 1988 y el área cubierta por pastos pasó de 26% a 53% (Viña & Cavelier, 1999). Actualmente se estima que alrededor de 70% de la extensión original de bosques en los Andes colombianos ha sido transformada (Etter & van Wyngaarden, 2000). Entre 1989 y 2002, en los frentes de colonización de la Amazonia colombiana se deforestaron 34.000 hectáreas por año (Etter *et al.*, 2006a). Esto da como resultado paisajes con una cobertura de bosque remanente que varía entre 2% y 10% de la cobertura original, con parches de bosque de unas 15 hectáreas en promedio (Etter *et al.*, 2006b).

La destrucción de grandes extensiones de bosque, para dar paso a los agroecosistemas característicos de los paisajes rurales, frecuentemente resulta en un paisaje fragmentado (desde el punto de vista del bosque original), en el que unos parches remanentes de bosque de tamaños variables, quedan dispersos en un mar de cultivos, potreros y otros hábitats antropogénicos. En estos paisajes fragmentados se observan cuatro efectos que causan impactos negativos sobre la biodiversidad: (1) disminución de la extensión total y variedad de hábitats disponible para la biota nativa, (2) fragmentación del hábitat original en una serie de parches de hábitat (i. e., subdivisión de las poblaciones), (3) reducción progresiva en el tamaño de es-

tos parches y (4) un aislamiento cada vez mayor de los parches dentro de una matriz hostil para la biota nativa (Fahrig, 2003).

Aunque en la región amazónica colombiana aún quedan grandes extensiones de bosque y hay áreas protegidas de un millón de hectáreas o más, la situación en otras regiones como la andina es de extrema fragmentación de los hábitats naturales. El área promedio de 25 parques nacionales en la región andina de Colombia es de unas 178.000 hectáreas y no representan adecuadamente la biota andina (Franco *et al.*, 2007). Estos parques, además, están inmersos en paisajes altamente transformados en los que apenas quedan algunos parches de bosque que se aferran a las pendientes más pronunciadas o a las cimas de algunos cerros y que no fueron destruidos gracias a esa inaccesibilidad. Para diseñar un sistema de áreas protegidas en estas circunstancias, es vital entender cómo se afecta la representación de ecosistemas regionales (y las comunidades que ellos contienen) y cómo responde la biota nativa a esa situación de fragmentación de sus poblaciones.

Impacto de la fragmentación

La deforestación y la fragmentación tienen efectos directos en el ambiente abiótico como cambios en la incidencia de luz, la temperatura y la humedad relativa, que afectan el paisaje y la biota que queda aislada dentro de los parches de bosque. La alta incidencia de luz está asociada con aumento en la temperatura y disminución en la humedad relativa del aire y del suelo. Estos efectos se traducen en una eliminación de la función amortiguadora del bosque sobre el clima local, por lo cual la fragmentación genera una fluctuación más amplia de estas variables, que alcanzan algunas veces límites extremos.

El efecto de la fragmentación en los flujos hídricos también es considerable, pues la pérdida de cobertura vegetal incrementa la escorrentía superficial y aumenta las tasas de erosión, causando la pérdida de fertilidad de los suelos y sometiendo a las fuentes de agua como ríos y quebradas a un ingreso de sedimentos fuera de lo normal (Saunders *et al.*, 1991). Estos cambios tienen a su vez un efecto en los organismos acuáticos porque alteran la estructura física y los ritmos naturales de sus hábitats y por lo tanto impactan su supervivencia.

La consecuencia última de la fragmentación es la extinción de poblaciones, que dependiendo del área afectada pueden ser extirpaciones locales de poblaciones o extinciones globales de especies (capítulo 4). La extinción de poblaciones producto de la fragmentación del hábitat es un proceso complejo en el que operan mecanismos a diferentes escalas. A escala de paisaje, estos mecanismos se relacionan con factores como la reducción en la extensión total y la simplificación del mosaico regional de hábitats (capítulo 3). A escala de los fragmentos, operan mecanismos como el aislamiento de poblaciones y los efectos de borde.

Los patrones de extinción, es decir, las regularidades (o particularidades) y la secuencia en la desaparición de especies o gremios (grupos funcionales) que se observan en los paisajes fragmentados, han sido ampliamente documentados (ver revisiones en Kattan, 2002; Kattan & Murcia, 2003). Por otra parte, los mecanismos de extinción, es decir, las causas y los procesos ecológicos que median la capacidad o incapacidad de una especie para persistir en un paisaje fragmentado, han sido poco estudiados. Aunque las consecuencias de la fragmentación del hábitat están determinadas por unos principios ecológicos, también existe un componente histórico que depende de las particularidades de cada sitio. Así, la documentación de las extinciones en un sentido estricto requeriría comparar la composición de especies de un lugar antes, durante y después del proceso de fragmentación. Sin embargo, un estudio de este tipo no es fácil

de llevar a cabo, particularmente por la carencia de inventarios históricos (ver Kattan *et al*., 1994; Renjifo, 1999) y por la dificultad de mantener el seguimiento durante un largo plazo. Un método de estudio alternativo consiste en comparar la composición de especies en fragmentos de tamaños diferentes e inferir la secuencia de extinción de acuerdo con la presencia y estado de poblaciones en fragmentos grandes y pequeños e identificar también los grupos o gremios de especies más vulnerables y los más resistentes.

En este capítulo se presenta un resumen de los principales efectos de la fragmentación, enfocándose primero en una descripción de los patrones y luego en una discusión de los mecanismos que median los impactos negativos del fraccionamiento de los hábitats sobre las especies. Kattan (2002) presenta una revisión más extensa de estos temas. Aunque este capítulo se enfoca principalmente en la fragmentación de bosques tropicales, es necesario aclarar que cualquier tipo de hábitat natural continuo (e. g., sabanas, hábitat ribereños) es susceptible de ser fragmentado.

Patrones de extinción

Una de las primeras documentaciones de la extinción local de poblaciones causadas por el aislamiento de un fragmento de bosque, proviene de un estudio ornitológico de un remanente de bosque húmedo de 87 ha en el occidente ecuatoriano (Leck, 1979). De una fauna original de 170 especies de aves de bosque, se extinguieron 44 especies entre 1973 y 1978. Los gremios ecológicos más vulnerables fueron los frugívoros grandes y las rapaces. La isla de Barro Colorado en Panamá también ha aportado evidencias contundentes; en esta isla de 1500 ha que se formó al inundarse el lago Gatún para formar el canal de Panamá, se han extinguido unas 50 especies de aves desde su aislamiento a principios del siglo XX y las poblaciones de otras especies han sufrido declinaciones significativas (Robinson, 1999; Sieving & Karr, 1997; Willis, 1974). En este caso, las especies más propensas a extinguirse fueron las del gremio de los insectívoros grandes del suelo del bosque, entre otras.

Gracias a la existencia de registros históricos, también se ha podido documentar la extinción de poblaciones de aves en varias regiones andinas en coincidencia con los periodos de transformación del paisaje y fragmentación del bosque. En 1911, Colombia fue visitada por una expedición del American Museum of Natural History de Nueva York, que hizo estudios ornitológicos en el suroccidente colombiano (Chapman, 1917). En dos sitios en las cordilleras Occidental y Central se ha documentado la extirpación de poblaciones de 30% de las especies de aves del bosque (Kattan *et al.*, 1994; Renjifo, 1999). En ambos casos, los frugívoros grandes del dosel y los insectívoros del sotobosque fueron los gremios más vulnerables. Los registros históricos también han aportado evidencia de la desaparición de varias especies de aves rapaces y frugívoros grandes (e. g., tucanes, *Ramphastos* spp.) por la transformación del paisaje en el valle del Cauca (Álvarez-López & Kattan, 1995; Lehmann, 1957).

Por su condición de depredadores superiores en la cadena trófica, las aves rapaces son sensibles no sólo al tamaño y aislamiento de los fragmentos, sino a la extensión total de bosque en el paisaje. Por ejemplo, en la Guayana Francesa la diversidad y abundancia de rapaces del bosque disminuyó a medida que la cobertura de bosque en el paisaje se redujo de 100% a menos de 33% (Jullien & Thiollay, 1996).

En la Amazonia brasileña cerca de Manaos, se inició en la década de 1970 un estudio experimental a largo plazo de los efectos de la fragmentación sobre una variedad de organismos y procesos ecológicos (Bierregaard *et al.*, 2001). Al fragmentar los bosques de acuerdo con un diseño experimental, se ha podido documentar cómo se

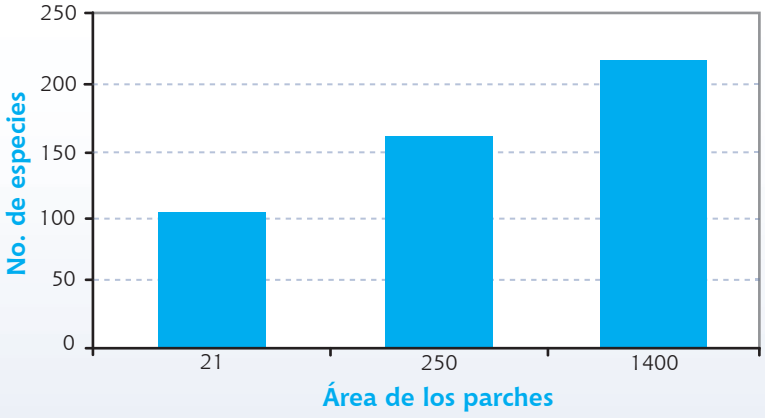
han visto afectadas las poblaciones a lo largo de los años. Estos estudios han confirmado algunos patrones de vulnerabilidad, como el de las aves insectívoras grandes del sotobosque.

En ausencia de inventarios de especies previos a la transformación del paisaje, los efectos de la fragmentación se pueden inferir estudiando la biota que persiste en parches de hábitat de distintos tamaños. De acuerdo con la relación especies-área (recuadro 3.2), se espera que el número de especies disminuya con el tamaño del fragmento. Estudios llevados a cabo en el sudeste brasileño y en los Andes de Colombia, efectivamente han encontrado que la diversidad de aves en los fragmentos obedece a esta relación (Kattan & Álvarez-López, 1996; Willis 1979) (figura 6.1).

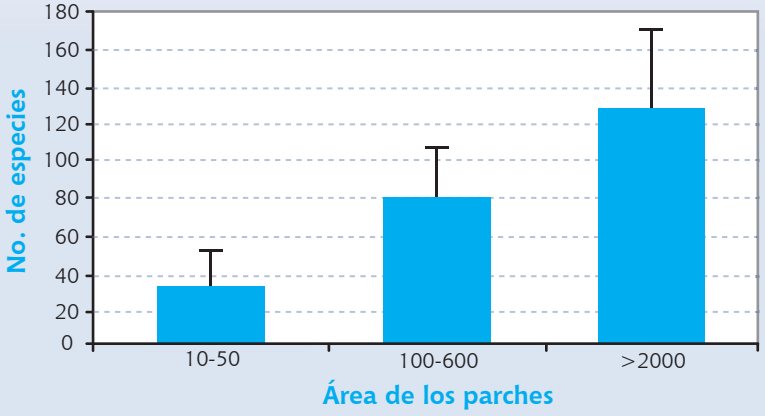
Figura 6.1

Número de especies de aves como función del área (en ha) de parches de bosque

A. Sudeste de Brasil (Willis, 1979).



B. Andes de Colombia (Kattan & Álvarez-López, 1996); las barras de error indican una desviación estándar.



Esta breve exposición de ejemplos sobre aves muestra cómo la diversidad de especies disminuye con la fragmentación y cómo algunos grupos funcionales son más vulnerables. Algunos de estos patrones de vulnerabilidad son comunes a otros grupos taxonómicos. Por ejemplo, la vulnerabilidad de los depredadores y de los frugívoros también se ha documentado en mamíferos (Chiarello, 1999). Esto sugiere la existencia de unos mecanismos específicos (en este caso la disponibilidad de recursos en el paisaje) que generan esta vulnerabilidad.

Por otra parte, como sería de esperarse dada la gran diversidad de organismos con distintas historias de vida en los bosques tropicales, las respuestas de los organismos a la fragmentación no siempre son tan simples, en el sentido de que la diversidad no necesariamente disminuye como función directa del tamaño de los fragmentos. Por ejemplo, las ranas exhiben una amplia gama de modos reproductivos que varían desde total dependencia hasta total independencia de los cuerpos de agua. En muchos casos la diversidad de ranas no se relaciona con el tamaño de los fragmentos, sino con la disponibilidad de hábitats de reproducción adecuados. Un fragmento puede ser relativamente grande, pero si no ofrece un cierto tipo de hábitat de reproducción (por ejemplo, arroyos o charcos), las especies que necesitan ese hábitat no pueden vivir en ese fragmento. En cambio, un fragmento puede ser relativamente pequeño pero tener una diversidad de hábitats de reproducción y por lo tanto una diversidad alta de especies (Kattan, 1993; Tocher *et al.*, 1997).

La heterogeneidad en las respuestas de los organismos a la fragmentación se hace particularmente evidente en estudios sobre insectos. Aunque en algunos casos se observa una clara disminución de la diversidad con la reducción en el tamaño de los fragmentos (e. g., Didham *et al.,* 1998; Estrada *et al.*, 1998; Klein 1989), en otros casos no es así (Armbrecht & Chacón de Ulloa, 1999; Brown & Hutchings, 1997) (recuadro 6.1). Aquí es importante tener en cuenta la composición de especies y no la simple diversidad, pues los fragmentos pueden ser invadidos por especies que toleran la perturbación (Didham *et al*., 1998). Otro factor que puede afectar la respuesta de muchos organismos es su capacidad de usar los hábitats de la matriz (e. g., Armbrecht & Chacón de Ulloa, 1999; Renjifo, 2001;) (capítulo 3 y recuadro 6.1).

Recuadro 6.1

Efectos de las matrices cafeteras sobre las comunidades de mariposas Ithomiinae en parches de bosque andino tropical

Sandra B. Muriel

Los paisajes rurales son valiosos por el aporte que pueden hacer al mantenimiento de la diversidad biológica en el planeta (capítulo 8). Por ello, se están promoviendo algunos usos del suelo más favorables para la conservación de la biodiversidad, a través de incentivos económicos. Entre estos usos se encuentra el cultivo de café de sombra. Este sistema de cultivo incluye el uso de árboles para proveer diferentes grados de sombra al café, en contraste con el sistema de cultivo de café a pleno sol. La similitud del sistema de café bajo sombrío con el bosque en cuanto a la complejidad estructural, la composición y diversidad de plantas y el bajo uso de insumos, sugiere que este puede constituir una matriz de buena calidad para las especies de los parches de bosque. En cambio, el café de pleno sol es un sistema de monocultivo, estructu-

Sigue

Continúa

ralmente simple, de uso intensivo de recursos naturales y alta aplicación de insumos agrícolas como fertilizantes y plaguicidas, por lo que puede ser una matriz de mala calidad para las especies. Algunos estudios efectuados en plantaciones de café en Colombia, México, Costa Rica y Guatemala han encontrado que las aves, hormigas, mariposas y escarabajos coprófagos son más abundantes en las plantaciones de café sombreadas, especialmente cuando la sombra es proporcionada por una amplia diversidad de árboles (capítulo 8).

El paisaje de la región cafetera –compuesto de matrices heterogéneas donde los cultivos de café rodean unos parches de bosque– es un escenario ideal para investigar el efecto de la matriz sobre las especies del bosque. En este estudio se planteó la pregunta: ¿Cómo responden las especies que habitan los pequeños parches de bosque a dos matrices de café contrastantes? Para responder esta pregunta se eligió la comunidad de mariposas de la subfamilia Ithomiinae, debido a que ellas habitan principalmente en parches de vegetación natural y no en las matrices de café (Muriel, 2007). Se estudiaron doce parches de vegetación rodeados de matrices de café de sol y de sombra en el suroccidente antioqueño.

Inicialmente en los parches de bosque y matrices de café se midieron algunas variables climáticas como temperatura y humedad ambiental para determinar si había diferencias entre los distintos parches y entre todos ellos y las matrices de café. Se encontró que el café sombreado presenta condiciones climáticas más similares al bosque que la matriz de café de sol. Luego se evaluó la tasa de dispersión de las mariposas adultas a través de los dos tipos de matrices, su comportamiento durante la dispersión y la inmigración a los parches. Se encontró que la tasa de dispersión fue similar en ambas matrices, pero el comportamiento de los individuos fue diferente. Los individuos que cruzaron la matriz de sombra volaron más lentamente que los que cruzaron la matriz de sol, aún cuando estuvieran lejos de su parche de hábitat, lo cual puede estar relacionado con un menor riesgo de mortalidad y mayor disponibilidad de recursos. Del mismo modo, la inmigración a los parches rodeados por matrices sombreadas fue mayor que a los parches rodeados por matrices de café de sol. Esta evaluación permitió concluir que la matriz de café sombreado facilita la movilidad de las mariposas entre los parches.

En segundo lugar, se evaluó si el tamaño del parche y el tipo de matriz podrían tener un efecto aditivo sobre la diversidad y la abundancia de mariposas. Para ello se usó como marco conceptual la teoría de biogeografía de islas, la cual predice que los parches grandes y cercanos al continente tienen una mayor diversidad de especies que los lejanos y pequeños (McArthur & Wilson, 1967). En lugar de evaluar parches lejanos y cercanos se evaluaron parches rodeados por matrices de diferente calidad (Vandeermer & Carvajal, 2001). Así, se predijo que los parches grandes rodeados por café de sombra (alta calidad) tendrían mayor riqueza de mariposas. Se hicieron censos de adultos durante doce meses, siguiendo el método de marca-recaptura. En los parches de bosque se marcaron 9675 individuos pertenecientes a 48 especies y 22 géneros. Se encontró que independientemente del tamaño del parche y del tipo de matriz, en todos los parches estudiados se presentó un ingreso de individuos jóvenes. Esto se relaciona con la estabilidad de la comunidad en el corto plazo, debido a que es el registro de los individuos que están entrando a la edad reproductiva. La diversidad de mariposas Ithomiinae no fue afectada por el tamaño del parche ni por el tipo de matriz que lo rodeó, por lo cual no puede afirmarse que el café de sol es una matriz de mala calidad para estas mariposas. Es probable que la diversidad de especies similar en todos los parches se explique por la alta capacidad

Sigue

Continúa

de dispersión de estas mariposas, que pueden migrar grandes distancias cuando los parches presentan condiciones desfavorables (Brown *et al*., 2004), de manera que la matriz de café de sol no representa un obstáculo impasable para su dispersión.

Finalmente, se plantearon las siguientes preguntas: ¿Si la diversidad de mariposas Ithomiinae de los parches de bosque no es moldeada por el tamaño del parche ni por el tipo de matriz, qué variables la determinan? ¿A qué escala espacial responden las mariposas Ithomiinae en la región de estudio? Para responder estas preguntas se eligieron áreas de 100 ha (ventanas de paisaje), que incluyeron los parches de bosque y las matrices de café. Se hizo una separación de las coberturas del suelo en estas ventanas de paisaje, identificando los componentes y midiendo sus áreas respectivas. Se eligieron 11 variables relacionadas con tres escalas espaciales: parche, paisaje y región. De los parches se escogieron variables relacionadas con la calidad del parche (recursos para las mariposas, área, relación perímetro/área y presencia de plantas cultivadas); del paisaje se identificaron otras áreas con recursos para las mariposas y el número de parches de bosque; y de la región se identificaron tres variables relacionadas con la ubicación geográfica, altura sobre el nivel del mar y precipitación media anual. Con estas variables y la información de las 18 especies más abundantes se efectuó un análisis de correspondencia canónico restringido. Los resultados de este análisis se compararon con un análisis aditivo de la diversidad.

La diversidad de mariposas de los parches fue explicada simultáneamente por variables regionales como la altura sobre el nivel del mar y la ubicación geográfica de los parches, así como por la cantidad de recursos para las mariposas en el parche. En la región de estudio, el intervalo altitudinal entre 1400 y 1600 presentó la mayor diversidad de especies, así como los parches ubicados en la margen oriental de la cordillera Occidental. Además, en el análisis aditivo de la diversidad se encontró que la diversidad total o gama estuvo compuesta en 60% por la diversidad alfa (debida a los parches) y 40% por la diversidad beta (recambio de especies al comparar entre parches). Al comparar los dos análisis se puede concluir que la diversidad beta puede interpretarse como una expresión del peso de las variables regionales encontrado en el primer análisis.

La conclusión general de este estudio es que aunque la matriz de café de sombra facilita la dispersión e inmigración de las mariposas Ithomiinae a los parches, la alta capacidad de dispersión de estas especies les permite cruzar ambas matrices, de manera que la diversidad de especies no es afectada por el tipo de matriz. Para estas mariposas fueron más importantes las variables relacionadas con la ubicación geográfica de los parches y la cantidad de recursos en los parches. Sin embargo, estos resultados no deben ser interpretados como un desplazamiento de la importancia de la matriz para las especies, sino como una confirmación de que el moldeamiento de la diversidad de especies en un paisaje depende de varios factores que afectan su distribución: los requerimientos de hábitat, la capacidad de dispersión y la distribución geográfica.

Así mismo, este trabajo permite sugerir que para retener el valor de conservación de un paisaje es necesario mantener los parches de bosque en toda el área de distribución de las especies. Aunque estos parches no son ecosistemas prístinos hacen una contribución importante al sostenimiento de la diversidad de especies de una región, papel que ha sido asignado mayormente a las áreas protegidas.

Mecanismos de extinción

Aparte de ayudarnos a entender por qué unas especies o gremios ecológicos son susceptibles de extinguirse en paisajes fragmentados, mientras que otras son capaces de persistir en dichos paisajes, el estudio de los mecanismos es importante para predecir cómo van a responder los organismos a distintas configuraciones del paisaje. Este es un punto crítico en el contexto del diseño de sistemas de áreas protegidas, pues sería un factor decisivo respecto al número de reservas, su geometría, sus relaciones espaciales y el manejo de la matriz. Por ejemplo, ¿cómo podrían manipularse estas variables para favorecer la persistencia de las aves frugívoras grandes?

Una forma útil de aproximarse al estudio de los mecanismos de extinción es analizarlos jerárquicamente de acuerdo con la escala espacial a la cual operan. La respuesta de un determinado organismo a la fragmentación de su hábitat depende de la relación entre la escala a la cual ese organismo opera en el paisaje y la escala de la fragmentación, es decir, tamaño de los parches y distancias entre ellos (Kattan & Murcia, 2003). Por lo tanto, para organismos que funcionan a escalas espaciales grandes, los mecanismos operan a escala del paisaje; mientras que para organismos que funcionan a escala pequeña, los eventos a escala de cada parche de hábitat pueden ser cruciales. Esta interacción se resume en que las especies puedan encontrar suficiente hábitat y recursos para mantener una población viable, para lo cual es necesario conocer los requerimientos de espacio de los individuos y las poblaciones (capítulo 3).

Como vimos en el capítulo 2, la viabilidad de una población depende en gran parte de su tamaño. La rareza, por lo tanto, es un factor importante de vulnerabilidad y una causa inmediata de extinción (ver las tres dimensiones de rareza en el capítulo 4). Los depredadores como los grandes felinos o las aves rapaces son vulnerables por tener bajas densidades poblacionales y, por lo tanto, una variable crítica en este caso es la extensión absoluta del ecosistema nativo a escala del paisaje. Por ejemplo, en un bloque de 10.000 ha de bosque húmedo tropical en la Guayana Francesa, se encontró que 21 de 23 especies de águilas, gavilanes y halcones estaban representadas por sólo entre una y ocho parejas (Thiollay, 1989). Entonces, una reserva de 10.000 ha puede considerarse relativamente grande en un contexto regional, pero no es suficiente para conservar poblaciones de animales que requieren áreas mayores. La conservación de poblaciones de este tipo de organismos requiere una visión y estrategias a gran escala (e. g., oso andino) (Kattan *et al*., 2004b).

Los requerimientos de tipo de hábitat de las especies –en el sentido de tipos de vegetación o ecosistemas– también constituyen un factor de vulnerabilidad. Al transformarse un paisaje, el proceso de eliminación de hábitats no es aleatorio. Por el contrario, primero se afectan ciertas zonas como los terrenos planos, las colinas suaves, las vegas de los ríos, o se extraen rodales enteros de una especie particular de árbol. Esto tiene el efecto de simplificar el mosaico regional de tipos de hábitat y eliminar las especies que dependían de esas coberturas.

Además de la cantidad de hábitat disponible, la vulnerabilidad de las especies depende de que dispongan de los recursos que necesitan. Así, la vulnerabilidad de los frugívoros grandes se relaciona con su dependencia de un suministro continuo de frutos. Puesto que la producción de frutos en un bosque es muy variable en el espacio y el tiempo, los frugívoros grandes deben moverse a veces grandes distancias en busca de árboles en fruto. Son bien conocidas, por ejemplo, las migraciones regionales que efectúan los quetzales centroamericanos (*Pharomacrus mocinno*) en busca de Lauráceas en fruto (Powell & Bjork, 1995). Estos frugívoros, por lo tanto, requieren un paisa-

je con conectividad suficiente para moverse (capítulo 3). Para propósitos de manejo, sin embargo, la extensión de la cobertura de bosque es un buen predictor de la diversidad de aves frugívoras, porque integra la disponibilidad global de recursos (Mendoza *et al*., 2008).

Cuando un paisaje adquiere una configuración dicotómica, en el que los parches de hábitat presentan bordes abruptos y están dispersos en una matriz de hábitats muy simplificados como potreros o monocultivos, la supervivencia de las especies depende de la dinámica poblacional a escala de los fragmentos. Aunque la dinámica poblacional depende de muchos procesos ecológicos interrelacionados (figura 3.2), por conveniencia pueden dividirse en tres categorías: efectos de área, de aislamiento y de borde.

Efectos de área

Al quedar confinada una especie en un fragmento, el tamaño de la población estará determinado por el área del fragmento (dependiendo de factores como el tamaño corporal y la posición en la cadena trófica), lo cual influenciará su viabilidad (capítulo 2). Por ejemplo, la población de la pava caucana (*Penelope perspicax*) que se encuentra confinada a la Reserva del Bosque de Yotoco (559 ha) en la cordillera Occidental, se estima en unos 66 individuos (Roncancio *et al.*, 2008); la población efectiva es probablemente menor, por lo que es vulnerable a pesar de estar en un área protegida.

El confinamiento de una población a un parche de hábitat la hace también vulnerable a cambios en la base de recursos y en las interacciones con otras especies. Por ejemplo, los monos aulladores rojos (*Alouatta seniculus*) pueden persistir en fragmentos pequeños, gracias a sus hábitos sedentarios y su dieta frugívora-folívora, lo cual les permite alcanzar altas densidades poblacionales. Sin embargo, su persistencia en un fragmento determinado depende de que éste contenga algunos recursos críticos como árboles de los géneros *Ficus* y *Cecropia* (Gómez-Posada, 2006). En cuanto a interacciones interespecíficas, Terborgh y colaboradores (1997) encontraron que en las islas formadas al inundarse la represa de Guri en Venezuela, la depredación de nidos de aves es de 100% en las islas que tienen monos capuchinos, mientras que en los bosques extensos y continuos es de 30%. La limitación espacial de las poblaciones de aves a los fragmentos pequeños no les permite escapar de la depredación, por lo que se puede predecir su extinción, a menos que primero se extingan los monos o que las poblaciones de aves sean mantenidas por inmigración; en este caso las islas serían sumideros poblacionales (capítulo 2).

Efectos de aislamiento

Si una especie se encuentra restringida a unos parches de hábitat dispersos en una matriz adversa, la persistencia de las poblaciones en los fragmentos depende de su grado de aislamiento. Este aislamiento depende en primera instancia de la distancia entre parches de hábitat. Por ejemplo, en el lago Gatún en Panamá, la presencia de la rata espinosa (*Proechimys semispinosus*) se relaciona positivamente con el área de la isla y negativamente con la distancia a otras islas (Adler & Seamon, 1991).

Sin embargo, el aislamiento de las poblaciones no depende solamente de la distancia absoluta entre parches de hábitat, sino también de la capacidad de la especie para cruzar la matriz. Así, si una matriz es muy hostil para cierto organismo, las poblaciones están aisladas aunque los parches estén relativamente cercanos, mientras que una matriz más hospitalaria puede permitir el flujo de individuos entre parches relativamente lejanos. Esta distancia depende también de la capacidad de dispersión de la especie (capítulo 8 y recuadro 6.1). Algunas especies pueden dispersarse distancias enormes en relación con su ta-

maño corporal. Por ejemplo, en Bélgica se ha documentado que la pequeña ave *Sitta europaea* puede recolonizar fragmentos de bosque separados hasta 9 km por áreas de cultivos (Matthysen *et al.*, 1995). Sin embargo, muchas especies del interior de los bosques tropicales probablemente no pueden cruzar áreas abiertas entre fragmentos de bosque y la única posibilidad de contrarrestar el aislamiento es por medio de corredores que conecten estos fragmentos.

Efectos de borde

En ecosistemas fragmentados, los parches de hábitat a menudo presentan bordes abruptos con la matriz circundante. Estos límites abruptos generan cambios en las condiciones físicas y bióticas en sus inmediaciones, conocidos como efectos de borde (Murcia, 1995). Aunque ambos ecosistemas pueden ser afectados por el contacto con el otro, del punto de vista de la conservación generalmente lo que interesa es el efecto de la matriz sobre el ecosistema nativo. El impacto de un efecto de borde se mide por (1) su intensidad o magnitud del cambio causado en alguna variable, y (2) su penetración o distancia a la que se detecta el efecto hacia el interior del fragmento de hábitat. El impacto del efecto de borde depende del tamaño y forma del fragmento, ya que la relación entre el área del fragmento y su perímetro determina qué proporción del fragmento es afectada y qué proporción puede considerarse "hábitat de interior".

Los efectos de borde pueden clasificarse en tres categorías (Murcia, 1995): (1) cambios en las condiciones físicas como luz y temperatura causadas por la proximidad a la matriz, la cual generalmente es un ecosistema muy simplificado y sin sombrío; (2) efectos bióticos directos, que consisten en cambios en la distribución y abundancia de organismos en respuesta a las condiciones abióticas del borde; y (3) efectos bióticos indirectos, como son los cambios en las interacciones entre especies como depredación y parasitismo y que resultan de los cambios en las abundancias de las especies por efectos directos.

Los efectos de borde han sido documentados en una variedad de ecosistemas y tipos de organismos (ver revisiones en Kattan, 2002 y Murcia, 1995). Por ejemplo, en varios tipos de ecosistema en zonas templadas y tropicales se ha documentado que los nidos de aves que se encuentran cercanos al borde son más susceptibles a la depredación y el parasitismo de cría, lo cual tiene consecuencias para la dinámica poblacional de las especies restringidas a los fragmentos. Sin embargo, estos efectos no son universales (Arango & Kattan, 1997) y su importancia depende del contexto particular de cada área.

Conclusiones

Tener en cuenta la configuración del paisaje y el estado de fragmentación de los hábitats es importante en el diseño de reservas, porque por grande que sea un área protegida siempre va a estar limitada por su tamaño y la interacción con la matriz que la rodea. Por ejemplo, en varios parques en Norteamérica y Tanzania, a pesar de ser bastante extensos, se han extinguido las poblaciones de grandes mamíferos (Newmark, 1995, 1996). Además los organismos que requieren grandes áreas no se van a quedar limitados al interior del parque, lo cual genera conflictos en la zona de interfase con la matriz y puede causar la extinción local de estas especies (Woodroffe & Ginsberg, 1998).

La fragmentación del hábitat altera los patrones de distribución y abundancia de los organismos, a través del efecto sobre su hábitat, sus recursos o las interacciones con otros organismos. Esto básicamente significa que para predecir y manejar los efectos de la fragmentación, es necesario conocer los requerimientos de hábitat y de recursos y las interacciones interespecíficas de los organismos que se quiere conservar; en

otras palabras, su historia natural. A pesar de los efectos negativos, los remanentes de hábitat natural en paisajes transformados tienen enorme valor como refugios de biodiversidad y son parte importante como componentes complementarias de los sistemas de áreas protegidas (recuadro 6.1). Aunque las circunstancias particulares varían ampliamente, pueden aplicarse unos principios generales para identificar los organismos más susceptibles y contrarrestar los efectos negativos de la fragmentación, por ejemplo a través del establecimiento de corredores o del manejo de la matriz para mejorar la conectividad y proveer hábitat adicional para las especies en el paisaje. También pueden aplicarse medidas específicas de manejo como el mantenimiento de ciertos recursos (por ejemplo, árboles importantes para la producción de frutos para la fauna como los *Ficus*). Finalmente, el monitoreo es una herramienta esencial en estos casos para detectar tendencias en las especies y los procesos ecológicos que se hayan identificado como vulnerables.

Plancha 6

Fragmento de bosque andino aislado en una matriz de potreros en la cordillera Central de Colombia.

© Carolina Murcia

Capítulo

7

Especies introducidas y especies invasoras

Por Carlos Valderrama

Introducción

Las plantas y los animales están adaptados para vivir en condiciones ambientales particulares, lo cual permite a los individuos crecer y reproducirse. El grado de tolerancia a las variaciones en estas condiciones ambientales determina el área de distribución que posee naturalmente una especie (Duncan *et al.*, 2003). En condiciones naturales muchas especies están restringidas en cuanto a su capacidad de dispersión por barreras geográficas, ambientales y climáticas. Las barreras geográficas incluyen ríos, cordilleras o filos de montañas; las barreras ambientales consisten en diferencias en ecosistemas (por ejemplo una zona semiárida junto a una zona de bosques), mientras que las barreras climáticas son determinadas por las tolerancias fisiológicas de los organismos a cambios ambientales.

Las especies transportadas a nuevas localidades, fuera de su área original de distribución, pueden adaptarse y establecerse (plancha 7), o no adaptarse y morir sin producir descendencia. Muchas de las introducciones a nuevas áreas son infructuosas ya que no todas las especies poseen las características biológicas para adaptarse a un nuevo hábitat. Cuando las barreras se alteran o las especies son llevadas a nuevas áreas donde no existen limitantes ambientales o climáticos, estas especies pueden llegar y establecerse en regiones donde no existen los controles naturales a su reproducción y dispersión. De esta manera se pueden establecer de manera permanente en nuevas áreas y comenzar un proceso de expansión y reproducción sin control, convirtiéndose en especies invasoras. Algunas de estas especies han sido transportadas involuntariamente desde hace ya varios miles de años, como es el caso del ratón común (*Mus musculus*) y la rata (*Rattus norvegicus*), cuya distribución actual está muy ligada a la historia de la navegación. Otras especies, que han sido introducidas de manera voluntaria y han logrado establecerse con éxito y tener explosiones poblacionales, incluyen a la paloma doméstica (*Columba livia*) en todo el planeta; el gorrión común europeo (*Passer domesticus*) y el estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) en Norteamérica (Duncan *et al.*, 2003), y el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) en Australia (Wonham, 2006).

Muchas de las especies utilizadas por el hombre para consumo, o como fuente de fi-

bras o de medicinas, han sido transportadas desde diferentes zonas del planeta y entran en la categoría de especies introducidas. Dado que la mayoría necesita de un mantenimiento y constante cuidado para que puedan subsistir, no se constituyen en especies invasoras al no tener una capacidad de reproducción descontrolada.

Mecanismos de dispersión

La capacidad de dispersión de las especies ha sido alterada de manera dramática por las actividades humanas. La construcción de carreteras, caminos y canales de riego y transporte, la deforestación y transformación de los ecosistemas, el transporte aéreo y marítimo son algunos ejemplos de estos cambios que han permitido romper las barreras naturales de dispersión. Este proceso ha ido en aumento con el mejoramiento de las capacidades tecnológicas y de transporte de los humanos, que de manera deliberada o accidental, permiten llevar estas especies a nuevos destinos (Kolar & Lodge, 2000).

Introducciones voluntarias

Algunas de las introducciones de especies que han tenido mayor éxito adaptativo incluyen varias especies de aves y mamíferos que los colonizadores europeos llevaron a sus colonias con fines de cacería, para agricultura y acuacultura, para ornamento o explotación comercial, o en muchos otros casos por un sentimiento de arraigo a sus lugares de origen. Estas introducciones ocurrieron principalmente en el siglo XIX. Un ejemplo bien documentado es el del conejo europeo que fue introducido a Australia como pieza de cacería deportiva. Algunas especies de aves como el estornino pinto y el gorrión común europeo fueron introducidas con motivos puramente ornamentales y actualmente se cuentan entre las especies más abundantes en las áreas urbanas de toda Norteamérica. Todas estas especies llegaron por medio del transporte marítimo.

Introducciones accidentales

Los medios de transporte se han constituido en fuente de nuevas especies en las localidades de destino sin importar el medio. De esta manera, especies como la serpiente marrón (*Boiga irregularis*) se han movilizado en barcos y aviones (Fritts & Rodda 1998), el mosquito tigre (*Aedes albopictus*) se ha desplazado en aviones y el mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*) en tanques de balasto de los buques (Vitousek *et al.*, 1996). Muchas otras especies que han pasado inadvertidas han utilizado estos mismos mecanismos de dispersión.

Consecuencias de las especies invasoras

Las especies invasoras se han tornado en una importante causa de extinción de especies nativas. Estas especies invasoras pueden crecer en número de manera descontrolada y competir con las especies nativas del área hasta desplazarlas o extinguirlas localmente (Goulson, 2003; Holway *et al.*, 2002; Rahel, 2002). La competencia por recursos, principalmente alimentos para los animales o suelos propicios en el caso de las plantas, puede llegar a amenazar la subsistencia de las especies nativas y llevarlas a la extinción.

En el mundo existen varios ejemplos de los efectos devastadores de la introducción deliberada de especies que se han tornado en invasoras y cuyas tasas de reproducción y crecimiento poblacional no han podido ser controladas. Entre los casos de fauna más conocidos están los conejos europeos en Australia. Esta especie, que fue introducida en 1859 y ha llegado a tener densidades de hasta 1500 individuos/km^2, ha desplazado a los marsupiales locales y compite con la ganadería ovina y vacuna. El coypu (*Myocastor*

coypus), o nutria como se le conoce en Norteamérica, es un roedor nativo de Suramérica, que fue introducido a Norteamérica y las Islas Británicas para la industria peletera. En las Islas Británicas la introducción ocurrió en 1929; para 1960 las nutrias escapadas llegaron a tener una población estimada de cerca de 200.000 individuos. En Louisiana han poblado los humedales del sureste de los Estados Unidos y siguen extendiendo su distribución hacia el norte. El coypu ha tenido un impacto negativo en la vegetación de las marismas al consumir las raíces de las plantas y promover de esta manera la erosión y degradación de estos humedales (Keddy, 2000). Un caso similar ocurrió en Chile y Argentina con la introducción del castor (*Castor canadensis*) en tierras de la Patagonia. Por su característica de ser una especie modeladora del paisaje (Whitham, 2001), el castor ha generado radicales cambios en los ecosistemas por la alta tasa de tala de árboles para construir diques. Estos diques a su vez han cambiado profundamente las comunidades de invertebrados y plantas acuáticas al alterar completamente el flujo de agua y creación de pozos (Anderson, 2006; Lizarralde & Venegas, 2001).

En los ecosistemas dulceacuícolas la introducción del buchón (*Eichornia crassipes*) en los humedales a lo largo no sólo del continente americano sino de todo el mundo, ha tenido un profundo impacto que ha sido muy bien documentado. El buchón es considerado como una de las peores especies invasoras en el mundo por su capacidad de dispersión, propagación y efectos en todos los niveles tróficos en los ecosistemas. Las plantas son capaces de producir hasta 12.000 semillas que tienen una viabilidad de hasta veinte años (Barrett, 1980). Sus coberturas producen un decrecimiento en la concentración de oxígeno disuelto en el agua que llega a niveles cercanos a la anoxia (Toft, 2002). Existen otras plantas acuáticas que han sido introducidas aunque con un impacto menor, pero no menos significativo, que incluyen a los helechos acuáticos *Azolla* sp. y *Salvinia* spp.

Las especies invasoras y la salud pública

Las especies invasoras pueden actuar como vectores de enfermedades. Un caso bien conocido es el del mosquito tigre (*Aedes albopictus*) que fue introducido desde el sudeste de Asia a Norteamérica en cargamentos de llantas usadas importadas para su reencauche. Esta especie se encuentra distribuida por gran parte del continente americano, principalmente en áreas urbanas. Este mosquito es un conocido vector de enfermedades que tienen un gran impacto en la salud humana como el dengue, dengue hemorrágico, fiebre amarilla, y las encefalitis como la equina y la producida por el virus del oeste del Nilo (Vitousek *et al.*, 1996). Este mosquito fue detectado por primera vez en Colombia en el puerto de Buenaventura en el 2000 y está comenzando a distribuirse por el occidente del país (Clara Ocampo, com. pers.) y es una especie mucho más eficaz como vector de estas enfermedades que el *Aedes aegiptii*. Éste es así mismo una especie invasora de más vieja data, aparentemente de la época de la Colonia y que probablemente vino en los buques con los esclavos del África. Este mosquito es también vector del dengue y la fiebre amarilla y ya había sido erradicado en Colombia en la década de 1960 mediante la fumigación con DDT, pero reingresó en la de 1970 y actualmente es una especie ampliamente distribuida en zonas urbanas del país (Clara Ocampo, com. pers.).

Consecuencias ecológicas

Las especies invasoras pueden alterar los procesos ecológicos y la estructura de las comunidades. La introducción de especies fijadoras de nitrógeno en las zonas

volcánicas de Hawaii ha creado un cambio en la composición de especies de estos hábitats. Algunas especies que antes estaban limitadas por la falta de nitrógeno pueden ahora crecer y desarrollarse de manera más eficiente que las especies nativas, las cuales están siendo desplazadas de su área de distribución original. Otra de las consecuencias de la introducción de especies invasoras es la reducción de la diversidad biológica. Un caso bien documentado es el de las praderas norteamericanas, donde las especies introducidas han eliminado a las nativas y a su vez han afectado la diversidad local al reducir el número de especies presentes (Vitousek *et al.*, 1996).

El régimen de fuego es un modelador de muchos ecosistemas terrestres y algunas especies de pastos están adaptadas a vivir bajo este régimen. Estos pastos pueden invadir ecosistemas boscosos y cambiar el régimen de fuego de estos aumentando su frecuencia. Muchas especies del interior del bosque no están adaptadas a estos cambios y terminan siendo desplazadas por especies que sí lo toleran, cambiando así la composición de las especies de un ecosistema (D'Antonio, 2000).

En las comunidades de invertebrados se han encontrado marcados efectos negativos de la introducción de especies. En muchos lugares la introducción de especies foráneas de abejas ha creado competencia por los recursos de polinización y néctar con las nativas. Además, las especies foráneas polinizan preferentemente las especies exóticas de plantas, lo que contribuye a la dispersión de muchas malezas (Goulson, 2003). Las hormigas introducidas también han demostrado ser un problema significativo; reducen la diversidad de especies nativas, compiten por presas con otras hormigas y con aves, lagartijas y mamíferos y también compiten por otros recursos como sitio de anidación (Holway *et al.*, 2002). Algunas de estas especies exóticas además afectan a otras como la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta*) que ataca a personas y animales domésticos y la hormiga loca (*Paratrechina fulva*) que produce ceguera en aves de corral y el ganado (Chacón, 1997; Holway *et al.*, 2002).

Costos asociados a las especies invasoras

La introducción de especies invasoras genera costos asociados a las pérdidas económicas producto de su presencia o debido a los gastos que implican su control e intentos de erradicación. Algunas especies, como el caracol dorado (*Pomacea canaliculata*) originario de Suramérica, que fue introducida como fuente alternativa de proteínas en el sudeste asiático, ha producido un efecto muy negativo en los cultivos de arroz al consumir las plántulas y dispersarse rápidamente por los canales de irrigación. Además, esta especie de caracol mostró ser de sabor desagradable para el consumo humano (Vitousek *et al.*, 1996). Otro caso que sirve de ejemplo del costo económico de la introducción de especies invasoras es el mejillón cebra. Éste fue introducido por medio de los barcos mercantes y ahora ha invadido gran parte de los sistemas acuáticos de la región de los Grandes Lagos en Estados Unidos. Las poblaciones de este mejillón crecen sobre sustrato sólido y cubren a los otros mejillones nativos, asfixiando sus colonias. Esta especie crece de manera descontrolada y tapona las tuberías, con su consecuente costo en la remoción mecánica, agregando de esta manera un impacto económico significativo además del impacto en los ecosistemas (Vitousek *et al.*, 1996). El buchón de agua es otro ejemplo de los costos económicos asociados a la manipulación y control del crecimiento desmesurado de las especies invasoras (Kolar & Lodge, 2000). Esta especie originaria del Amazonas, al crecer descontroladamente impide la navegación; otro efecto es la obstrucción de las tuberías y drenajes. Además provee hábitat

idóneo para que otras especies portadoras de enfermedades se reproduzcan, como es el caso de los mosquitos y ciertos caracoles acuáticos.

Ecosistemas insulares y el efecto de las especies introducidas

La mayoría de las extinciones registradas desde 1600 han ocurrido en islas y archipiélagos oceánicos (Wonham, 2006). Las poblaciones de especies que habitan en islas, especialmente en las oceánicas, se caracterizan por tener una distribución restringida, en muchos casos endémicas a una o pocas islas. Además, sus poblaciones son pequeñas y muchas poseen adaptaciones especiales a vivir en estas islas. Estas adaptaciones incluyen limitaciones en la capacidad de dispersión (pérdida de la capacidad de volar como en algunas aves), susceptibilidad muy alta a las enfermedades y baja respuesta defensiva contra los depredadores que no tienen poblaciones naturales en dichas islas. La introducción de especies ha tenido consecuencias desastrosas en archipiélagos como Hawai, Juan Fernández y Nueva Zelanda y en islas como la de Guam. Algunas veces las especies introducidas afectan de manera directa a las especies nativas, ya sea por depredación como es el caso de perros y serpientes, el consumo de sus huevos como es el caso del cerdo, o de manera indirecta por sobrepastoreo como ocurre con las cabras, vacas, conejos y cerdos, o por la destrucción del hábitat natural por deforestación como es el caso del hombre (Primack & Ros, 2002).

Un caso dramático es el de la isla de Guam donde la serpiente arbórea marrón (*Boiga irregularis*) ha causado la extinción de la mayoría de las especies de vertebrados nativos incluyendo aves, murciélagos y reptiles (tabla 7.1). Algunas de estas especies eran endémicas. Además ha amenazado al resto de las especies residentes. Esta serpiente fue introducida accidentalmente durante la II Guerra Mundial por las tropas norteamericanas que utilizaron la isla como base para el manejo de suministros para la flota del Pacífico. Actualmente la isla está

Tabla 7.1

Especies extintas de vertebrados en la isla de Guam y el papel de la serpiente arborícola marrón en estas extinciones

Grupo	Subgrupo	Especies sobrevivientes	Extintas por *Boiga irregularis*
Aves	Pelágicas	0 de 4	3
	Playeras	1 de 1	0
	Humedales y pastizales	2 de 4	0
	Bosque	3 de 13	¿9?
Mamíferos	Murciélagos	1 de 3	¿?
Reptiles		6 de 10-12	3-5

Adaptado de Fritts & Rodda, 1998.

completamente invadida por la serpiente (Fritts & Rodda, 1998). Además de los efectos en las especies endémicas, la serpiente ha mostrado ser la causante de grandes pérdidas económicas por su efecto en la infraestructura eléctrica de la isla, pues produce cortocircuitos al subirse a las líneas de transmisión y causa frecuentes apagones.

Mecanismos de éxito para una especie invasora

No todas las especies transportadas a nuevos destinos se tornan en especies invasoras. Las especies invasoras pueden tener una o varias características comunes como ser generalistas en su dieta o en sus requerimientos de hábitat, tener alta capacidad reproductiva y ser especies pioneras (Sakai *et al.*, 2001). La reproducción vegetativa, además de la reproducción sexual, es otra de las características importantes en el caso de plantas y algunos invertebrados.

Las razones para que una especie se convierta en invasora y prospere en su nuevo destino no se conocen bien. Cuando una especie es introducida por primera vez a un nuevo lugar, usualmente sólo se establecen muy pocos individuos, lo que significa un riesgo estocástico para la nueva población (capítulo 2). Si sobrevive a este primer filtro, la población puede reproducirse de manera exitosa (Wonham, 2006).

Control de especies invasoras y los controladores biológicos

Para controlar el crecimiento desbocado de algunas de las especies invasoras, se han utilizado controles biológicos con la esperanza de limitar su crecimiento, o reducir su reproducción. Estas especies controladoras por lo general son también especies introducidas y aunque en algunos casos han funcionado bien, en otros, han tenido efectos desastrosos. Un ejemplo es el de los cactos del género *Opuntia* introducidos en Australia y que llegaron a cubrir densamente extensas áreas. Para controlarlos se introdujo una polilla (*Cactoblastis cactorum*) originaria de la misma zona de distribución del cacto, cuya larva se alimentaba de los meristemos de la planta. Sin embargo, la misma polilla fue introducida, de manera aparentemente accidental, a la península de La Florida (E.U.), con resultados muy diferentes. La polilla comenzó a atacar diferentes especies de cactos nativos de la península, particularmente la especie endémica *Opuntia spinosissima*, que actualmente se encuentra amenazada de extinción por este motivo. Algo similar está ocurriendo en varias islas del Caribe, donde la polilla fue introducida como control para cactos nativos e importados que comenzaron a abundar en áreas sobrepastoreadas. Los motivos fueron netamente económicos y no se tuvo en cuenta la diversidad de cactos nativos propia de estas islas (Van Driesche & Van Driesche, 2003).

Hay otros ejemplos de control biológico que tampoco han dado los resultados esperados. Para controlar la increíble propagación del conejo europeo en Australia se introdujo una enfermedad originaria de Suramérica producida por el virus de la mixomatosis. La enfermedad logró reducir de manera considerable la población pero dejó vivos a los conejos resistentes a la misma, los cuales comenzaron a reproducirse sin control nuevamente. En otros casos los controladores biológicos no sólo no han sido efectivos para controlar las poblaciones sino que ellos mismos se han convertido en especies invasoras que atacan a las nativas. El éxito del control biológico depende de un estudio muy detallado de la especie o especies que se pretende controlar y de las que potencialmente puede atacar; porque si existe la posibilidad de que afecte a una especie nativa, no hay duda de que la atacará una vez este liberado el controlador (Van Driesche & Van Driesche, 2003).

Introducción de especies exóticas con fines comerciales, caso colombiano

Al país se han introducido especies exóticas para la reforestación de áreas desprotegidas y para la explotación forestal comercial de la madera y la pulpa. Según datos mencionados por Linares (1997) hay aproximadamente 100.000 ha sembradas con especies forestales, la mayoría exóticas, siendo las principales *Cupressus lusitanica, Pinus patula, Pinus oocarpa, Eucalyptus globulus, Eucalyptus grandis* y *Pochote quinata*, esta última una especie nativa.

El impacto sobre la biodiversidad por parte de las especies utilizadas en la reforestación y la producción comercial de madera no se ha evaluado. Algunas de estas especies exóticas han comenzado a distribuirse en áreas fuera de las zonas de cultivo o reforestación donde fueron plantadas originalmente, constituyéndose en especies invasoras. Estas especies pueden afectar la dinámica natural de los bosques al cambiar las condiciones microclimáticas del suelo y el flujo de nutrientes.

Hay que tener en cuenta además que la translocación de especies nativas también puede constituirse en un problema de introducción de especies invasoras, ya que al llevar dentro del país a una especie nativa se están rompiendo las barreras naturales que regulan la distribución de éstas.

Otro caso de la introducción de especies con fines comerciales lo constituyen los peces. La piscicultura comercial ha promovido la explotación de especies exóticas que se han convertido en competidores y portadores de parásitos para las especies nativas y además han provocado la erosión genética y la hibridación de las poblaciones naturales.

En Colombia se calcula que se han introducido 7 especies de peces en las aguas continentales y otras 21 han sido trasplantadas (Gutiérrez & Alvarado, 1997). Para la manipulación de estas especies no se han hecho los debidos estudios de su impacto ambiental y más bien se han enfocado en la factibilidad económica. Algunas de las especies de mayor distribución en el país son el tucunaré (*Cichla ocellaris*), las tilapias, las carpas y los salmónidos como la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*). La introducción intencional de truchas en ríos y lagunas andinas ha generado grandes cambios en las comunidades locales. Las truchas han traído enfermedades que han sido devastadoras para las especies nativas; además se han constituido en competidores y depredadores muy efectivos, llegando a poner en peligro de extinción a especies nativas de Cyprinodóntidos y Silúridos (Flecker & Carrera, 2001). Una nueva faceta de estas introducciones son las fincas de pesca que se han establecido en el valle del Cauca y en otras regiones del país. Estas fincas han introducido especies como el pirarucú y las cachamas, de origen amazónico o del Orinoco. Sobre estas especies no hay un control y es imperativa una debida evaluación para evitar que especies como estas ingresen a los ecosistemas naturales.

Otro caso de introducción con fines comerciales fue la rana toro (*Rana catesbeiana*). Esta rana, nativa de Estados Unidos, fue introducida en 1986 con el propósito de establecer zoocriaderos para la explotación de las ancas de rana. Inicialmente se introdujo en el municipio de Palestina, Caldas, y posteriormente fue llevada a otras partes del país. Los zoocriaderos fueron establecidos por el SENA de Buga y Tuluá, Valle, y el Inderena de San Marcos, Sucre. En 1993 aparecieron los primeros animales asilvestrados en Chinauta, Cundinamarca, y se estableció un programa de monitoreo en las zonas donde se habían establecido los criaderos y sus alrededores. Los primeros registros para el valle del Cauca se presentaron en 1994 en el municipio de Yotoco. En la actualidad se ha comprobado que la rana toro tiene la capacidad de dispersarse en todos los cuerpos de agua producidos por las crecientes del río, a lo largo del alto río Cauca. Otro de los focos de dispersión de la rana toro en el alto Chinauta en Cundinamarca ha mostrado la capacidad de dispersión de este anfibio. Allí se

han encontrado registros desde los 400 hasta los 1700 msnm y está expandiéndose a los municipios aledaños. La rana prefiere los hábitats abiertos, con vegetación riparia y cerca de los cuerpos de agua. Este hábitat le ofrece a la rana un ambiente húmedo, cálido y con muchos lugares para ocultarse de los depredadores (Castro, 1997).

La rana toro posee varias características que la hacen una especie invasora exitosa. Sus renacuajos alteran las características ambientales de los hábitats donde se encuentran al alterar las poblaciones de algas y macroinvertebrados acuáticos, lo que disminuye la supervivencia de los renacuajos de otras especies. Los adultos son de gran tamaño y son depredadores de otros anfibios, además de vertebrados acuáticos, mamíferos, aves, reptiles e invertebrados. La rana toro tiene una alta capacidad reproductiva y su tiempo de maduración se acorta en los trópicos; posee gran tolerancia a diversos hábitats de zonas templadas y tropicales. Además, es portadora sana del virus FEV que afecta a otras especies de anuros, así como del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* considerado responsable de la declinación de anfibios en todo el mundo. En la actualidad no existe una evaluación exhaustiva del impacto de la introducción de la rana toro en Colombia, pero hay estudios detallados de su efecto en zonas donde fue introducida en Norteamérica. Está involucrada en la desaparición de otras especies del género *Rana* en Norteamérica en las regiones donde no era nativa y fue introducida (Groom, 2006).

El pez graso y el zambullidor andino: ¿ejemplos de extinciones provocadas por especies invasoras en Colombia?

En Colombia la introducción y translocación de especies ha sido practicada desde tiempos coloniales. En muy pocos casos se ha podido hacer un seguimiento de su historia y la evaluación de sus efectos es incipiente por decir lo menos. Sólo en la última década se ha comenzado a hacer un balance de estas introducciones y su efecto sobre especies nativas. Hay dos casos de extinciones de especies endémicas que se pueden relacionar de manera significativa, aunque no definitiva, a la introducción de una o más especies a sus hábitats. Estas especies son el pez graso (*Rhyzosomichthys totae*) y el zambullidor andino (*Podiceps andinus*). Estas dos especies eran endémicas del altiplano de la cordillera Oriental en Cundinamarca y Boyacá, dos departamentos ubicados en una de las zonas más densamente pobladas y trasformadas del país desde tiempos prehispánicos.

El pez graso es una especie endémica del lago de Tota y la última vez que se registró fue en 1958. Se presume extinta debido a la ausencia de nuevos registros a pesar de las campañas de búsqueda que se han llevado a cabo. Las causas a las que se atribuye su desaparición incluyen la competencia y depredación por parte de otras especies de peces introducidas al lago. A esta laguna se introdujeron dos especies nativas del altiplano cundiboyacense que no existían allí originalmente como son la guapucha (*Grundulus bogotensis*) y el capitán de la Sabana (*Eremophylus mutisii*), que junto con otras especies foráneas –el goldfish (*Carassius auratus*) y la trucha arcoiris (*O. mykiss*)– pueden haber ejercido presión sobre la población de pez graso. Entre las especies introducidas, la que pudo tener un papel más significativo como causante de la extinción es el capitán, ya que es una especie muy relacionada filogenéticamente, con adaptaciones bentónicas y morfológicas similares y por lo tanto un potencial competidor de importancia del pez graso (Mojica *et al.*, 2002).

El zambullidor andino es un ave acuática que habitaba lagunas y pantanos a elevaciones entre los 2500 y los 3015 m. En estos humedales la vegetación sumergida estaba compuesta principalmente por *Potamogeton*

illinoiensis que se cree era un recurso clave para el zambullidor ya que era la fuente de alimentación de sus presas. Esta especie ha sido reemplazada en todos estos humedales por *Elodea canadensis* una especie introducida por acuariófilos que forma densas marañas que impedía que el zambullidor se alimentase. Otros factores que pudieron influir fueron la introducción de la trucha arcoiris (posible competidor por presas o depredador de los polluelos), el deterioro de la calidad de los humedales por drenaje, secado y erosión de las laderas y la contaminación (Renjifo *et al*., 2002).

Estos casos son sólo dos de muchos ejemplos que se pueden repetir a lo largo y ancho del país y que quizás no estemos considerando por falta de información. El estudio de las especies invasoras requiere que se puedan entender las diferentes etapas del proceso de introducción y por qué una especie, una vez introducida, se puede convertir en invasora al aumentar sus poblaciones de manera descontrolada. Éste es tema importante de estudio en la actualidad, pero existe también la necesidad de entender los efectos sobre otras especies y en los ecosistemas. Esta es la faceta de mayor urgencia a desarrollar para poder mitigar el impacto de las especies invasoras.

¿Son todas las consecuencias de las especies introducidas necesariamente negativas?

En evaluaciones del funcionamiento de ecosistemas de cultivos de especies forestales hay evidencias de que no se presentan cambios significativos en flujos de agua, acumulación de carbono y nutrientes, entre otros (Lugo, 2006). La utilización de especies introducidas en proyectos de rehabilitación de áreas altamente degradadas es una estrategia en la que las especies introducidas han probado ser muy útiles (capítulo 10). Dichas especies tienen la capacidad de estabilizar el terreno, contribuir al desarrollo de la capa vegetal erosionada y proveer condiciones más apropiadas para permitir que las especies nativas vuelvan a colonizar estas áreas. Proyectos como el liderado por la CAR y la GTZ para la restauración de la cuenca del río Checua en Cundinamarca son ejemplos de este uso de las especies introducidas.

Recuadro 7.1

Un caso de estudio: la hormiga loca en Colombia

La hormiga loca (*Paratrechina fulva*) es conocida por su asociación negativa con las hormigas del género *Atta*, las cuales son reconocidas como plagas importantes de cultivos en Suramérica; en Colombia se quiso aprovechar esta característica para utilizarla como un controlador. Los primeros registros del efecto de la hormiga loca proceden de Puerto Boyacá, Meta, en 1971 donde fue reportada por afectar al ganado y proteger a los insectos plagas de los pastizales. En 1977 fue detectada en cultivos de café en Fusagasugá, Cundinamarca. Luego se encontró en Bogotá, Boyacá y Santander. En el valle del Cauca fue detectada en 1986 cerca de Puerto Tejada y para 1992 ya había registros en varias localidades más. La especie ha logrado dispersarse con éxito en las regiones centro y occidente del país aprovechando la movilización de material vegetal. La importancia de esta hormiga en cuanto a su impacto ecológico y económico radica en su capacidad para invadir campos de cultivo,

Sigue

Continúa

que es facilitada por sus asociaciones con especies de homópteros. La hormiga cultiva a los homópteros y los protege de sus depredadores. Estos homópteros a su vez son plagas de los cultivos. La introducción de la hormiga loca además afecta las labores agrícolas por su agresividad con los trabajadores. El impacto de la introducción de la hormiga loca se refleja además en la eliminación de hormigas nativas y de otros invertebrados terrestres. Su presencia ha significado la eliminación de entre 68% y 98% de la fauna nativa de hormigas. Esta especie de hormiga ataca a las aves y otros animales domésticos, afectando sus ojos y sistema respiratorio y a veces produciendo ceguera permanente o la muerte por asfixia. Su efecto devastador es comparable al de otras especies de hormigas que han sido introducidas en varias partes del mundo como *Pheidole megacephala* en Hawai, *Iridomyrmex humilis* en California y *Solenopsis invicta* en el suroeste de Estados Unidos, esta última la famosa hormiga de fuego.

Adaptado de Chacón, 1997.

Plancha 7

Gracias a su atractiva flor, el "ojo de poeta" (*Thunbergia alata*), de origen africano, ha sido plantada en jardínes de la zona andina y se ha diseminado ampliamente, formando una cortina densa que invade los bordes y el dosel de los fragmentos de bosque nativo, impidiendo el paso de luz.

© Luis Germán NARANJO / WWF Colombia

Sección 3

Algunas herramientas y soluciones

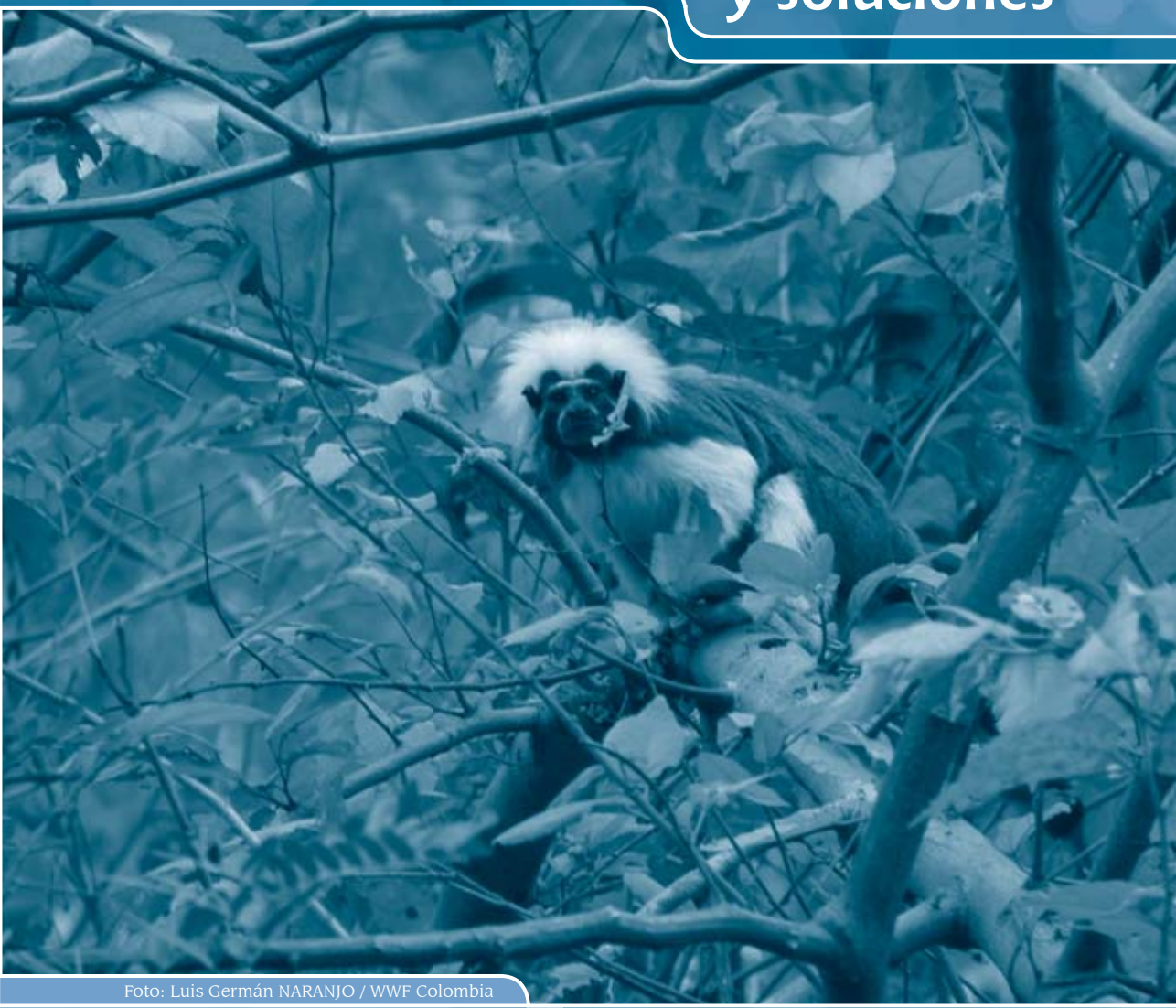


Foto: Luis Germán NARANJO / WWF Colombia

Capítulo

8

El papel de la matriz rural como conector entre reservas

Por Inge Armbrecht

La influencia humana sobre los ecosistemas terrestres es extensa y profunda. Se ha calculado que 95% de los ecosistemas terrestres son manejados directamente por el ser humano (Paoletti *et al.*, 1992) y entre 60% y 77% actualmente ya está transformado en campos agrícolas extensos o en mosaicos de pasturas, agricultura y fragmentos de bosque (McNeely & Scheer, 2003). Cuando los bosques o praderas se transforman en campos agrícolas, la mayoría de las plantas nativas se pierde. Por ejemplo, en Norteamérica se han extinguido 217 especies de plantas y 71 especies y subespecies de vertebrados desde la llegada de los europeos (Lacher *et al.*, 1999). Es posible que la pérdida de biodiversidad debida a la acción humana esté causando una significativa extinción en masa en la historia del planeta (Pimm, 1998; Saunders *et al.*, 1991; Terborgh, 1992).

El empobrecimiento genético se está extendiendo además a las plantas domesticadas para cultivos. Según la Fundación Internacional para el Avance Rural, el banco de semillas en Estados Unidos perdió 98% de las variedades de espárragos, 95% de las variedades de tomate y 93% de lechuga (Kimbrell, 2002). Por otro lado, se estima que sólo 15 especies de plantas y 8 de animales conforman 90% de la dieta humana actual (Wilson, 1988), cifras que contrastan con la agricultura diversificada que desarrollaron los incas en los Andes americanos, a partir de una variedad de flora que llegaba a las 50.000 especies (Paoletti, 1995). Esto no sólo es el caso de una civilización, sino posiblemente una situación muy generalizada, pues se estima que las comunidades humanas han usado 3.000 especies de plantas como alimento (McNeely & Scheer, 2003).

Uno de los factores que están causando la disminución de la biodiversidad global es el manejo que se le da a los agroecosistemas, que se hace con mentalidad industrial e implica la simplificación extrema de estos sistemas biológicos, además de la incorporación de alta cantidad de insumos químicos y energéticos al ambiente. Así, en Europa se observó una reducción significativamente mayor de las aves de agroecosistemas en países con agricultura más intensa que en países con agricultura de más baja intensidad (Donald & Heath, 2000). Una matriz agrícola homogénea e industrializada constituye un hábitat adverso para los organis-

mos silvestres, pero además es muy susceptible a la acción de los fuegos y a los efectos deletéreos de especies invasoras (Suárez *et al.*, 1998) (capítulo 7).

La estrategia más importante para preservar la biodiversidad, implementada por las agencias de conservación y gobiernos, apunta hacia la protección de reservas y parques (Perfecto, 2003) y se calcula que 10% del área terrestre está protegida oficialmente (McNeely & Scheer, 2003). Sin embargo, generalmente estas acciones de protección no han tenido en cuenta las áreas de producción agrícola –entendidas como matriz antropogénica– y los factores externos ligados con la política económica para la conservación, lo cual es tema de creciente interés en la literatura conservacionista (Dietsch *et al.*, 2004; McNeely & Scheer, 2003; Paoletti *et al.*, 1992; Pimentel *et al.*, 1992; Pretty, 2002; Vandermeer & Perfecto, 1997). Por largo tiempo se ha planteado una aparente contradicción entre la agricultura y la conservación biológica, pues la primera se visualiza como inevitable destructora de biodiversidad y la segunda como irreal y soñadora (Banks, 2004). La verdad podría situarse en una combinación de estrategias para los dos ámbitos, es decir, en el desarrollo de prácticas productivas más amigables para la biodiversidad silvestre y la protección de zonas silvestres de cualquier manejo productivo humano.

Los campos agrícolas y ganaderos son de crucial importancia como conectores entre reservas (capítulos 3 y 6) porque: (1) los movimientos de individuos y las migraciones poblacionales de fauna silvestre tienen necesariamente que darse a través de ellas, (2) los cultivos, los sistemas agroforestales y los potreros constituyen por sí mismos hábitat para muchos organismos silvestres, y (3) la matriz antropogénica se transforma a través del tiempo, con dinámicas diferentes a las de los hábitats naturales, y estas transformaciones obedecen a las leyes sociales más que a leyes naturales (Perfecto, 2003). La voluntad humana, traducida en poblaciones o culturas, interactúa inevitablemente tanto con las reservas como con los diferentes componentes del paisaje incluyendo cuerpos de agua, bosques de galería y guaduales, entre otros.

Los agroecosistemas como matriz paisajística

En general los paisajes tropicales, como por ejemplo los de la zona andina colombiana, se observan altamente fragmentados, con bosques naturales inmersos dentro de la amplia matriz agrícola y ganadera donde operan diferentes mecanismos de pérdida de biodiversidad (Kattan, 2002) (capítulo 6). Esta matriz, dedicada a la producción de alimentos y otros productos, puede ser muy heterogénea en algunas regiones –zona cafetera de Risaralda– o muy homogénea –alto valle del río Cauca– (obs. pers.).

Aunque las zonas de cultivos tradicionales mixtos que incorporan especies forestales pueden contener una alta diversidad biológica (Vandermeer & Perfecto, 1997), el movimiento de organismos silvestres de una reserva a otra a través de la matriz es un asunto de gran preocupación, pues puede verse impedido, lo que aísla las reservas. La teoría de metapoblaciones en su inspiración inicial (Levins, 1969) (capítulo 2) no incluía suposiciones acerca de calidad de la matriz, en este caso los agroecosistemas. Vandermeer & Carvajal (2001) exploraron a través de modelos matemáticos, las consecuencias de cambiar la calidad de la matriz en términos de su aptitud para permitir el movimiento de organismos. Estos autores concluyeron que no se puede suponer automáticamente que una mejora de la calidad de la matriz reducirá la probabilidad de extinción global de una población. Aunque una matriz de mayor calidad amortigua la extinción de poblaciones en los fragmentos (Renjifo, 2001), en algunas situaciones, como por ejemplo cuando los fragmentos de bosque están demasiado separados, se pueden generar di-

námicas caóticas en las subpoblaciones y se podría provocar la extinción simultánea de todas las subpoblaciones con el aumento de la calidad (Vandermeer & Carvajal, 2001).

Sin embargo esta situación (incremento de la sincronía de la metapoblación) podría cambiar si se considera que las poblaciones se dan en contexto de comunidades mayores, y si se amplía el marco del modelo de metapoblaciones a metacomunidades. Bajo esta perspectiva Koelle y Vandermeer (2005) modelaron metacomunidades en una red alimenticia tritrófica para explorar el efecto de las interacciones dentro de los parches sobre la sincronía de las poblaciones entre los parches (y por tanto sus implicaciones en la persistencia). Según estos autores cuando disminuyen las distancias efectivas entre parches por el mejoramiento de la matriz, se presenta un aumento ya sea de las tasas de migración o de las tasas de supervivencia para los individuos que se mueven entre parches. Estos autores encontraron que dichos cambios en la distancia efectiva no necesariamente resultan en la sincronización de las poblaciones (y por tanto la posibilidad de extinción) debido a la complejidad de las interacciones directas e indirectas.

En general, los estudios empíricos en zonas tropicales proponen que algunas prácticas amigables como la agroforestería ayudan a la conservación (Schroth *et al.*, 2004) (capítulo 9), porque reducen la presión de deforestación de los bosques remanentes, proveen hábitat para especies silvestres y facilitan los movimientos de organismos entre parches de hábitats naturales. Por ejemplo, Renjifo (2001) encontró que una matriz de plantaciones forestales exóticas (coníferas) en paisajes subandinos colombianos aumentó la conectividad para aves entre remanentes de bosques naturales con respecto a una matriz de pasto. En este estudio, 66% de las especies de aves mostraron diferencias significativas en la variación de su abundancia cuando se compararon fragmentos de bosque embebidos en matrices forestales con respecto a los fragmentos embebidos en matrices de pastizales. De lo anterior se desprende que en los programas de conservación biológica es necesario incluir la naturaleza y manejo de la matriz como un factor prioritario.

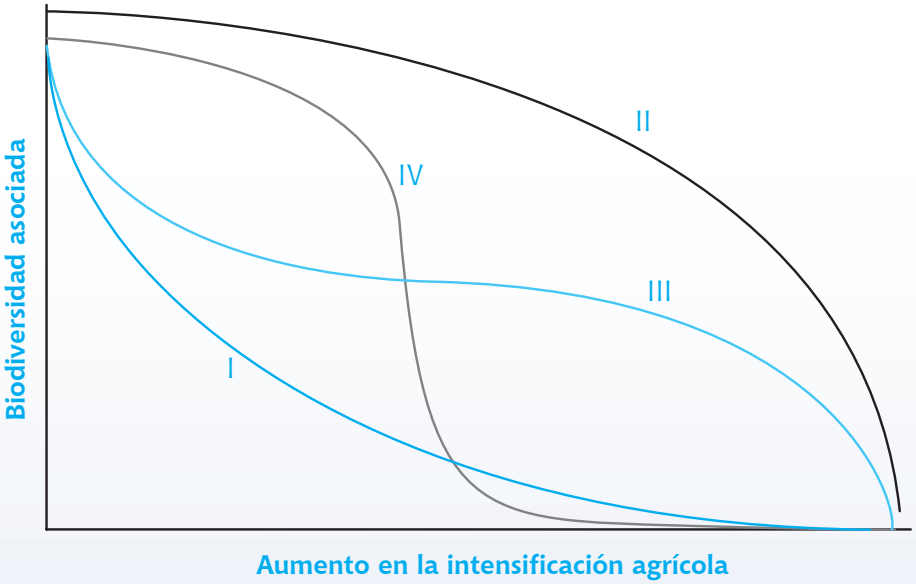
Biodiversidad planeada y asociada

Los agroecosistemas, a diferencia de los ecosistemas naturales, se caracterizan porque en ellos se realiza un control o manejo de la biodiversidad a escala del lote, y este manejo influye en la biodiversidad a escala regional y biogeográfica (Swift *et al.*, 1996). Por esto se puede categorizar la biodiversidad en dos tipos: planeada y asociada (plancha 8). La biodiversidad planeada es aquella que el agricultor decide voluntariamente introducir, o estimular en su cultivo. La biodiversidad asociada es toda aquella que está presente independientemente (a veces en contra) de los planes del agricultor (plagas, enfermedades, depredadores, microorganismos del suelo, macrofauna del suelo, malezas o arvenses, entre otros).

La diversidad planeada y la manera en que ésta se maneje determinan cuál y cuánta biodiversidad asociada existe en el agroecosistema, cuáles son las partes no cosechables de la biodiversidad y las importantes funciones que éstas puedan llevar a cabo (por ejemplo, depredación, parasitismo, polinización, descomposición) (Vandermeer *et al.*, 1998). De cualquier manera que se conciba, a medida que aumenta la intensificación del manejo agrícola, la diversidad planeada es menor, es decir, el agricultor que usa este modelo desea eliminar toda biodiversidad que no sea la del monocultivo. Como resultado de esta simplificación del sistema, se propone la hipótesis de que la biodiversidad asociada es una función decreciente, mas no lineal, de la intensificación y esta disminución puede tomar diferentes formas dependiendo del taxón o de los sistemas de cultivo (figura 8.1).

Figura 8.1

Cuatro posibles formas en que la biodiversidad asociada disminuye con la intensificación agrícola



En las curvas II y IV, la biodiversidad asociada se mantiene en niveles parecidos al bosque durante las primeras etapas de la intensificación, pero baja abruptamente si se sigue intensificando. En otros escenarios o tipos de cultivos (o taxones), la biodiversidad asociada se reduce fuertemente desde los primeros cambios asociados con la intensificación agrícola (curvas I y III).

Modificado de Swift *et al.*, 1996

Los partidarios de la intensificación agrícola sostienen que ésta ayuda a reducir la presión social sobre los bosques remanentes (Shriar, 2000). Sin embargo, algunos ecólogos argumentan que la intensificación puede realmente provocar el resultado opuesto, es decir, mayor presión de tala sobre los bosques (Vandermeer, 2003), porque parte de las ganancias obtenidas de un sistema muy productivo se destinan a adquirir más tecnología y explotar más tierra. De hecho, la mayor disminución global del área boscosa ha ocurrido en las últimas décadas y coincide precisamente con la mayor industrialización de la agricultura de toda la historia humana. También se predice que la degradación de la tierra causada por la intensificación va a estimular todavía más la expansión de la frontera agrícola (Fischer & Vasseur, 2000), ya que los agricultores pueden abandonar las tierras improductivas (erosionadas y degradadas) en busca de mejores sitios para cultivar, de modo que los fragmentos de bosque primario remanentes serán cada vez más aislados, vulnerables y pequeños (Siebert, 2002). Sin embargo, en situaciones particulares podría ocurrir el fenómeno contrario, como en Puerto Rico y República Dominicana, donde se recuperaron ecológicamente grandes extensiones de tierra degradada por la agricultura debido al abandono por la migración a las ciudades (Aide & Grau, 2004).

Por lo tanto, de la discusión anterior se deduce que en las regiones tropicales la matriz agrícola puede contribuir a los objetivos de conservación, pero ésta nunca puede reemplazar los bosques o hábitats naturales (Aaron *et al.*, 2005). Se concluye por ende que tanto la agroecología como la biología de la conservación son esenciales y están indisolublemente ligadas para un futuro sostenible y diverso.

El cafetal tradicional como hábitat hospitalario y conector en el paisaje

Las regiones donde se cultiva café en el mundo y específicamente en Latinoamérica, coinciden con puntos de alta diversidad biológica y endemismos (Donald, 2004; Moguel & Toledo, 1999). Existe una gama muy amplia de maneras de cultivar el café (Perfecto *et al.*, 1996). En el extremo más diverso están los cafetales rústicos, que se cultivaban tradicionalmente, donde sólo se retiran las plantas del sotobosque para sembrar los cafetos en su lugar, dejando los árboles nativos del bosque intactos (figura 8.2). En las plantaciones de café tradicional no se conserva necesariamente el bosque nativo, pero se usa más de un centenar de especies de árboles de sombra para proteger las variedades tradicionales de café de las temperaturas extremas (Perfecto *et al.*, 1997). En el extremo más tecnificado e intensificado está el cafetal a libre exposición, es decir sin árboles de sombra, que recibe más insumos químicos (fertilizantes, herbicidas y plaguicidas) y utiliza variedades productivas que resisten al sol. Entre los cafetales de sombra existe también toda una gama de manejos que van desde el uso de sombra muy diversa taxonómica y estructuralmente (poligenérico), hasta el uso muy tecnificado de árboles de sombra con sólo una especie con podas muy drásticas y frecuentes (monogenérico). El grado de intensificación agrícola se puede medir mediante un índice estandarizado que se vale de muchas variables (Mas & Dietsch, 2003).

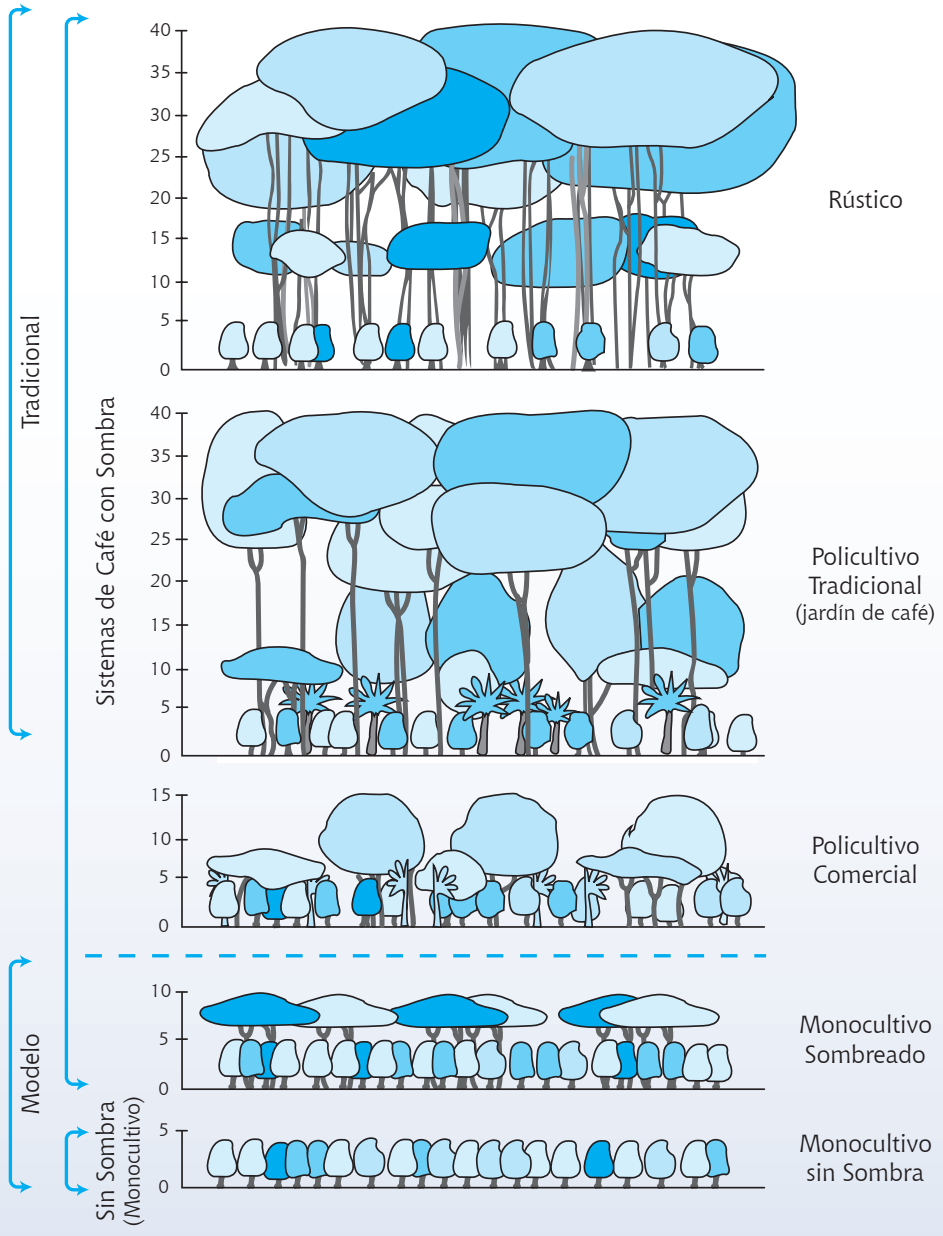
El índice de intensificación se aplicó para 12 fincas de Risaralda, Colombia (Armbrecht, 2003) usando ocho variables como porcentaje de cobertura vegetal, heterogeneidad vertical de la vegetación, riqueza de especies vegetales, cantidad de hojarasca en el suelo, entre otras. El índice es la sumatoria del valor de cada variable, cada una de las cuales aporta un valor entre cero y uno (de menor a mayor intensificación agrícola). En las 12 fincas mencionadas se encontró que el valor del índice en cafetales de sombra poligenérica era menor que en los de monogenérica y menor que en cafetales de sol (Armbrecht, 2003) (figura 8.3). Si hay una correlación entre biodiversidad e intensificación, el índice podría ser una herramienta útil para cuantificar y promocionar los cafetales amigables a la biodiversidad.

Los cafetales de sombra como refugio de biodiversidad

Los sistemas agroforestales tropicales más estudiados desde el punto de vista de su posible papel como refugios de biodiversidad son el cacao (*Theobroma cacao* L., Sterculiaceae) y el café (*Coffea* spp., Rubiaceae) que a su vez se basa en dos especies, *C. arabica* con 66% y *C. canephora* con 34% (Somarriba *et al.*, 2004). En Latinoamérica, el proceso de tala de árboles de sombra e implementación de la caficultura a libre exposición (cafetales de sol) no fue similar en todos los países de las zonas centro y norte. En 1996 se calculaba que la conversión variaba entre 15% (México) hasta un máximo en Colombia, donde 60% de los cafetales eran de sol (Perfecto *et al.,* 1996). El proceso de intensificación del cultivo de café se implementó desde las décadas de 1960 y 1970, pero solamente desde la de 1980 se comenzó a referenciar las consecuencias negativas sobre la diversidad silvestre para la cual es-

Figura 8.2

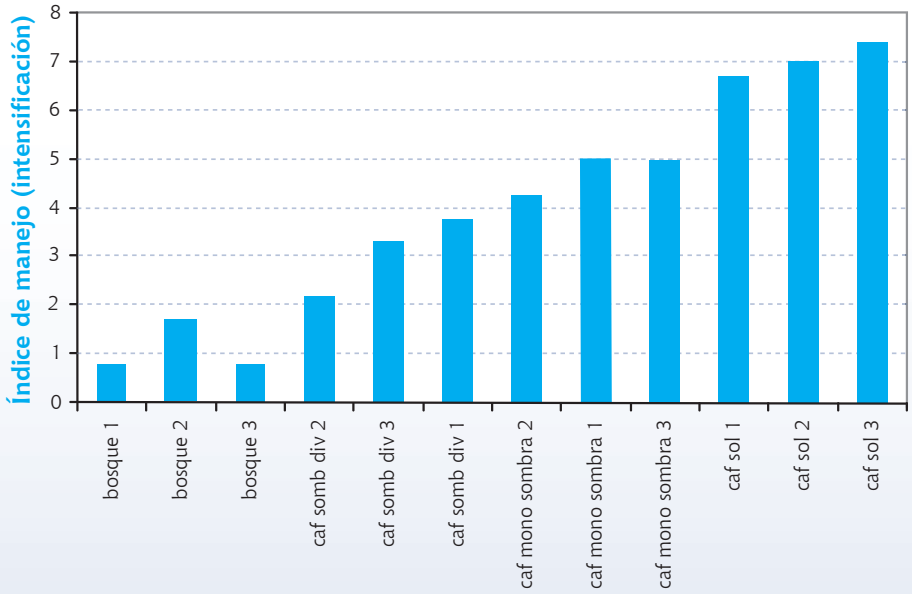
Perfil de la vegetación a medida que se intensifica el cultivo de café, de mayor (arriba) a menor complejidad (cafetal de sol abajo)



Modificado de Moguel & Toledo, 1999 por L. Rivera

Figura 8.3

Índice de manejo para 12 fincas cafeteras de Risaralda, Colombia



El índice puede variar desde cero para el sitio con manejo menos intenso, hasta ocho (el más intenso).

Tomado de Armbrecht, 2003

tos cafetales tradicionales servían como refugio (Borrero, 1986; Perfecto & Vandermeer, 1994; Perfecto *et al.,* 1996).

En la actualidad existe una inmensa cantidad de estudios donde se demuestra el alto valor biológico de los cafetales de sombra diversificada y que han sido recopilados en algunas revisiones (Donald, 2004; Perfecto & Armbrecht, 2003;, Somarriba *et al.*, 2004; Perfecto *et al.,* 2007). El sistema cafetero ha mostrado, en la mayoría de los casos, que la intensificación del cultivo de café y la eliminación de la sombra arbórea ha ocasionado pérdida de biodiversidad asociada. Lo primero que se pierde con la intensificación es la biodiversidad vegetal de estructura arbórea, que puede llegar a cientos de especies de árboles, algunos de ellos considerados en peligro –como en El Salvador– (Monro *et al.*, 2002). Con la simplificación del sistema se ha documentado la pérdida de biodiversidad asociada tanto de vertebrados como invertebrados. Greenberg y colaboradores (1997) encontraron que la diversidad de aves en plantaciones de café sin sombra constituía cerca de la mitad de las de cafetales tradicionales en Guatemala. Dietsch (2003) y Wunderle & Latta (1996) también encontraron similares efectos con aves en República Dominicana y México. También se encontró la misma tendencia con mamíferos voladores (Valle & Calvo, 2002) y no voladores, en este último caso cerca de la mitad de las especies se redujeron debido a la conversión de cafetales (Gallina *et al.*, 1996). En Nicaragua se encontraron importantes poblaciones de monos aulladores (*Allouatta palliata*), lo que ha motivado estudios de la fenología de los árboles de cafetales en el volcán Mombacho (Williams-Guillén & McCann, 2002).

En cuanto a invertebrados, la mayoría de los estudios también han encontrado pérdida de especies de artrópodos con la intensificación del cultivo del café. Perfecto y colegas (1997) muestrearon los artrópodos del dosel de cafetales en Costa Rica y demostraron que las plantaciones sombreadas podrían sostener una diversidad de especies del mismo orden de magnitud que los bosques. También se mostró que la modernización de plantaciones de café trae un aumento de insumos agroquímicos, lo cual afecta adversamente el ciclo de nutrientes (Babbar & Zak, 1995). Otros estudios con invertebrados en cafetales han documentado alta diversidad de artrópodos en cafetales de sombra (Ibarra-Núñez, 1990), abejas (con resultados mixtos: Klein *et al.*, 2002), mariposas y hormigas (Mas, 1999, Perfecto *et al.*, 2003), lepidópteros (Ricketts *et al.*, 2001) y homópteros (Rojas *et al.,* 2001).

Parte de la investigación en cafetales tiende a dirigirse hacia la importancia funcional de la biodiversidad en los cafetales y el funcionamiento de las redes tróficas. Se ha encontrado que algunos controladores biológicos importantes se ven afectados negativamente con la intensificación (Gallego & Armbrecht, 2005; Ibarra-Núñez & García-Ballinas, 1998; Vandermeer *et al.*, 2003) y que en los hábitats sombreados se forman complejas redes tróficas (Perfecto *et al.*, 2004; Philpott *et al.,* 2004). La intensificación del manejo de los cafetales y la época seca afectaron negativamente a las hormigas depredadoras (forrajeras) en México (Philpott *et al.*, 2006) y en Colombia (Armbrecht & Gallego, 2007).

Siendo Colombia un país megadiverso y de tradición cafetera, es notorio que se hayan realizado relativamente pocos estudios sobre la diversidad biológica asociada en relación con la intensificación o tecnificación del cultivo, posiblemente porque es difícil encontrar cafetales rústicos en la zona cafetera (obs. pers.). En general, se ha encontrado que la reducción o eliminación de la sombra trae efectos negativos sobre la biodiversidad asociada y sus relaciones como fue documentado por Borrero (1986) para aves y posteriormente por Botero y Baker (2001). Para invertebrados, en Colombia también se ha encontrado que los cafetales de sombra aportan al mantenimiento de la biodiversidad de los coleópteros coprófagos y otros mesoorganismos del suelo (Sadeghian, 2000), hormigas (Armbrecht *et al.,* 2004, 2005; García & Botero, 2005; Molina, 2000; Sossa & Fernández, 2000) y homópteros (Franco *et al.,* 2003).

Importancia de la proximidad del bosque

Uno de los mayores riesgos cuando los cafetales de sombra diversa se simplifican a cafetales de sol (o peor aún, a potreros ralos) es que los fragmentos o remanentes de bosques quedan cada vez más aislados (Siebert, 2002). En Costa Rica se observó que la diversidad de polillas (Lepidoptera) aumentaba con la cercanía al bosque, mas no se afectaba con la calidad de la matriz agrícola.

Algunos estudios realizados en cafetales de sombra en México han revelado que la sola presencia de los árboles de sombra no es suficiente para garantizar una mejor conservación de la biodiversidad asociada. También pueden influir otros factores como la diversidad de árboles, una mayor complejidad estructural de la vegetación (Dietsch, 2003) y ciertas prácticas de manejo del suelo. En estudios separados en México, Armbrecht & Perfecto (2003) y Perfecto & Vandermeer (2002) encontraron que la cercanía del bosque al cafetal influyó positivamente sobre la riqueza de hormigas del suelo y hojarasca del cafetal. El cafetal poligenérico tradicional, que era de manejo orgánico y tenía cientos de especies de árboles de sombra, mostró una riqueza de hormigas similar al bosque. En cambio esta riqueza se redujo

significativamente en un cafetal de sombra monogenérica (solo árboles de *Inga*) de intenso manejo cuando se alejaba 300 m del borde del bosque. Por otra parte, un estudio en Costa Rica que comparó cafetales clasificados en seis sistemas a lo largo de un gradiente desde totalmente orgánico hasta convencional, mostró que el sistema de cafetal totalmente orgánico alcanzó la mayor riqueza de hormigas; sin embargo, esto se debió más a la mayor complejidad estructural y edad de estos cafetales que al manejo *per se* (Barbera *et al.,* 2005).

Otro aspecto a tener en cuenta es que los diferentes taxones pueden responder de forma diferente a la intensificación del manejo de cafetales. Perfecto y colegas (2003) encontraron que las mariposas diurnas (Lepidoptera) y aves y hormigas generalistas (atraídas a cebos) respondieron diferencialmente a la intensificación del cultivo de café. Mientras que las mariposas disminuyeron drásticamente con el solo cambio de bosque a cafetal, las hormigas mantuvieron una alta diversidad en el cafetal diverso y las aves no mostraron un patrón direccional a la escala de este estudio. Pineda y colaboradores (2005) también encontraron diferencias en la respuesta de ranas, coleópteros coprófagos y murciélagos; la riqueza de ranas disminuyó fuertemente en cafetales de sombra con respecto al bosque, mientras que lo contrario sucedió con los coprófagos, y los murciélagos no mostraron diferencias; lo anterior los condujo a concluir que la matriz de cafetales poligenéricos es complemento, mas no sustituto de los bosques. Esto es consistente con estudios en la reserva de la biosfera de Chiapas, donde Ramos-Suárez y colaboradores (2002) no encontraron diferencias en la riqueza de hormigas de hojarasca en bosque mesófilo y cafetales de sombra mono y poligenérica, lo que sugiere que la diversidad paisajística es un elemento valioso para la preservación biológica y que los cafetales de sombra pueden soportar alta diversidad semejante a la de estos bosques.

Debate y comentarios finales

De la anterior sección se destaca que la mayoría de estudios reportan evidencia que apoya la importancia de un manejo ambientalmente sano en los agroecosistemas como modelo para apoyar los programas de conservación *in situ* y asegurar una sostenibilidad a largo plazo. En parte esto explica que la comunidad académica y conservacionista haya enfocado su atención hacia los cafetales de sombra como refugio de la biodiversidad y su valor para mantener la biodiversidad entre parches de vegetación natural.

La preocupación por la pérdida de biodiversidad en cafetales ha motivado discusiones y eventos como el Foro Internacional sobre Café y Biodiversidad por la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia, Chinchiná (10-11 agosto, 2000), el Simposio de Café y Biodiversidad en San Salvador en 2002 (durante el V Congreso de la Sociedad Mesoamericana para la Biología de la Conservación, 16-17 octubre) y el Taller de Café durante el 88 Encuentro de la Sociedad Ecológica de América en Savannah, Georgia, (2-9 agosto, 2003). Existe consenso sobre el alto valor de los cafetales de sombra para la conservación, pero también existe controversia, principalmente porque se ha planteado la posibilidad de que los premios que se pagan internacionalmente a los caficultores por mantener cafetales de sombra podrían estimular la tumba del sotobosque para la siembra de café de sombra en fragmentos de bosque (Rappole *et al.,* 2003). Sin embargo, los bosques remanentes están protegidos por razones como la presencia de nacimientos de agua y probablemente se han salvado de su destrucción por el difícil acceso o topografía donde se encuentran. Los cafetales tradicionales de sombra tienen un inmenso valor biológico (Philpott & Dietsch, 2003) y es de vital importancia estimular al caficultor con premios (Dietsch *et al.,* 2004), pero también deben aplicarse penalidades para desestimular la perturbación de los bosques (O'Brien & Kinnaird, 2004).

Para un programa de conservación es de vital importancia establecer estímulos destinados a los agricultores que preserven bosques o aumenten las áreas boscosas en sus fincas, además de promover la siembra de cafetales de sombra usando árboles nativos y diversos (e.g. nogal, *Cordia alliodora* o guayacán *Tabebuia rosea*), que además sirvan como fuente adicional de ingresos a los caficultores (Hernández *et al.,* 2004). Algunas características que deben cumplir los cafetales de sombra para ser certificados como amigables para las aves son mantener al menos 10 especies de árboles preferiblemente nativas, cobertura de dosel de al menos 40% constantemente, vegetación con varios estratos verticales al menos con 12 m de altura, permitir poblaciones de epífitas y parásitas en los árboles, mantener biomasa vegetal muerta (ramas, estacones, troncos para anidamiento), y asegurarse de que existan cercas vivas o bordes arbustivos alrededor del cafetal y vegetación secundaria cercana (Somarriba *et al.,* 2004)

Importancia socioeconómica de los cafetales

Se calcula que unos 120 millones de personas de América Latina, África y Asia viven de la actividad cafetera (II Conferencia Mundial del Café de la Organización Internacional del Café –OIC– 25 septiembre, 2005). De 115 millones de sacos de 60 kilos que son comercializados por año en el mundo, 75% proviene de pequeños productores, por lo cual es fundamental que se les tenga en cuenta[1]. Según el presidente brasileño, Ignacio Lula da Silva, hace diez años los países productores se quedaban con un tercio de los 30.000 millones de dólares del mercado mundial del café, pero esa participación cayó a menos de 9.000 millones de dólares, de un total de 90.000 millones de dólares que mueve ahora el mercado. Algunos organismos han propuesto que la certificación con premios en el mercado internacional puede ayudar a conservar la biodiversidad y mejorar las condiciones de vida de los caficultores latinoamericanos (Philpott & Dietsch, 2003), pero desafortunadamente la tendencia parece ser que está aumentando la acumulación de la tierra en pocas manos. La interconexión entre los factores socioeconómicos y la conservación en el contexto cafetero ha sido discutida por Dietsch y colaboradores (2004), quienes sostienen que no se debe desarticular la conservación y la producción agrícola y que es erróneo sugerir que la intensificación agrícola permite liberar más tierra para la conservación. Los argumentos que presentan son por ejemplo que el uso de agroquímicos trae consecuencias negativas en las áreas naturales cercanas, que los cafetales pueden ser en sí mismos hábitats silvestres y que se ignoran los servicios ecológicos que proveen los árboles como prevención de la erosión, fijación de nitrógeno e ingresos alternativos para los agricultores (que pueden alcanzar 25% del total de ingresos).

En general se considera que cualquier fenómeno socioeconómico que reduzca el nivel de vida del campesino cafetero va a perjudicar así mismo el panorama de conservación de la biodiversidad a escala del paisaje. Los premios por cultivar café en sistemas amigables con la biodiversidad se han implementado por razones conservacionistas y la adopción de éstos va a depender de las ventajas que ofrezca al agricultor, del interés del consumidor por pagar un excedente (Perfecto & Armbrecht, 2003) y además del acceso a la información, transferencia y asesoría sobre estas técnicas. Es posible mantener un porcentaje alto de la producción cafetera (80%) y al mismo tiempo una proporción importante de la biodiversidad

1. http://actualidad.terra.es/nacional/articulo/lula_uribe_ii_conferencia_mundial_507204.htm (consultado: 25 sept., 2005).

(Soto-Pinto *et al.,* 2000), pero es además fundamental llevar a cabo investigaciones en cada región que permitan estimar los beneficios que el cafetal de sombra diversa provee para la biodiversidad, para el agricultor y para el ambiente.

Plancha 8

Cultivo de papa en la cordillera de Mérida, Venezuela. A medida que aumenta la intensificación del manejo agrícola, la diversidad planeada es menor y como resultado, el sistema se simplifica y su biodiversidad asociada decrece.

© Luis Germán NARANJO / WWF Colombia

Capítulo

9

Reconversión ambiental ganadera en las laderas andinas

Por Enrique Murgueitio

En Colombia los sistemas ganaderos de pastoreo son ampliamente dominados por las gramíneas y leguminosas que sirven de alimento al ganado bovino, el cual suma alrededor de 26 millones de cabezas. En la región andina se localizan cerca de siete millones, que representan cerca de 31% del total nacional (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, 2001). En esta región las actividades ganaderas ocupan casi 12 millones de hectáreas, siendo éste el sistema productivo que ocupa mayor área del territorio (Etter, 1998). La ganadería se practica en todo tipo de terrenos y predios con tamaños que varían desde 1 ó 2 hasta más de 500 hectáreas.

Los sistemas de producción ganadera tienden a ser de lechería en las zonas de altiplanos con altitudes entre 2000 y 3000 m, de doble propósito (carne y leche) en los climas medios (1000-2000 m) y páramos (>3500 m) y de cría para carne en las zonas más bajas (500-1000 m). También existen sistemas de producción menores de búfalos, ganado de lidia, ovinos y caprinos. La ganadería tiene una baja carga de animales que oscila entre 0,3 y 1,0 cabezas por hectárea con un promedio para la zona de 0,7 cabezas. La mayoría de las praderas tiene un manejo ineficiente y presenta baja productividad en cantidad y calidad de forraje, lo que hace que la actividad no sea eficiente ni técnica ni económicamente (Murgueitio, 2003).

En las regiones de alta montaña y altiplanos donde el clima más moderado permite la crianza y reproducción de las razas bovinas europeas especializadas, la importación desde las montañas africanas del pasto kikuyo *Pennisetum clandestinum* alrededor de 1920 (Parsons, 1972) marcó un momento definitivo para el inicio de la producción de leche destinada al creciente mercado urbano.

Las actividades pecuarias de pastoreo generan impactos ambientales negativos como la transformación de ecosistemas naturales y agroecosistemas estructuralmente más complejos (por ejemplo, el café con sombrío), erosión y compactación del suelo, uniformidad genética con el monocultivo de gramíneas, contaminación del agua y el suelo por fertilizantes sintéticos y plaguicidas (herbicidas), demanda de madera para cercos y corrales de manejo, así como las emisiones de gases producidas por la quema de pastos leñosos, el uso de combustible fósil en el transporte terrestre de animales

vivos o sus productos y la digestión de un número cada vez mayor de cabezas de ganado (Murgueitio, 1999).

La ocupación territorial y la actividad ganadera han sido identificadas desde hace muchos años como conflictivas en las cuencas hidrográficas andinas y en las áreas de conservación donde el pastoreo de ganado se realiza tanto en las zonas núcleo como en las amortiguadoras. Como ejemplo está el Parque Nacional Natural Los Nevados en los Andes centrales, cuya zona núcleo de páramo y bosques de niebla es de 58.000 ha y la zona amortiguadora de 126.000 ha. En esta última la actividad económica predominante es la ganadería de leche y doble propósito, a la cual se destinan más de 26.000 ha que equivalen a 21% del área total. A pesar de que los sistemas productivos no son los más indicados según la aptitud biofísica (suelos, clima), la región es una despensa permanente de alimentos para el centro del país ya que para el caso de Caldas significa 43% de la producción de leche y 35% de carne que se genera en el departamento (Ministerio del Medio Ambiente, 2002).

La reconversión ambiental de la ganadería andina es un proceso urgente para la sociedad que requiere los servicios ambientales de los paisajes rurales, en especial la regulación y la calidad del agua, pero la prioridad para los productores son sus problemas financieros, tecnológicos y de mercadeo. No es viable resolver el conflicto de uso de la tierra por la vía de la compra o adquisición de predios ganaderos salvo contadas excepciones, así que es necesario buscar puntos de encuentro donde sea posible un acuerdo de conveniencia para los dos sectores. Hay propuestas según el tipo de situación y en general se recomienda una combinación de estrategias educativas, tecnológicas, políticas y económicas (Murgueitio, 1999).

Es posible realizar cambios importantes en los sistemas de manejo ganadero y lograr su intensificación, mayor productividad y generación de bienes sociales y servicios ambientales en forma simultánea con el incremento de la cobertura vegetal y la liberación de áreas críticas o estratégicas a escala de predios y de microcuencas (Calle *et al.*, 2001). El punto central del cambio en la modalidad de producción ganadera es el uso de la vegetación arbórea y arbustiva en diferentes combinaciones espaciales y temporales, lo que se conoce en el lenguaje técnico como *sistemas silvopastoriles*, los cuales son una modalidad de la agroforestería pecuaria. En zonas de ladera, los árboles asociados a las praderas ganaderas ejercen un efecto protector adicional al retener el suelo en las pendientes. La variedad de especies arbóreas es importante porque las raíces de diferentes profundidades son necesarias para retener el suelo en forma efectiva, particularmente durante las lluvias torrenciales.

Mediante la adopción de una estrategia de reconversión de los sistemas ganaderos tradicionales se logra la liberación de zonas críticas donde se tienen potreros de mínima productividad, para programas de revegetalización hacia bosques nativos o mixtos. Además se pueden instaurar programas de pastoreo con rotaciones adecuadas, que permiten obtener buena cantidad y calidad de pastos en áreas de mayor estabilidad y la introducción de sistemas silvopastoriles con cargas animales permanentes y producción simultánea de leche, carne, madera (postes, leña, vigas, madera aserrada), así como beneficios ambientales. Estos arreglos productivos facilitan además la liberación de zonas de alta pendiente y páramos para conservación y permiten interconectar fragmentos de bosques andinos por corredores de vegetación.

La investigación aplicada y los proyectos de desarrollo sostenible realizados en varias regiones de las cordilleras Central y Occidental en la última década permiten presentar algunas conclusiones para el proceso de reconversión de las fincas ganaderas andinas (Galindo & Murgueitio, 2004):

1. Existe una cantidad considerable y creciente de productores dispuestos a iniciar procesos de reconversión ganadera en sus predios, pero requieren estímulos y acompañamiento de parte de las instituciones.
2. A pesar de que los productores tienen sensibilidad hacia la conservación de los recursos naturales e interés hacia los programas de reconversión, se desconocen las alternativas técnicas sostenibles compatibles con la ganadería. Es fundamental entonces un componente pedagógico para productores, propietarios, administradores y trabajadores de las fincas ganaderas.
3. Puede afirmarse que existe un menú técnico equivalente a una *caja de herramientas* flexible y adaptable con diferentes alternativas productivas sostenibles para emprender la reconversión ganadera andina.
4. La implementación de cualquier proceso de reconversión ganadera debe contemplar el componente de planificación participativa de los predios. Este paso metodológico es necesario para la formulación de los proyectos.
5. La productividad de la ganadería andina se debe incrementar en las áreas susceptibles a intensificación como aquellas de menor pendiente y mejor calidad de suelos, liberando zonas críticas de impacto ambiental como páramos, bosques, áreas de alta pendiente o riesgo de erosión severa, humedales y orillas de ríos y quebradas.
6. Los costos de implementación de los sistemas de reconversión deben proceder de diferentes fuentes pero en todos los casos necesitan ser cofinanciados por los propietarios de los predios. Esta vinculación económica del productor asegura la perdurabilidad y apropiación de la propuesta y su contribución puede estar representada en mano de obra requerida para establecer los arreglos productivos y en su disponibilidad a participar en las diferentes actividades.
7. La rentabilidad que ofrecen las alternativas de reconversión por concepto de servicios ambientales se obtiene a mediano y largo plazo y no todos los arreglos a implementar los ofrecen. Es por ello que se deben generar incentivos que estimulen al productor a establecerlos vinculándolos en forma organizada a los sectores demandantes de estos servicios.
8. El trabajo interinstitucional coordinado es indispensable para que los recursos económicos y humanos sean aprovechados de manera eficiente.
9. Es necesario que la planificación ecorregional esté articulada a la planificación de los predios para tener un impacto a mayor escala que el de las fincas.

A continuación se presentan algunos componentes del menú técnico de reconversión ambiental de la ganadería andina.

Sistemas silvopastoriles

Son procesos donde se interrelacionan árboles y arbustos con pastos y forrajes para los animales con una gama muy amplia de especies nativas, naturalizadas e introducidas (plancha 9). En casi todos los casos brindan ventajas cuando se introducen en los sistemas ganaderos al mejorar las condiciones del suelo, las pasturas, el ganado y el entorno en general. Entre otros beneficios, se obtiene mayor producción de biomasa forrajera disponible por unidad de área, mejor y mayor ciclaje de nutrientes, se disminuye el requerimiento de fertilizantes para las gramíneas y se propicia un microclima benéfico porque el ganado dispone de un hábitat donde se desarrolla mejor al encontrar refugio del exceso de calor o la lluvia. También se favorece la recuperación de la entomofauna y la avifauna local y mi-

gratoria, y se obtienen madera y frutos para diferentes usos en el mediano y largo plazo (Murgueitio & Ibrahim, 2001).

Los tipos de árboles o arbustos y su papel dentro del sistema silvopastoril determinan los productos derivados adicionales a la actividad pecuaria. Las especies identificadas para este fin pueden tener uno o más usos como potencial forrajero (ramoneo o corte), ser fijadoras de nitrógeno, servir de barrera rompevientos, maderables para construcciones rurales o madera fina, o capacidad dendroenergética (carbón vegetal y leña). En general, tienden al mejoramiento del paisaje rural, ayudan a preservar las fuentes de agua, y algunas son medicinales o tienen otros atributos. La densidad puede variar entre 400 y 1100 plantas por hectárea, dependiendo de la altitud donde se encuentre la finca, del criterio del técnico asesor y las preferencias del productor (Galindo & Murgueitio, 2004).

Cuando la aspiración del productor es tener arbustos para que sean consumidos directamente por los animales, existe la opción del ramoneo con arbustos o árboles que se podan a la altura de las vacas. Las densidades de siembra deben ser mucho mayores, preferiblemente entre 5.000 y 10.000 árboles por ha.

Sistemas para pastoreo en franjas

El pastoreo rotacional ha demostrado ser una forma razonable de aprovechar los ciclos biológicos de las plantas forrajeras, evitar el pisoteo excesivo de los animales sobre el suelo y la vegetación y distribuir mejor las heces y orina en toda el área. Se requieren divisiones de potreros adecuadas y períodos de ocupación y descanso acordes con el tipo de pasto y topografía de la región.

La cerca eléctrica es una herramienta práctica y económica que facilita el sistema de pastoreo rotacional con menor inversión que la cerca tradicional. En las zonas de ladera es una opción tecnológica adecuada para la prevención de procesos erosivos y la restauración de zonas degradadas al impedir el acceso de los animales. Desde el punto de vista financiero los costos de construcción se reducen al menos a la mitad, así como su mantenimiento y reemplazo. También reduce al mínimo las heridas en animales y humanos.

Además, la cerca eléctrica tiene un impacto positivo en la conservación de los bosques por las siguientes ventajas frente a las cercas muertas con alambre trenzado de púa o espinas:

- Disminuye la intervención de los bosques para la extracción de madera destinada a postes.
- Reduce a la mitad la cantidad de madera necesaria.
- El diámetro de los postes requerido es mucho menor, ya que sólo se requiere sostener uno o máximo dos hilos de alambre liso, así que es posible utilizar árboles jóvenes procedentes de plantaciones forestales o aprovechamiento sostenible de guadua (Galindo & Murgueitio, 2004).

El pastoreo en franjas debe emplear una combinación de cercas vivas y cercas eléctricas en la división de potreros con el fin de disponer de árboles que proveen los siguientes beneficios:

- Generar leña, producto de las podas de formación, que se destina a la cocción de alimentos y en el largo plazo madera para la construcción en diferentes usos.
- Ofrecer forraje al ganado cuando se siembran especies leguminosas aptas para consumo animal.
- Fijar nitrógeno atmosférico o recircular otros nutrientes estratégicos como el fósforo soluble y las bases (calcio, magnesio) deficientes en suelos ácidos.
- Servir de hábitat de paso o establecimiento a muchas especies de insectos, aves, repti-

les y pequeños mamíferos que contribuyen al control biológico de herbívoros o parásitos de plantas y animales domésticos (Galindo & Murgueitio, 2004).

Árboles dispersos y manejo de la sucesión vegetal en potreros

Las fincas ganaderas presentan árboles dispersos en potreros para proveer sombra y alimento para los animales y generar ingresos a partir de la venta de madera y frutales. En tierras tropicales bajas todavía es común en sistemas ganaderos encontrar grandes árboles de la selva original como la ceiba (*Ceiba pentandra*) y frutales tropicales naturalizados como el mango (*Mangifera indica*), que ofrecen abundantes frutos a la gente así como a los animales domésticos y silvestres. En las fincas lecheras de zonas altas son comunes el aliso (*Alnus acuminata*) y los eucaliptos. Sin embargo, es necesario fomentar la presencia de más árboles en los potreros ya que estos brindan gran cantidad de beneficios al ganado y a las pasturas y favorecen la diversidad (Galindo & Murgueitio, 2004). La forma más económica y rápida es permitir y manejar la sucesión vegetal.

Los campesinos y ganaderos llaman *enrastrojamiento* a la regeneración natural en áreas de pastos y cultivos y la perciben como una invasión de tipo indeseable que reduce la productividad y el valor de la tierra. Este proceso en el que el ecosistema tiende a recuperar una cobertura vegetal diversa en especies y compleja en estructura es la sucesión vegetal secundaria (capítulo 10).

Pero el rastrojo, además de aportar a la diversidad de la flora de una finca, tiene una serie de atributos que manejados con inteligencia pueden tener beneficios económicos para las actividades agropecuarias y forestales (Murgueitio & Calle, 1999), tales como:

- Colonizar suelos degradados, compactados o de reducida fertilidad.
- Aprovechar el agua de escorrentía impidiendo la erosión y facilitando su infiltración.
- Aprovechar con eficiencia además del agua de precipitación, el vapor de agua de la niebla (precipitación horizontal).
- Reciclar elevadas cantidades de materia orgánica a través de la hojarasca y el detritus, mejorando las condiciones físicas del suelo y el ciclo de nutrientes y materia orgánica.
- Estimular las actividades de organismos vivos del suelo (hongos, bacterias, micorrizas, lombrices, artrópodos, ciempiés y otros).
- Atraer insectos, aves, anfibios, reptiles y mamíferos, algunos de los cuales ayudan a regular las poblaciones de herbívoros y parásitos de cultivos y animales.
- Generar sombra y proteger fuentes de agua (nacimientos) y orillas de quebradas.
- Favorecer la conexión de fragmentos de bosque nativo.

Algunos propietarios de fincas ganaderas con excelente capacidad de observación y sentido práctico han empezado a utilizar este proceso natural para beneficio de su finca y del ambiente. El manejo de la sucesión vegetal es una práctica que se emplea para remplazar la limpieza total e indiscriminada de potreros enrastrojados, para la conservación de plántulas de especies con interés maderable, dendroenergético, forrajero o medicinal. La *desmatona selectiva* en potreros andinos no es más que el proceso de eliminar del potrero las especies pioneras arbustivas no deseables para los productores y dejar aquellas de interés como sietecueros (*Tibouchina lepidota*), encenillo blanco (*Weinmannia pubescens*), helecho arbóreo (*Cyathea* spp.), nigüito (*Miconia* spp.), palma de cera (*Ceroxylon alpinum*) y aliso (*Alnus acuminata*), entre otros. Para que el sistema tenga éxito hay que efectuar podas de formación a los árboles al momento de

la desmatona y a medida que crecen. También hay que realizar entresacas de madera para permitir que los pastos crezcan satisfactoriamente. Con esta acción se recupera la productividad de la pradera y el ganadero obtiene productos como postes, madera, varas delgadas, leña, y el ganado consume frutos y follajes. Por otra parte, se atenúa el impacto del pisoteo sobre el suelo, se reduce la erosión, y la fauna silvestre encuentra nuevas oportunidades para su multiplicación, además de la reducción de costos de mantenimiento y fertilizantes (Galindo & Murgueitio, 2004).

Bancos de forraje con árboles y arbustos

Los bancos de forrajes son cultivos intensivos de plantas arbóreas o arbustivas con alta producción de biomasa de alto contenido proteico. Estos bancos permiten suplementar, estratégicamente, la dieta del ganado de acuerdo con sus etapas productivas usando diferentes especies arbustivas y arbóreas leguminosas y no leguminosas. El matarratón (*Gliricidia sepium*), el nacedero (*Trichanthera gigantea*), la morera (*Morus* spp.), el botón de oro (*Tithonia diversifolia*) y el ramio (*Boehmeria nivea*) son ejemplos de los bancos de proteína más utilizados en zonas cálidas y climas medios en la región andina. La alfalfa (*Medicago sativa*) también puede ser parte de estos bancos de forrajes.

En un banco de forraje de tierra fría donde se asocian varias especies, se espera obtener entre 10 y 20 toneladas de forraje por hectárea cada cuatro meses y así suplementar al menos 12 vacas en producción y sus crías permanentemente. Esta producción puede ser de dos a tres veces mayor en climas medios o cálidos con buena precipitación pluvial. De esta manera se introduce el criterio de *corte y acarreo de forraje* para la suplementación de bovinos, especialmente para aquellos animales de alta producción. El forraje puede alimentar, además de las vacas, a otras especies domésticas como equinos, ovinos, aves y conejos. También algunas de las plantas permiten la asociación con árboles maderables podados o palmas (Galindo & Murgueitio, 2004).

Cercas vivas

La siembra de leñosas perennes como postes para la delimitación de potreros o propiedades es una práctica tradicional en muchas partes de Centro y Suramérica donde se han identificado más de 200 especies utilizadas por los ganaderos (Murgueitio & Ibrahim, 2001). Las cercas vivas consisten en el reemplazo de los postes muertos por árboles o arbustos vivos y genera, entre otros beneficios, el ahorro de dinero en su mantenimiento y reemplazo, evita la tala de árboles con este objetivo, y ocasionalmente provee madera para leña y en el largo plazo madera para la construcción en diferentes usos. Algunas especies pueden ser forrajeras y otras frutales. La mayor parte de los trabajos de investigación se han realizado en regiones tropicales bajas y no se sabe mucho sobre cercas vivas altoandinas con excepción de los eucaliptos.

En experiencias de construcción de cercas vivas en la cordillera Central, se han empleado siete especies de árboles: cuatro nativos de madera fina que son el roble andino (*Quercus humboldtii*), el cedro negro (*Juglans neotropica*), el cedro de altura (*Cedrela montana*) y el arrayán de Manizales (*Lafoensia speciosa*); uno nativo de madera pesada para construcciones rurales, el encenillo (*Weinmannia pubescens*); uno nativo fijador de nitrógeno de rápido crecimiento, el aliso (*Alnus acuminata*); y una especie introducida naturalizada, el urapán (*Fraxinus chinensis*).

Una especie de buen comportamiento para ser aprovechada en cercas vivas es el árbol llamado lechero (*Euphorbia latazi*) porque no es consumida por el ganado. La persistencia de las plantas se logra en más

de 90% de los casos sin necesidad de aplicar riego ni fertilización. Estas bondades convierten al lechero en una excelente opción para ser aprovechada en cercas vivas con bajo costo en lo que respecta al mantenimiento, ya que no se requiere protección contra la acción del ganado, ni aplicación de abonos o plateos(desmalezado en la periferia inmediata de un árbol o arbusto).

Para las zonas altoandinas las especies que más se utilizan son las acacias negra y gris (*Acacia melanoxylon* y *A. decurrens*), varias especies de eucalipto, el ciprés (*Cupressus lusitanicus*) y los pinos, en especial *Pinus patula*. Los protocolos de propagación y crecimiento en viveros son bien conocidos y sólo en los últimos años se empiezan a conocer algunos beneficios ambientales adicionales.

Barreras o cortinas rompevientos

La incidencia de los vientos alisios en la época seca, de julio a septiembre, en las zonas andinas hace deseable la plantación de árboles para disminuir el efecto de las corrientes de aire sobre los pastos, cultivos y sobre los animales, ya que pueden provocar trastornos respiratorios graves en terneros, equinos y ovinos. Las principales especies a utilizar con este propósito son las de más rápido crecimiento como el aliso, eucaliptos (*Eucaliptus globulus* y *E. grandis*), ciprés, pinos, acacia japonesa y acacia negra.

Durante el periodo de establecimiento los árboles deben ser defendidos del ganado y la mejor manera de hacerlo es mediante la construcción de una cerca eléctrica hasta que alcancen una altura que les permita crecer sin peligro de ser dañados por los animales. Es deseable que las cortinas o barreras sean dobles, alternando los sitios de una fila a otra para que sean más efectivas en su papel físico aunque esto signifique mayor inversión.

Cuando la microrregión está expuesta a corrientes de vientos fuertes o permanentes se recomiendan barreras de dos estratos: arbóreo y arbustivo denso. Para el primero los eucaliptos son muy importantes por su rápido crecimiento y arquitectura no ramificada. Para el estrato bajo se utilizan con éxito barreras densas de botón de oro y saúco blanco (*Sambucus peruvianus*). Estas barreras tienen con el tiempo un efecto importante para la diseminación de especies de árboles y arbustos nativos y para la movilidad de la fauna de fragmentos de bosques.

Corredores riparios o ribereños

Los bosques de galería, también conocidos como riparios o ribereños, que se encuentran a lo largo de ríos y drenajes están conformados por una vegetación que usualmente es diferente en términos florísticos y de estructura, con respecto a la vegetación adyacente con la cual está integrada. En los paisajes modificados por las actividades humanas, en especial las ganaderas, los bosques de galería a lo largo de los diferentes ríos se constituyen en corredores, los cuales pueden ser una de las formas más propicias de mejorar la conectividad entre diferentes fragmentos de bosques (Galindo & Murgueitio, 2004).

En muchos lugares los bosques han desaparecido por extracción, fuego o daño del ganado. La protección de bosques de galería es una acción prioritaria en las fincas ganaderas, ya que de ello depende la preservación de las fuentes de agua. Los corredores riparios o ribereños hacen varias contribuciones a la finca y la región porque evitan la erosión de las orillas, reducen los sedimentos en las quebradas y ríos, embellecen el paisaje, y favorecen los flujos de energía para la biota acuática como macroinvertebrados, crustáceos (cangrejos), anfibios (ranas), peces, aves y mamíferos acuáticos (Chará 2003). Si se multiplican en una región y son lo suficientemente anchos en re-

lación con el caudal del curso de agua, pueden evitar el impacto de los desastres como avalanchas e inundaciones.

Lo recomendable es cercar las orillas de microcuencas y ríos para favorecer la regeneración de la vegetación, enriqueciendo estos espacios con especies nativas y adaptadas al clima del lugar. En la flora andina hay especies adaptadas a suelos con mal drenaje o sometidos a inundaciones frecuentes, así como otras que pueden ocupar las zonas aledañas como terraplenes, bancos o vegas de ríos y quebradas.

Protección y enriquecimiento de fuentes de agua

Las mayores fuentes reguladoras del agua en la región andina son los ecosistemas de páramo (3300 – 4500 msnm) y los bosques de niebla. Ambos están fuertemente intervenidos por la ganadería mediante el drenaje, el fuego y la deforestación. La conservación y restauración de estos ecosistemas son prioridades ambientales de carácter nacional y regional.

Pero en las fincas ganaderas por debajo de los páramos y bosques de niebla también hay zonas húmedas de mucha importancia local porque tienen depósitos de agua superficial, subsuperficial, y freática sola o en solución de arcillas saturadas. Pueden ser nacimientos, ojos de agua, pequeñas lagunas, áreas inundables, bofedales o pantanos. Todos son importantes para el ciclo del agua y al mismo tiempo sirven de hábitat para invertebrados, anfibios y plantas especializadas de la flora andina.

El drenaje de los humedales de las tierras altas es una práctica común en todas las ganaderías de clima frío. Esta acción ocasiona la pérdida de las aguas superficiales en los predios y el agotamiento de los acuíferos del subsuelo junto con la pérdida de flora típica asociada a los humedales. Es urgente modificar esta actitud a través de un cambio cultural que combine la zonificación y el cerramiento de estos sitios.

Plancha 9

Sistema silvopastoril en el valle del río Cauca, Colombia. El uso de árboles y arbustos en praderas atenúa el impacto del pisoteo del ganado sobre el suelo, reduce los costos de mantenimiento y fertilizantes y mantiene una oferta de hábitat para la fauna silvestre.

© David Fajardo

Capítulo 10

Ecología de la restauración

Por Carolina Murcia y Juan Pineda

La restauración como una disciplina de crisis

La biología de la conservación ha sido definida como una disciplina de crisis (Soulé, 1985), pues los problemas ya son manifiestos y, al igual que la medicina de las salas de urgencias, requieren acción inmediata. En ese contexto, la restauración ecológica es el ejemplo perfecto de una disciplina de crisis, pues el objetivo es el manejo de situaciones –a veces catastróficas– que requieren acciones urgentes para detener el deterioro y revertir los efectos negativos.

Cuando existe información previa sobre el ecosistema original, por ejemplo sobre sus atributos y su dinámica, la restauración se enfoca en revertir los efectos negativos que ha sufrido el ecosistema, teniendo como punto de referencia su estado previo y natural. En estos casos, que se presentan principalmente en zona templada, ya existen protocolos o metodologías desarrolladas y de efectividad demostrada para revertir estos efectos. En los trópicos, sin embargo, rara vez existe tal conocimiento previo y usualmente las intervenciones no dan tiempo ni oportunidad para primero estudiar cómo es y cómo funciona el ecosistema original y luego diseñar un protocolo de trabajo. De tal forma que las acciones por lo general van dirigidas a recuperar algo que es desconocido y por lo tanto es difícil estimar la probabilidad de éxito. El diseño exitoso de un proyecto de restauración depende en gran parte del conocimiento previo del ecosistema original (o de ecosistemas similares) y representa la aplicación más directa de esa información para resolver problemas de conservación.

Como otras disciplinas de crisis, los proyectos de restauración requieren ingenio, creatividad y a veces arrojo. El objetivo es llevar al ecosistema a un estado particular en el menor tiempo y con el menor costo posibles. Esto implica diseñar mecanismos que acorten ciertos procesos que usualmente toman mucho tiempo, como los procesos de descontaminación y descompactación del suelo, de generación de suelo y de acumulación de materia orgánica y de sucesión secundaria.

Sin embargo, cada caso es único y aún se trata de una disciplina muy joven en la cual, excepto por algunos ecosistemas de zona templada muy sencillos, no hay suficiente

información ni teoría que permita generar protocolos de restauración que sean generalizables. Por lo pronto existen algunos principios muy básicos. El resto queda al ingenio y conocimiento del experto.

La perspectiva de la restauración ecológica como una iniciativa acoplada a las necesidades locales

Los proyectos de restauración ecológica rara vez se llevan a cabo en un vacío sociocultural. Los mismos factores socioculturales que contribuyeron al deterioro del ecosistema son parte del contexto en el cual tienen lugar las labores de restauración. La restauración ecológica es un campo donde convergen expectativas tanto rurales como urbanas en cuanto al estado deseado de los ecosistemas y abre la oportunidad para que se creen sinergias entre las iniciativas de la comunidad científica, la sociedad civil y las comunidades indígenas y campesinas (Clark, 1997). Por lo tanto, un proyecto de restauración por lo general es un proyecto multidisciplinario en el que típicamente se conjugan, como mínimo, la biología, la sociología, la antropología, la economía y la ingeniería.

El primer reto de un programa de restauración es cambiar las prácticas sociales, culturales o económicas que generaron el deterioro. Esto se logra únicamente cuando hay conciencia de que el ecosistema está degradado y que requiere intervención, y las comunidades que tienen responsabilidad en ese deterioro desean un cambio y están dispuestas a colaborar para que se dé ese cambio. De tal forma que con un trabajo participativo y multisectorial es posible crear las condiciones para que todos los estamentos contribuyan y se apropien del proyecto y se enorgullezcan de los resultados. En muchos casos es necesario que el proyecto de restauración contemple el diseño de ecosistemas que estén acoplados a la dinámica de las comunidades humanas, para que al mejorar sus opciones de sustento eliminen aquellas prácticas que ocasionaron el problema en primera instancia. También es posible y deseable que las comunidades vecinas al proyecto contribuyan con sus conocimientos y recursos. De esta forma, un proceso de restauración de ecosistemas puede generar una dinámica educativa que tenga como resultado principal la aparición de una conciencia individual que garantice la viabilidad y mantenimiento a largo plazo del proyecto. *La posibilidad de una verdadera sinergia entre cultura y ecosistemas es especialmente inspiradora para la práctica de la restauración ecológica.*

Definición de restauración ecológica

La restauración ecológica es un proceso dirigido, o por lo menos deliberado, por medio del cual se ejecutan acciones que ayudan a que un ecosistema que ha sido alterado, recupere su estado inicial, o por lo menos llegue a un punto de buena salud, integridad y sostenibilidad (SER[1], 2002). Hay una variedad de definiciones de restauración ecológica que abarcan desde las más amplias hasta las más específicas. Pueden citarse las siguientes:

"Es el acto de restaurar a un estado o posición anterior… o a una condición no deteriorada o perfecta" (Bradshaw, 1997).

"Regresar a un estado anterior u original" (Meffe & Carroll, 1994, tomado de Webster's New Collegiate Dictionary).

"Restauración ecológica es el proceso de ayudar al establecimiento, recuperación (o mejoramiento) de un ecosistema, con respecto a su biodiversidad, procesos ecológicos y estructuras, contexto regional e

1. SER. Society for Ecological Restoration (Sociedad para la Restauración Ecológica).

histórico y prácticas culturales sostenibles" (SER, 2000).

"Restauración ecológica es una actividad intencional, que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema que fue degradado, dañado o destruido completamente, generalmente por actividades humanas" (SER, 2001, definición de trabajo del "Science and Policy Working Group").

La más reciente ha sido acuñada por la Sociedad de Ecología de la Restauración, luego de varios intentos de producir una definición sencilla y amplia (SER, 2002): "la restauración ecológica es el proceso de ayudar a la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido"

Independientemente de la definición, el objetivo último de la restauración ecológica es recuperar las características o atributos del ecosistema que han sido alterados y llevarlo hacia un punto donde las dinámicas internas le permitan mantenerse en el tiempo con el mínimo de intervención posible (plancha 10). Idealmente se busca que el ecosistema regrese a su trayectoria histórica con todo su potencial evolutivo. Es decir, que el ecosistema pueda responder y adaptarse a los cambios ambientales globales manteniendo su integridad ecológica, sin que haya intervenciones adicionales de los humanos. Esto es de vital importancia en este periodo de cambio climático global tan acelerado de las últimas décadas.

¿Restauración ecológica o ecología de la restauración?

Estos son en realidad dos conceptos distintos. La restauración ecológica corresponde a la práctica, mientras que la ecología de la restauración es la ciencia que abarca todo el conocimiento ecológico necesario para hacer la restauración y lo organiza en principios teóricos. Estos, sin embargo, no son los únicos principios que se aplicarían en un proyecto de restauración. También están los aspectos edafológicos, de ingeniería y de otras disciplinas que deben ser aplicados a muchos proyectos de restauración. Debido a la extensión que requiere cada uno de estos componentes, en este capítulo nos referiremos solamente al componente ecológico.

El objetivo fundamental de la ecología de la restauración es construir un cuerpo teórico que permita identificar principios fundamentales y alcanzar un cierto grado de predecibilidad de los resultados de un proyecto. En la medida en que eso se logre podrá considerarse una verdadera ciencia de la restauración. El desarrollo de esta ciencia requiere hacer seguimiento a los proyectos para determinar, en una escala espacial y temporal larga, si el sistema resultante es autosostenible y si cumplió con los objetivos iniciales de una forma consistente y predecible.

Bases conceptuales para la restauración

¿Qué bases conceptuales ecológicas debe manejar un restaurador? A continuación se relacionan algunos conceptos básicos que deben formar parte del portafolio conceptual de cualquier persona dedicada a la restauración ecológica.

Ecosistema. Un ecosistema es el conjunto de los organismos que coexisten en un área y su medio físico (capítulo 1). La restauración de un ecosistema, por lo tanto, implica no sólo recuperar las poblaciones de ciertas especies sino las condiciones del medio físico en las que estas especies se encuentran.

Sucesión ecológica. La sucesión ecológica es el proceso por medio del cual se establece una comunidad en un lugar, luego de una perturbación o de la aparición de un nuevo sitio para colonizar. La sucesión ecológica implica que hay un cambio gradual, a través de una serie de etapas, en la composición de especies. Para hacer restauración ecológica, es fundamental un conocimiento amplio y profundo del proceso de sucesión ecológica (tanto primaria como secundaria) pues en última instancia es el motor

que mueve los cambios en un ecosistema después de una perturbación. Es necesario entender cuáles son los factores que habían detenido la sucesión o desviado el proceso, hasta el momento de la intervención (Ewel, 1987). También es necesario conocer las especies que se establecen en las distintas etapas y los requerimientos ecológicos de las que serán utilizadas para asistir el proceso.

Ecología del suelo. Cuando la perturbación ha sido severa y ha comprometido las condiciones fisicoquímicas del suelo, es necesario hacer una intervención previa que normalice este componente del ecosistema. Mientras no se eliminen problemas como la compactación, pérdida de estabilidad, contaminación, pérdida de nutrientes del suelo o pérdida del horizonte O con su fauna y flora, ningún esfuerzo de restauración tendrá éxito. Por lo tanto, el restaurador debe tener conocimientos básicos de los suelos del lugar y de las condiciones que limitarían el restablecimiento de las especies claves de la zona.

Ecología del paisaje. Ningún proyecto de restauración, por enfocado que esté en un solo ecosistema, tiene lugar aislado del paisaje en el que está inmerso (capítulo 3). Es necesario tener en cuenta el papel que jugará el nuevo ecosistema en la dinámica del paisaje y el efecto que tendrán los parches aledaños sobre el área restaurada. Este efecto puede ser positivo, si los parches aledaños aportan nutrientes o materia orgánica al parche en restauración. Además, si esos parches corresponden a estados sucesionales más avanzados del ecosistema que se quiere restaurar, le pueden aportar propágulos o individuos de especies vegetales y animales. Los parches aledaños también podrían tener un efecto deletéreo si están bajo la influencia de aquel factor que precisamente causó el deterioro del parche en restauración y este factor se propaga de alguna manera, por ejemplo, fuego, semovientes o especies de plantas invasoras y agresivas como el helecho de marrano (*Pteridium* spp.), o extracción de madera no sostenible. Por otro lado, si el parche en restauración está contribuyendo a solucionar un problema ecológico o que afecta a la comunidad humana vecina, las probabilidades de éxito serán mayores.

Cuando el área afectada es extensa, los proyectos de restauración pueden abarcar una escala espacial tal que obliga a involucrar, como mínimo, la heterogeneidad espacial de uno, dos o más ecosistemas. Por lo tanto, es indispensable que haya un conocimiento de la escala espacial a la que variaba el ecosistema o el paisaje originalmente, con el objetivo de poder replicar esa variación.

Ecología de ciclos ecosistémicos. En algunos casos la motivación para emprender un proyecto de restauración es la de restaurar un ciclo ecosistémico (por ejemplo, agua, nitrógeno, carbono). En estos casos se requiere un profundo conocimiento de cómo funcionaba el ciclo antes de la perturbación, cómo ha sido afectado por la perturbación y cuáles son los elementos críticos que se deben restaurar primero para recuperar el sistema.

Tipos de actividades asociadas a la restauración: la importancia de los puntos de partida y referencia

La literatura sobre restauración contiene una diversidad de términos como: restauración, recuperación, rehabilitación o re-creación (entre otros), que en primera instancia parecen sinónimos. Sin embargo, en este contexto no lo son y llevan intrínsecos unos conceptos fundamentales de la restauración ecológica. Por lo tanto, es importante ser precisos en el lenguaje que se utiliza.

Las palabras definen y guían nuestro pensamiento (Bradshaw, 1997). A diferencia del lenguaje cotidiano, en la ciencia y la tecnología cada palabra tiene un significado preciso. Muchas palabras, que son sinónimos en el lenguaje común, en ciencia pueden significar cosas distintas; por ejemplo, "Moisés fue salvado/rescatado de las aguas".

En el lenguaje común, salvar y rescatar pueden usarse como sinónimos. Sin embargo, en informática tienen implicaciones muy diferentes. Salvar significa grabar datos en memoria digital, mientras que rescatar significa recuperar datos de un medio.

En la disciplina de la restauración ecológica, la precisión en el lenguaje es imperativa, pero no debe convertirse en una camisa de fuerza ni en un impedimento para realizar proyectos de restauración. Actualmente hay una diversidad de términos que tienen distintos significados y que representan situaciones distintas. Sin embargo, y en buena parte porque es un campo muy nuevo, aún hay inconsistencias entre los autores y no hay definiciones oficiales o por lo menos de amplia utilización, de forma que hay algo de confusión con los términos.

Las cosas se complican un poco más al traducir al español, pues en algunos casos no hay palabras que correspondan exactamente en los dos idiomas. El recuadro 10.1 presenta una comparación de estos términos y algunas de las definiciones que se han publicado. Esta diversidad de términos y sus definiciones, que no siempre coinciden entre autores, reflejan varias cosas:

1. El grado de complejidad y el espectro de diversidad de actividades que pueden ser consideradas en propiedad, o marginalmente, acciones de restauración.

Recuadro 10.1

Comparación de definiciones de restauración provenientes de varias fuentes

Término	Bradshaw 1997	Meffe & Carroll 1994, reinterpretado del Webster's New Collegiate Dictionary	SER, 2002	Dicc Real Acad Esp. **Oxford English Dictionary
Restoration **Restauración**	"El acto de restaurar a un estado anterior o posición, o a una condición no dañada o perfecta".	"Regresar a un estado anterior u original".		"Volver a poner una persona o cosa en el estado en que estaba".
Rehabilitation **Rehabilitación**	"La acción de restaurar una cosa a una condición o estado anterior" –no hay implicación de perfección– es cualquier mejora.	"Intento de devolver elementos de estructura y función a un sistema ecológico, sin que necesariamente se trate de completar la restauración hasta una condición anterior preestablecida".	"Enfatiza la reparación de procesos ecosistémicos, productividad y servicios".	"Habilitar o restituir una cosa o persona a su estado o condición perdidas".

Sigue

Continúa

Término	Bradshaw 1997	Meffe & Carroll 1994, reinterpretado del Webster's New Collegiate Dictionary	SER, 2002	Dicc Real Acad Esp. **Oxford English Dictionary
Reclamation **Reclamación**	"Hacer una tierra apta para cultivo"; no hay implicación de regresar a un estado original.	"Trabajo 'rehabilitativo' que se le hace a los sitios más severamente degradados, tales como tierras perturbadas por minería de cielo abierto o construcción a gran escala".	"Los principales objetivos de la reclamación incluyen la estabilización del terreno, aseguramiento de la seguridad pública, mejoramiento estético y usualmente el retorno de la tierra a lo que se consideraría un propósito útil, dentro del contexto regional".	"Impugnación o protesta que se hace contra una cosa" (derecho).
Replacement **Reemplazo**	"Dar o conseguir un sustituto o algo equivalente en lugar de otra cosa".			"Sustituir una cosa por otra".
Remediation **Remediación**	"El acto de rectificar o enmendar".			"Poner remedio o arreglar una cosa que ha sufrido un daño o un mal".

Sigue

Continúa

Término	Bradshaw 1997	Meffe & Carroll 1994, reinterpretado del Webster's New Collegiate Dictionary	SER, 2002	Dicc Real Acad Esp. **Oxford English Dictionary
Re-creation **Re-creación**		"intento(s) de reconstruir un ecosistema completo, en un sitio tan severamente perturbado que no queda virtualmente nada para restaurar. El nuevo sistema puede ser, o bien diseñado a partir de un sistema ubicado por fuera de la distribución histórica del sistema, o bien establecido en condiciones distintas a aquellas en las que existió naturalmente".		"Producir de nuevo una cosa".
Enhancement **Mejoramiento**	"Establecimiento de un ecosistema alternativo" –expresión usada en Estados Unidos.			"Aumentar en grado; incrementar en valor". **"Hacer que una cosa sea mejor de lo que era".
Mitigation **Mitigación**	"Apaciguar o moderar la maldad de algo".		"Acción con la intención de compensar un daño ambiental".	"Hacer un dolor o una molestia más soportable".

Sigue

Continúa

Término	Bradshaw 1997	Meffe & Carroll 1994, reinterpretado del Webster's New Collegiate Dictionary	SER, 2002	Dicc Real Acad Esp. **Oxford English Dictionary
Ecological Recovery **Recuperación Ecológica**		"Dejar solo al sistema con la expectativa general de que recuperará unos atributos deseables a través de la sucesión natural".		

En la primera columna aparece cada término en inglés y en negrita su correspondiente en español.

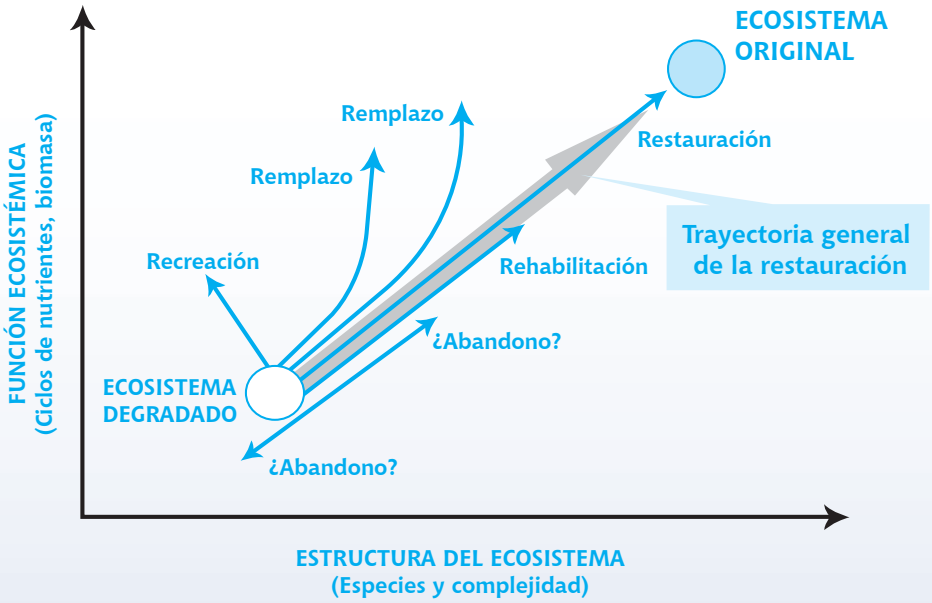
2. La influencia de distintas aproximaciones que convergen en esta disciplina, tales como planeación urbana, ingeniería civil, ingeniería sanitaria, ingeniería ambiental, ecología o biología de la conservación.
3. Los intereses que en el fondo motivan las acciones de restauración, por ejemplo: (a) la conservación de la biodiversidad, la cual tiene distintos grados de purismo, desde el objetivo de recuperar el sistema exactamente a un estado de preperturbación humana hasta el de llegar a un estado funcional que incorpore a los humanos como parte integral del sistema, (b) la recuperación de servicios ambientales, (c) la recuperación de actividades humanas ancestrales y (d) la recuperación de fertilidad y capacidad productiva.

Este panorama de tres gradientes contrasta con la visión estereotipada de la disciplina que considera sólo dos polos de una dicotomía entre los proyectos orientados por la ciencia y aquellos originados en la planeación urbana, como por ejemplo los proyectos urbanos con fines recreativos o estéticos (Clark, 1997). Esta dicotomía aparente es producto de dos escuelas importantes en el desarrollo de esta disciplina. Por una parte está la escuela norteamericano-australiana, que busca revertir los efectos de las actividades humanas recientes y recuperar los ecosistemas a su estado original. En la mayoría de los casos hay buena o excelente información sobre lo que era el estado original. Por otra parte está la escuela europea, que busca mejorar ambientalmente un lugar pero carece de la información sobre el estado original del ecosistema que ahí existía antes de que fuera destruido, pues usualmente esa destrucción tuvo lugar muchos siglos antes de que existiera la ecología como disciplina.

Todos los términos que se han mencionado hasta ahora, sin embargo, tienen dos puntos en común: un punto de partida y un punto de referencia, es decir, un ideal al que se quiere llegar (figura 10.1). El *punto de partida* es el estado en el cual se encuentra actualmente el ecosistema, antes de iniciar la restauración. El *punto de referencia* es el estado ideal al cual se espera que eventualmente llegue el ecosistema.

Figura 10.1

Distintos tipos de proyectos de restauración según el grado en el cual el ecosistema restaurado se aproxime al ecosistema original



En este caso y por simplicidad, tanto el punto de partida como el ecosistema original se definen con base en dos ejes sintéticos: función y estructura del ecosistema (modificado de Bradshaw, 1987).

El punto de referencia puede ser:

a. *El ecosistema original*, que puede ser modelado a partir de:
   - **i.** Conocimiento previo sobre el ecosistema desaparecido, el cual presupone que de no haber sido perturbado, sus atributos actuales serían iguales a los de aquella época.
   - **ii.** Conocimiento de ecosistemas naturales no perturbados y adyacentes al proyecto, lo cual presupone que esta zona era igual originalmente a los ecosistemas aledaños y si no hubiera sido perturbada hubiera cambiado de forma paralela.
   - **iii.** Conocimiento de ecosistemas naturales no perturbados, que existen en un lugar equivalente ecológicamente (suelos y clima) al que se quiere restaurar.

b. *Un ecosistema con algunas propiedades del original.* Este se puede modelar a partir de un ecosistema que es:
   - **i.** Similar al original, pero que no contiene todos sus atributos. Por ejemplo, un bosque que contiene la biomasa, composición y estructura de la vegetación original, pero sin algunos grupos de animales.
   - **ii.** Distinto al original en composición y fisonomía, pero con algunos atributos ecológicos del original. Por ejemplo, un humedal que reproduce los procesos hidrológicos del original,

pero con otras especies de plantas o de peces.

c. *Un ecosistema completamente distinto* tanto en composición como en procesos ecológicos, pero que cumple con una función deseable; por ejemplo, un ecosistema construido con especies foráneas sobre un basurero municipal o una mina de cielo abierto que cumple la función de recuperar estética y sanitariamente un paisaje.

La motivación de seleccionar el punto de referencia no es siempre ecológica, o basada en la preocupación por la biodiversidad del ecosistema o regional. Con frecuencia esta decisión obedece a razones menos ecológicas y más prácticas. Por un lado, depende en gran parte de las probabilidades de éxito de restaurar completamente el ecosistema, pues a mayor grado de deterioro menor es la probabilidad de lograr la restauración de todos los atributos y mayor el costo económico del proyecto. Por otro lado, también juega un papel importante la motivación de los interesados en el proyecto, que usualmente son la comunidad, el gobierno y los donantes o financiadores del proyecto. En muchos casos la motivación es simplemente la de resolver un problema ambiental de contaminación de agua o aire, de surtido de agua o de estabilización de taludes. En otros casos se busca resolver un problema de carácter estético.

Con frecuencia no es fácil seleccionar el punto de referencia apropiado. Esto puede ocurrir, por ejemplo, cuando se busca restaurar el ecosistema a un estado anterior pero ese estado ha cambiado significativamente en el tiempo debido a que es muy dinámico. En otros casos se busca restaurar un ecosistema que ha sido producto de prácticas culturales de las comunidades humanas que lo ocupaban y en estos casos, además de reproducir las condiciones ecológicas de ese ecosistema hay que reconstruir las prácticas de manejo que solían mantenerlo.

En los trópicos un ecosistema boscoso puede tomar ocho a diez décadas antes de manifestar todas las características de un bosque maduro. Al momento de escoger un punto de referencia es indispensable tener en cuenta que para cuando el ecosistema en restauración llegue a su estado maduro, el punto de referencia seleccionado hoy puede haber cambiado de forma natural en respuesta a procesos naturales o de gran escala como el cambio climático global, de modo que al final los dos ecosistemas no son iguales. Por este motivo, el proceso de selección del punto de referencia puede ser tan complejo como apuntarle a un blanco móvil (Bradshaw, 1987).

Criterios para identificar necesidades de restauración a escala del paisaje

La restauración puede ser utilizada para revertir procesos negativos a escala del paisaje, asociados con la pérdida de cobertura de un ecosistema o la fragmentación (capítulo 6). Así, la restauración puede servir para incrementar la cobertura de un ecosistema, mitigar los efectos de borde o restablecer la conectividad entre remanentes del ecosistema original.

La cobertura de un ecosistema puede aumentarse a través de la restauración pasiva, es decir, permitiendo la regeneración natural, o sembrando especies nativas en una proporción similar a la que uno encontraría en un ecosistema natural. Este tipo de restauración debe tener como referente la vegetación original del lugar y depende en gran parte de la presencia de remanentes de vegetación relativamente intactos y cercanos. Para aumentar sus probabilidades de éxito, la restauración tendría lugar preferentemente en la periferia de los fragmentos o en su vecindad inmediata. El aumento de cobertura original puede servir para los siguientes propósitos:

- aumentar la representatividad de un ecosistema en el paisaje;
- garantizar la supervivencia del ecosistema a la luz de su régimen de perturbaciones naturales;
- garantizar la supervivencia de una o varias especies de interés que requieren mayores extensiones de hábitat.

La restauración también permite mitigar los efectos de borde, cuando se usa para establecer zonas de amortiguación alrededor de los fragmentos. Estas zonas de amortiguación consisten en bandas de vegetación que pueden ser iguales o diferentes al ecosistema original y que reducen el impacto de la matriz sobre los fragmentos. Idealmente, la cobertura vegetal que constituye una zona de amortiguación debe ser tan similar como sea posible a la vegetación sucesional del ecosistema original. Los efectos de borde pueden tener lugar tanto a escala de un pequeño fragmento, como a escala de un parque nacional. El concepto de la zona de amortiguación se aplica a ambas escalas espaciales.

Finalmente, es posible restablecer la conectividad de un ecosistema en el paisaje a través de la restauración (capítulo 3). Esta conectividad puede ser de dos tipos: estructural y funcional. La conectividad estructural consiste en restablecer la conexión física entre dos fragmentos a través de un corredor de vegetación similar a la de los parches que se quiere conectar. La efectividad del corredor depende de sus características (anchura, longitud y tipo de vegetación) y se determina como la probabilidad de movimiento de un organismo desde un fragmento al otro. La máxima efectividad se logra cuando el corredor está constituido por un hábitat igual o muy similar al ecosistema de los fragmentos, y cuando el corredor es ancho y corto.

La conectividad funcional consiste en conectar dos fragmentos por medio de un ecosistema distinto al ecosistema original o a cualquiera de sus estadios sucesionales, pero que permite el movimiento de algunas especies. Este ecosistema intermedio puede ser un agroecosistema, una plantación o un sistema agroforestal. Este tipo de conexión es la mejor opción para paisajes de uso múltiple en los que se entremezclan distintos usos del suelo, incluyendo conservación y producción. Los ecosistemas más apropiados para lograr una conectividad funcional son aquellos que se asemejan al máximo en estructura al ecosistema que se quiere conectar y los que tienen un carácter permanente. En contraste, aquellos ecosistemas que están sujetos a cambios estructurales significativos periódicamente (por ejemplo tala o cosecha de toda la vegetación), o que difieren significativamente en estructura, tienen menor éxito como conectores. En ese sentido, las plantaciones forestales podrían constituir buenos conectores funcionales, pero únicamente si son manejados de manera que la cosecha nunca interrumpa la conexión entre los fragmentos.

Qué implica un proceso de restauración ecológica

Un proyecto de restauración es complejo pues contempla varios escenarios de diferente índole como son los científicos, financieros, ecológicos y sociales. Del buen acople de estos elementos dependerá el buen resultado del proyecto. Además los proyectos de restauración necesitan como primer ingrediente una gran dosis de paciencia, pues la recuperación de un ecosistema tarda varios años o quizás décadas. Los proyectos inmediatistas no están en sintonía con iniciativas de restauración.

Otro elemento fundamental en un proyecto de restauración es el ecosistema de referencia y el plan de evaluación y monitoreo del proceso. El ecosistema de referencia es aquel ecosistema al que se quiere llegar una vez concluido el proceso de restauración. Este puede ser un ecosistema aledaño pero en buen estado de conservación, un referente histórico con fuentes

orales o escritas de lo que fue el ecosistema, una recopilación de datos previos a la perturbación o una combinación de todos estos elementos. En este caso, donde el ecosistema de referencia no existe en el espacio, mientras más completa sea la descripción, más elementos y ayudas aportará en el proceso de restauración. La Sociedad para la Restauración Ecológica (SER) ha listado algunos de los elementos que pueden ayudar a definir el ecosistema de referencia:

- Descripciones ecológicas, listados de especies y mapas del ecosistema antes de ser perturbado.
- Fotografías aéreas y terrestres del pasado y el presente del lugar.
- Remanentes del ecosistema que pueden indicar condiciones físicas y biológicas.
- Descripciones ecológicas y listados de especies de ecosistemas similares no perturbados.
- Especímenes de herbario y museo de las especies que se quieran recuperar.
- Referencias históricas y referencias orales de personas que hayan conocido el sitio antes de ser perturbado.
- Evidencia paleoecológica, es decir registros de las especies que habitaron antiguamente en el lugar, por ejemplo: polen fosilizado, registros de carbón vegetal o fósiles de invertebrados o vertebrados.

Los proyectos de restauración también requieren un plan de monitoreo y evaluación (capítulo 14) cuya función es determinar cómo va el ecosistema respecto a la referencia. Existen tres principales formas de monitorear y evaluar el proceso de restauración: comparación directa, evaluación de atributos y evaluación de trayectorias.

En la comparación directa se seleccionan ciertos parámetros que reflejen la buena salud del ecosistema y se comparan con el ecosistema de referencia. La selección de estos parámetros debe ser cuidadosa y requiere de experiencia y conocimiento del ecosistema en cuestión.

La evaluación de atributos se enfoca en aquellos atributos que garantizan una dinámica que le permita al ecosistema automantenerse en el tiempo sin ayudas externas. Estos atributos serán listados más adelante cuando se expongan las características de un ecosistema restaurado.

La evaluación de trayectorias es una herramienta aún en desarrollo y consiste en tomar una gran cantidad de datos del ecosistema en proceso de restauración con el objetivo de ver qué tendencias tiene y determinar la probabilidad de que se esté acercando o no al ecosistema de referencia.

¿Cuándo se ha restaurado un ecosistema?

Aunque los ecosistemas restaurados siempre continuarán cambiando, como cambia naturalmente cualquier otro ecosistema, hay un punto en el camino de la recuperación en el que se puede decir que el ecosistema está restaurado. Este punto no es fácil de determinar con exactitud porque no es un estado totalmente definido. Sin embargo hay ciertos criterios generales que podrían sugerir la finalización del proceso.

Un ecosistema está restaurado cuando sus recursos bióticos y abióticos le permitan automantenerse tanto estructural como funcionalmente. Este ecosistema es capaz de tolerar la gama de perturbaciones normales que hace parte del ambiente y es capaz de interactuar con otros ecosistemas aledaños a través del intercambio de materia y energía y responde a las condiciones culturales y sociales que lo rodean. En la siguiente lista se presenta una base sobre la cual evaluar si un ecosistema ya está restaurado o no:

- Si tiene el ensamblaje característico de especies que compone el ecosistema de referencia y tiene una adecuada estructura de la comunidad.
- Si tiene especies nativas en la mayor proporción posible.

- Si tiene todos los grupos funcionales (carnívoros, productores, etc.) necesarios para que el ecosistema se siga desarrollando.
- Si presenta un ambiente físico capaz de sostener poblaciones reproductivas de todas las especies necesarias para su automantenimiento.
- Si tiene una apariencia saludable en su función y estructura y no presenta signos de desequilibrios ecológicos.
- Si está armónicamente integrado a una matriz de ecosistemas o paisaje con los cuales interactúa.
- Si no tiene en sus alrededores factores que representen una amenaza para su salud e integridad, o por lo menos estos factores están reducidos a su mínima expresión.
- Si es capaz de soportar los periodos normales de estrés del ambiente local, los cuales sirven para mantener la integridad del ecosistema y del paisaje.
- Si se puede automantener en todos los aspectos que representen su integridad y tiene el potencial para perdurar indefinidamente bajo las apropiadas condiciones ambientales.

Como en todos los ecosistemas, pueden darse cambios en la estructura, en la composición e incluso en algunos procesos; sin embargo, en un ecosistema restaurado existe el potencial para que todo el material biótico evolucione y se adapte cuando las condiciones ambientales cambien.

Técnicas utilizadas en la restauración

Existe ya un arsenal de técnicas aplicadas a la restauración, la mayoría de las cuales han sido desarrolladas y refinadas en ecosistemas de zona templada. Debido a las marcadas diferencias entre los ecosistemas de zona templada y los tropicales, no todas las técnicas son apropiadas para bajas latitudes y ecosistemas complejos. Sin embargo, hay unos principios básicos que se aplicarían a cualquier ecosistema.

1. Corrección de características físicas del suelo.
   a. *Restablecimiento de los perfiles de suelo.* En proyectos de minería de cielo abierto o cualquier otro que involucre excavaciones, en los cuales se retiran varios horizontes del suelo hasta llegar al yacimiento, con frecuencia se permitía la mezcla de las capas de suelo. Actualmente, se trata de forma preventiva y se apilan separadamente las capas. Al final del proyecto minero o de excavación, se redistribuyen con *bulldozer* las distintas capas de acuerdo con su estratificación original.
   b. *Compactación.* Este es uno de los problemas más complicados de manejar pues para descompactar el suelo por lo general es necesario arar o procesar el suelo con maquinaria pesada. Esto tiene el doble problema de que se pueden mezclar los horizontes y dañar la textura que determina el drenaje y que la misma maquinaria pesada que se usa para hacer el trabajo puede compactar las capas más profundas del suelo por su peso.
   c. *Drenaje y nivel freático.* Para recuperar el drenaje superficial del suelo se utilizan técnicas desarrolladas y probadas por agricultores bien sea para secar el suelo o para crear estanques o elevar el nivel freático.
   d. *Estabilización del talud.* La ingeniería civil tiene toda una subdisciplina dedicada a este tema. Por lo general estas técnicas van desde soluciones artesanales consistentes en apilar costales con material para contener la erosión, hasta la construcción de muros de contención con instalación de anclajes en la roca subyacente.
2. Corrección de condiciones químicas del suelo.

a. *Nutrientes.* Dependiendo del grado de deterioro, se utilizan desde soluciones artesanales como adición de sedimentos de aguas residuales no tóxicas o materia orgánica de desecho (basura orgánica), hasta la aplicación a gran escala de correctores de pH y macro y micronutrientes. Por lo general se adaptan las técnicas desarrolladas por los agrónomos, para las condiciones particulares de nutrientes de los bosques tropicales.

b. *Contaminación.* Existe toda una disciplina creciente que está desarrollando técnicas de descontaminación que varían desde la fitorremediación (uso de plantas para extraer los contaminantes) hasta el lavado (aplicación en exceso de agua para diluir los químicos) o la aplicación de químicos que contrarresten o absorban los contaminantes.

3. Aceleración de la sucesión secundaria.

a. *Eliminación de vegetación que detiene la sucesión.* Esta se realiza aplicando herbicidas (e.g., glifosato o Round Up®), desyerbando manualmente o podando la vegetación con maquinaria o con rumiantes, o sembrando plántulas de arbustos de rápido crecimiento en pequeños claritos (platos) dentro de la vegetación a remplazarse.

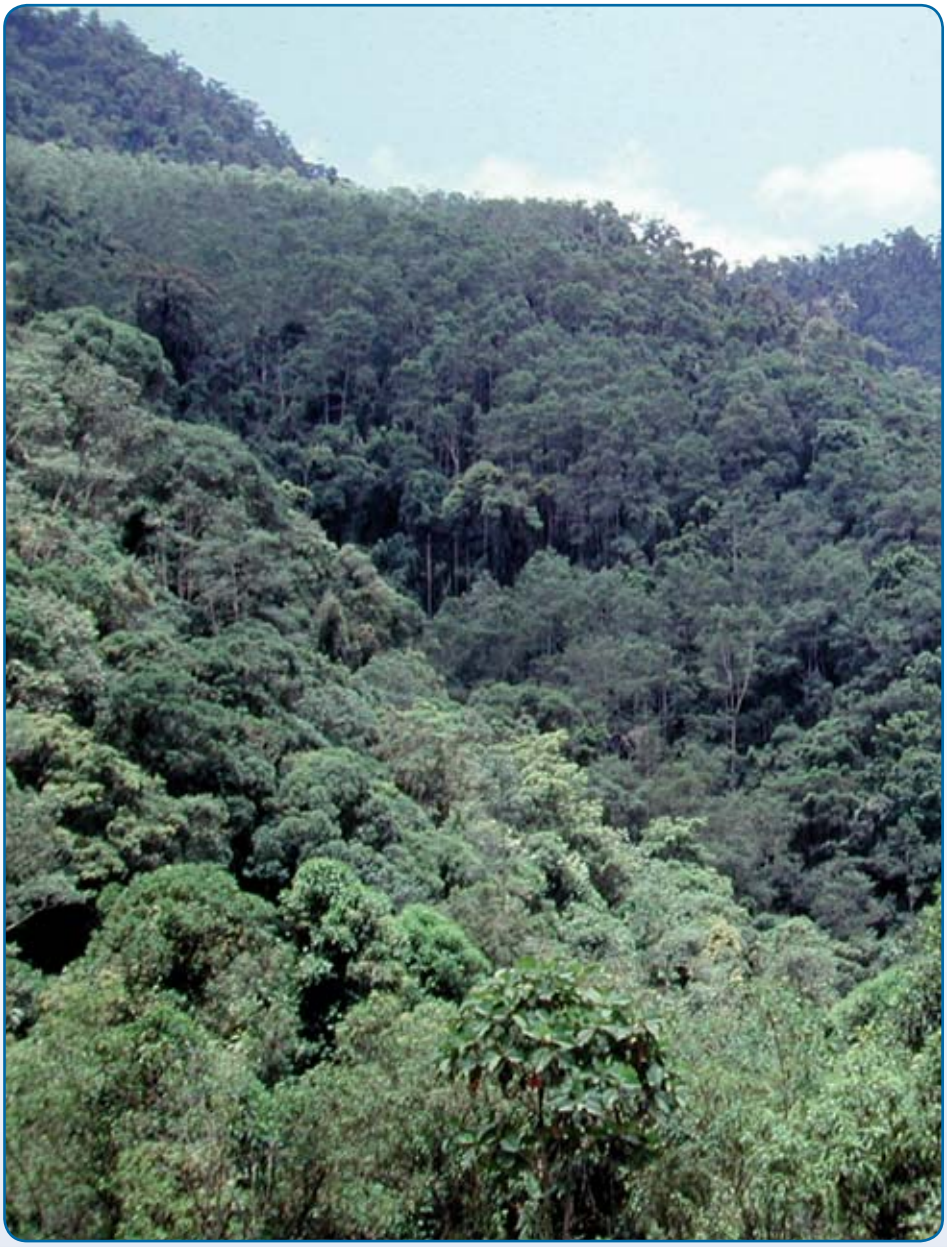
b. *Lluvia de semillas.* En la zona templada del norte ya están disponibles mezclas de semillas desarrolladas para recuperar ecosistemas específicos en zonas específicas de Estados Unidos y Canadá. Esas semillas se aplican al voleo en seco, asperjadas en un medio acuoso enriquecido o por siembra con equipos mecánicos que hacen una depresión en el suelo y las entierran un poco. En Colombia se ha ensayado la dispersión de semillas al voleo o arrojadas desde un helicóptero, con resultados bastante variables. Una técnica más sencilla, consiste en plantar perchas para aves en las áreas a restaurar. El éxito de este método depende en buena parte de que existan fuentes de semillas aledañas. En Costa Rica, Janzen utilizó con éxito caballos alimentados con frutos de unas pocas especies de árboles, que se dejaban deambular por la zona para que depositaran las semillas. Para estimular sus movimientos se les proveía de forraje mezclado con semillas en estaciones de alimentación ubicadas a lo largo de la zona en restauración.

c. *Siembra de plántulas.* Al sembrar plántulas se espera que se acelere el proceso de sucesión pues se desarrolla una cobertura de arbustos y arbolitos en menor tiempo y además se puede eliminar por sombrío las gramíneas, que son uno de los factores limitantes de la sucesión. Sin embargo, no siempre se obtiene el resultado esperado. Aún no hay experiencias exitosas bien documentadas. En teoría, el éxito dependería de la mezcla de especies seleccionada, la distribución espacial de las plantas y la proporción de individuos de las especies.

4. Corrección de fallas en la composición de especies (enriquecimiento). Esto generalmente corresponde a etapas tardías de los proyectos, en los que se busca recuperar la composición de especies o asegurar el establecimiento de alguna especie clave o de interés. Se utilizan técnicas de reintroducción de animales (previo análisis de disponibilidad de recursos para el animal), o siembra de plántulas de especies vegetales de interés.

5. Corrección de problemas en procesos ecológicos. Este es territorio incógnito. Poco o nada se sabe de hasta dónde es posible restaurar un proceso ecológico y cómo lograrlo. Esto requiere conocimientos muy profundos de la ecología de un sistema.

Plancha 10



Bosques restaurados en el Parque Regional Natural Ucumarí. La vegetación homogénea en la parte central de la foto son bosques plantados de aliso (*Alnus acuminata*). Los alisales son menos diversos que la sucesión secundaria (Murcia 1997), pero bajo ciertas circunstancias ayudan a recuperar rápidamente algunas funciones ecológicas y pueden proveer hábitat para especies amenazadas (Kattan & Beltrán 2002).

© Gustavo Kattan

Capítulo 11

Especies focales

Por Gustavo Kattan, Luis Germán Naranjo y Vladimir Rojas

La planificación efectiva de la conservación requiere una clara definición de los objetos de conservación, es decir, de los componentes de la biodiversidad que se quiere conservar. El objetivo último de un programa de conservación regional es conservar una muestra representativa de toda la variedad de ecosistemas, especies y genes de una región. Sin embargo, éste es un objetivo muy amplio que es difícil, si no imposible, de definir, caracterizar y evaluar, por los vacíos de información referente a inventarios básicos y distribución geográfica de especies –en particular en grupos taxonómicos poco conocidos– y con mayor razón en lo referente a la variabilidad genética entre poblaciones. Aun en grupos taxonómicos bien conocidos, es impráctico pretender enfocar acciones en todas y cada una de las especies. Por lo tanto, se han propuesto algunas aproximaciones a este problema basadas en el concepto de sustitutos: identificar objetos de conservación que es posible definir con (relativa) precisión, caracterizar y evaluar, y que al conservarlos, se está (hipotéticamente) conservando otros componentes desconocidos de la biodiversidad.

Existe una variedad de términos que califican bajo el concepto de sustitutos de conservación. Algunos sustitutos se basan en el concepto de la sombrilla: al conservar un ecosistema completo, se supone que se están conservando todas las especies que lo componen (capítulo 13). De manera análoga, una especie sombrilla es aquella que requiere grandes áreas, de manera que al conservar una población, se estarían conservando todas las especies (desconocidas) que son cobijadas por esta área. En la planificación ecorregional, The Nature Conservancy (Groves *et al.*, 2000) aplica una estrategia de "filtro grueso – filtro fino" para la definición de objetos de conservación. El filtro grueso consiste en identificar ecosistemas estratégicos y conservar áreas suficientes para garantizar su viabilidad; esto supuestamente protegería poblaciones viables de todas las especies que componen el ecosistema, al igual que sus interacciones. Sin embargo, muchas especies de interés podrían "filtrarse" por este sistema y no quedar protegidas (por ejemplo, porque sus poblaciones están localizadas por fuera de los ecosistemas estratégicos o de las áreas seleccionadas como prioritarias por otros criterios), por lo que se aplica un filtro fino que consiste en identificar estas *especies focales* y dirigir acciones específicas a conservar sus poblaciones.

Con frecuencia se ha usado el concepto de especie focal como herramienta para la planificación de la conservación (ver definición del WWF bajo "especies focales" más adelante), pero hay controversia relacionada con la falta de claridad en la definición y qué tan práctico es el concepto (Lindenmayer *et al.*, 2002). El objetivo del presente capítulo es revisar el concepto de especie focal y otros conceptos relacionados, con el propósito de aclarar su significado y potencial aplicación a ejercicios de planificación y conservación. Los términos que se relacionan entre sí y que pueden ser confundidos, que se encuentran en la literatura de conservación son los siguientes (entre paréntesis el término equivalente en inglés):

- Especie focal (*focal species*)
- Especie objetivo (*target species*)
- Especie sombrilla (*umbrella species*)
- Especie bandera (*flagship species*)
- Especie piedrangular o "clave"[1] (*keystone species*)
- Especie indicadora (*indicator species*)
- Especie del paisaje (*landscape species*)

En términos generales una especie focal es simplemente aquella en la que se concentra o "enfoca" la atención, con dos propósitos: (1) servir como especie sustituta, bien sea para la planificación o para el monitoreo y manejo, y (2) como objeto de conservación *per se*. En ambos casos, en muchas circunstancias aplica el concepto de "indicador". Feinsinger (2003) aplica el término "especie objetivo" ("target") a las especies (o grupos de especies) que se seleccionan como focos de trabajo (para evaluar una situación) y las distingue de las especies indicadoras. Caro & O'Doherty (1999) y Simberloff (1998) definen y discuten algunos de estos términos y la discusión que sigue se basa principalmente en estas dos referencias.

Especie bandera

Es una especie que puede ser usada como símbolo, insignia o estandarte para adelantar una campaña de conservación. Por lo general es una especie carismática y distintiva (fácil de reconocer), generalmente un vertebrado "superior" (un mamífero o un ave), que puede usarse para inspirar sentimientos de simpatía y apoyo en el público (se prestan para hacer afiches y calendarios en color)[2]. El interés del público puede estimularse porque la especie inspira admiración y respeto (depredadores como el tigre o el jaguar, que a pesar de ser animales temidos son imponentes y apreciados estéticamente[3]), aprecio y "ternura" (el síndrome del "osito de peluche": panda, oso de anteojos; plancha 11), o un sentido de pertenencia (lora de la isla caribeña de St. Lucia). El apoyo del público a su vez es una vía para obtener compromiso político y financiación.

La amenaza o vulnerabilidad de la especie es con frecuencia un criterio para su selección (panda, lora), y por lo tanto las especies banderas son más frecuentemente usadas como objetos *per se* (con fuertes componentes de conservación *ex situ:* cóndor de California, cóndor andino, panda) y no como sustitutos para conservar otras especies, aunque su impacto como "embajadores de la naturaleza" sirve para generar una actitud favorable hacia la conservación en el público en general (como símbolo para el

1. El uso del término "clave" puede dar lugar a confusión, pues cualquier especie puede ser considerada clave para algún proceso o en algún lugar – por cualquier motivo.
2. Algunos invertebrados como las mariposas y algunas plantas, particularmente las orquídeas, pueden tener valor como banderas de conservación (Feinsinger 2003).
3. Pero valdría la pena considerar la diferencia en percepción entre el público urbano o que vive alejado de la influencia del animal, y los habitantes rurales que pueden verse directamente afectados, incluso amenazados en su propia vida.

trabajo de toda una institución como WWF). En algunos casos, como el de la "pantera" (puma) de La Florida (*Felis concolor coryi*), se ha usado para generar apoyo para programas de conservación más amplios que buscan preservar el hábitat de ésta y otras especies (es decir, como sombrilla; Simberloff, 1998).

Simberloff (1998) ha planteado las siguientes críticas: estas especies no necesariamente son buenas indicadoras o sombrillas; su conservación puede ser muy costosa y no necesariamente exitosa (puma de La Florida); las necesidades de manejo de dos especies bandera pueden entrar en conflicto.

Sin embargo, hay casos en los que se han obtenido logros importantes en conservación usando una especie bandera (por ejemplo, la lora de St. Lucia; ver Mesa Redonda Panamericana – Minutes of the III Roundtable en: http://www.alianzaves.net).

Especie sombrilla

El concepto de especie sombrilla se usa más en el contexto de la planificación y el manejo: al tener grandes requerimientos de área, se supone que esta especie encapsula las necesidades de hábitat de otras especies (o ecosistemas completos). Al ser la especie que tiene los requerimientos de área más altos de una región, todas las especies que abarca tendrían poblaciones viables, además de que preservaría los procesos ecológicos del ecosistema. Por ejemplo, cada pareja del búho manchado norteño (*Strix occidentalis caurina*) requiere aproximadamente 800 ha de bosque maduro, por lo que para mantener una población se requieren varios miles de hectáreas. En este caso la especie también es objeto *per se* (Simberloff, 1998). Wilcox (1984) expresó el concepto de la siguiente manera: "para proveer una sombrilla protectora, seleccione una especie objetivo (*target*) tal que su requerimiento mínimo de área sea al menos tan comprensivo como el resto de la comunidad".

Al pensar en especies sombrilla, es importante tener en mente que el objetivo es mantener una *población viable* de la especie (capítulo 2), suponiendo que éste es el proceso ecológico que más área requiere y, por lo tanto, todos los demás procesos ecológicos –o al menos la mayoría– que funcionan a escalas espaciales menores quedarían incluidos. Por lo tanto, es importante tener en cuenta los requerimientos de espacio de los individuos y de la población (Kattan & Murcia, 2003). Un factor importante en la determinación de los requerimientos de espacio de muchos animales es el sistema social de la especie. Por ejemplo, en una especie territorial, es necesario tener en cuenta el área necesaria para abarcar un cierto número de territorios que permitan tener una población viable (ver por ejemplo la determinación de densidades y tamaños poblacionales para *Grallaria* spp. en Kattan & Beltrán, 2002); al determinar las densidades poblacionales de especies territoriales también es importante tener en cuenta los individuos flotantes.

El uso del concepto de especies sombrilla siempre se ha restringido a animales, pero sería interesante explorar el concepto de una especie de árbol como sombrilla. Por ejemplo, ¿cuánta área se necesitaría para mantener una población viable de un árbol con bajas densidades de población y que requiera polinizadores que funcionan a gran escala? ¿Qué proporción de la comunidad ecológica quedaría incluida?

El concepto de especie sombrilla ha sido criticado por varios motivos: (1) raramente se ha evaluado el efecto sombrilla y por lo tanto no se tiene una comprobación empírica de su eficacia. (2) No se tiene en cuenta la estructura interna del área (tipos de hábitat, geometría de parches, configuración espacial a escala del paisaje) y al no conocerse los requerimientos exactos de hábitat de otras especies, pueden quedar excluidas; el concepto de "especies del paisaje" (Sanderson *et al.*, 2002) es un intento de resolver esta inquietud. (3) Algunas especies (por ejemplo,

loras como *Ognorhynchus icterotis*) pueden requerir grandes áreas, pero no responder a la estructura del hábitat (paisaje) sino a la presencia de ciertos recursos (palmas para anidar); por lo tanto, el "hábitat" interno del área puede estar en mal estado para la mayoría de las otras especies (L. G. Naranjo, obs. pers.). (4) Los requerimientos de espacio de una especie, así sean muy grandes, no necesariamente abarcan toda la diversidad de hábitats de la región. Para resolver este problema, Lambeck (1997) propone el uso de conjuntos de especies como sombrillas complementarias para propósitos de planificación y manejo (y por supuesto para monitoreo si se toman decisiones basadas en dichas especies focales). Este autor presenta un procedimiento de selección de especies que se basa en identificar las necesidades de especies *amenazadas localmente* que puedan estar limitadas por área, dispersión, recursos o procesos ecológicos (ver "especies focales").

El concepto de especie sombrilla ha sido frecuentemente confundido con el concepto de "indicador de biodiversidad" para planificación (selección de áreas para conservación, con el objetivo de representar al máximo la diversidad regional). Por ejemplo, Ryti (1992) evalúa el uso de aves y plantas como sombrillas para otros grupos taxonómicos (aves, mamíferos, reptiles y plantas), y Fleishman y colaboradores (2000) evalúan el uso de ciertas especies de mariposas como sombrillas para la totalidad de la comunidad de mariposas. En ambos casos, lo que en realidad se evalúa es el grado en que la selección de áreas que tienen representadas cada una de las especies "sombrilla" al menos una vez, incluye a las otras especies o grupos taxonómicos. Nótese que en este caso el objetivo es seleccionar un cierto número de áreas que representan la biodiversidad regional, mientras que en el concepto de especie sombrilla como se definió más arriba, el objetivo es delinear una sola área (tamaño y forma) de manera que abarque una población viable de la especie sombrilla (y en consecuencia de todas las otras especies simpátricas).

Se han hecho algunos ejercicios de evaluación del "efecto sombrilla", determinando qué proporción de la biota (representada en otros grupos taxonómicos) queda protegida bajo la especie sombrilla seleccionada. Por ejemplo, Noss y colaboradores (1996) evaluaron qué proporción de la biota del estado norteamericano de Idaho queda cobijada al seleccionar una serie de especies de mamíferos carnívoros como sombrillas.

Especie piedrangular

El concepto de especie piedrangular fue introducido por Paine (1966) para referirse a un depredador marino cuya abundancia modula la estructura de toda la comunidad, pues sus efectos se transmiten a toda la red trófica y determinan las abundancias de muchas otras especies. Terborgh (1986) acuñó el concepto de *recurso piedrangular* en referencia a algunos árboles de los bosques tropicales que tienen un efecto similar. En este caso, el efecto está mediado por los animales frugívoros, que al consumir los frutos diseminan las semillas. El recurso piedrangular es una o más especies de árboles (e. g., *Ficus* spp.) que producen frutos en épocas de escasez generalizada de frutos en el bosque. Por lo tanto, si estas especies desaparecieran, tendría un impacto en la supervivencia de muchas especies frugívoras y el efecto se extendería en cascada a los patrones de diseminación de semillas y a la estructura del bosque.

Recientemente, una especie piedrangular se ha definido como una especie cuyo impacto en la comunidad es mucho más grande de que el que se esperaría de su abundancia (Groom *et al.*, 2006). Sin embargo, ésta es una definición vaga, cuya historia ha tendido a hacer el concepto todavía más difuso al aplicarse a una variedad de situaciones: especie piedrangular, especie pivotal, recurso piedrangular, mutualistas priedrangulares, hábitat piedrangular, arquitectos del paisa-

je (ver resumen en Kattan, 2002). Simberloff (1998) defiende este concepto por considerarlo potencialmente aplicable para planificación y monitoreo. Además, supuestamente serviría a un propósito como "sombrilla" ya que su protección y manejo supuestamente beneficiaría a todas las especies (¿ecosistema?) que dependen de ella.

Sin embargo, la aplicación de este concepto a la planificación tiene los siguientes problemas: (1) la definición es vaga y es difícil de precisar: ¿qué significa "impacto grande"? ¿Cómo se define la comunidad que es influenciada por la especie piedrangular? (2) Como el mismo Simberloff (1998) lo reconoce, para ser aplicable para planificación y monitoreo el concepto requiere un conocimiento profundo y completo de la relación piedrangular, incluyendo información de base sobre la dinámica poblacional de todas las especies involucradas en la relación (y todos los otros factores que podrían afectar las dinámicas de cada especie). (3) Lo que es piedrangular en un sitio no necesariamente lo es en otro (por lo tanto no se puede aplicar ciegamente entre sitios; pero en otro sitio sí puede existir otra especie que cumpla la función[4]). (4) Una relación piedrangular puede abarcar varias especies, pero no necesariamente refleja la "salud" o la integridad de toda la comunidad.

De todas maneras Simberloff (1998) propone el concepto como hipótesis útil para guiar la investigación de un área desde un punto de vista funcional.

Especie del paisaje

Es una "especie biológica que usa áreas grandes y ecológicamente diversas y que a menudo tiene impactos significativos sobre la estructura y función de los ecosistemas naturales" (Sanderson *et al.*, 2002). Esta definición incorpora los conceptos de especie sombrilla y piedrangular en el contexto de la planificación (e indicadora si se usa en programas de monitoreo). Este concepto resuelve el problema de la calidad interna del hábitat (paisaje), ya que requiere que se muestre explícitamente en los mapas la configuración del paisaje y los patrones de uso por la especie focal, de los hábitats que lo componen. Un aspecto importante es que tiene en cuenta explícitamente tanto el paisaje biológico como el humano, y la interacción entre los humanos y la especie focal.

Para que la especie del paisaje tenga efectividad como sombrilla, es necesario establecer qué tan bien representa a otras especies y si las cobija integralmente. El hecho de mostrar explícitamente en los mapas la variedad de hábitats dentro del área (incluyendo el paisaje humano) es un paso en esta dirección, pero es necesario evaluar el grado en que este paisaje representa al resto de la biota. Para subsanar esta posible deficiencia, el método propone que se seleccionen varias especies complementarias en cuanto a cobertura integral de un paisaje (de manera similar a la propuesta de Lambeck 1997).

¿Cómo se relaciona con el concepto de especies focales de Lambeck? Según Sanderson y colaboradores (2002), el concepto de especie del paisaje se construye a partir de conceptos de especies focales como el de Lambeck (1997), pero "se diferencia en que describe no sólo cómo seleccionar especies para enfocar los esfuerzos de conservación, sino cómo enfocar el esfuerzo a través de una metodología conceptual y espacialmente explícita para pensar sistemáticamente en los paisajes de conservación en términos de requerimientos biológicos y uso humano".

Especie focal

El concepto de especie focal ha sido utilizado de distintas formas. WWF la define en

4. Por ejemplo en algunos lugares los higuerones (*Ficus* sp.) pueden actuar como especies piedrangulares, pero en otros lugares no cumplen esta función.

el contexto de planificación ecorregional, de la siguiente manera: "A falta de conocimiento sobre los requisitos de cada una de las especies para su supervivencia a largo plazo, una estrategia para determinar tamaños de bloques de hábitat para desarrollar actividades de conservación consiste en seleccionar un número pequeño de especies –denominadas *focales*– y usar los requisitos espaciales de las mismas como un sustituto para los requisitos de hábitat de todas las demás. Las especies seleccionadas como especies focales son, en general, sensibles al área. Debido a ciertas características de su historia de vida, como por ejemplo dietas especializadas o requisitos especiales para la reproducción, estos organismos necesitan áreas grandes e interconectadas para mantener poblaciones viables (Lambeck, 1997). Las especies focales se escogen con base en el supuesto de que el establecimiento de áreas suficientemente grandes e interconectadas para satisfacer sus requisitos de hábitat probablemente cumplirá con los requisitos de la mayoría de las otras especies nativas (idealmente todas) de la región (Dinerstein *et al*. 2000)".

Lambeck (1997) presenta un esquema para seleccionar conjuntos de especies focales en el sentido de *sombrillas* para propósitos de planificación y manejo de paisajes. Su justificación es que aunque los esquemas de planificación y manejo basados en especies particulares han sido criticados porque no proveen soluciones a escala del paisaje, en última instancia los problemas como la definición de los tipos de elementos que deben existir en un paisaje y sus formas y relaciones espaciales, no pueden ser solucionados sin hacer referencia a las necesidades de las especies en el paisaje. Puesto que no se puede tener en cuenta las necesidades de todas las especies en un paisaje, es necesario usar el concepto de sombrilla. Pero dado que las especies tienen diferentes necesidades de hábitat, una sola especie no podrá encapsular las necesidades de todas y es necesario adoptar una aproximación multiespecie. Su método selecciona un conjunto de especies cuyos requerimientos para persistir en el paisaje definen los atributos que debe tener el paisaje, en términos de los tipos y geometría de los parches que lo componen y su configuración espacial y de los recursos que necesitan las especies. Las especies que se consideran vulnerables, se agrupan de acuerdo con los factores que amenazan su persistencia, tales como pérdida de hábitat, fragmentación y aislamiento de poblaciones, o invasión de exóticas. Luego, se seleccionan las especies más sensibles para definir los niveles mínimos aceptables de cada atributo. Por ejemplo, la especie que tenga los requerimientos más altos de área de un determinado tipo de hábitat, se usa para definir el área mínima de ese hábitat en el paisaje. Al seleccionar las especies con las necesidades más altas, se asegura que todas las otras especies queden incluidas.

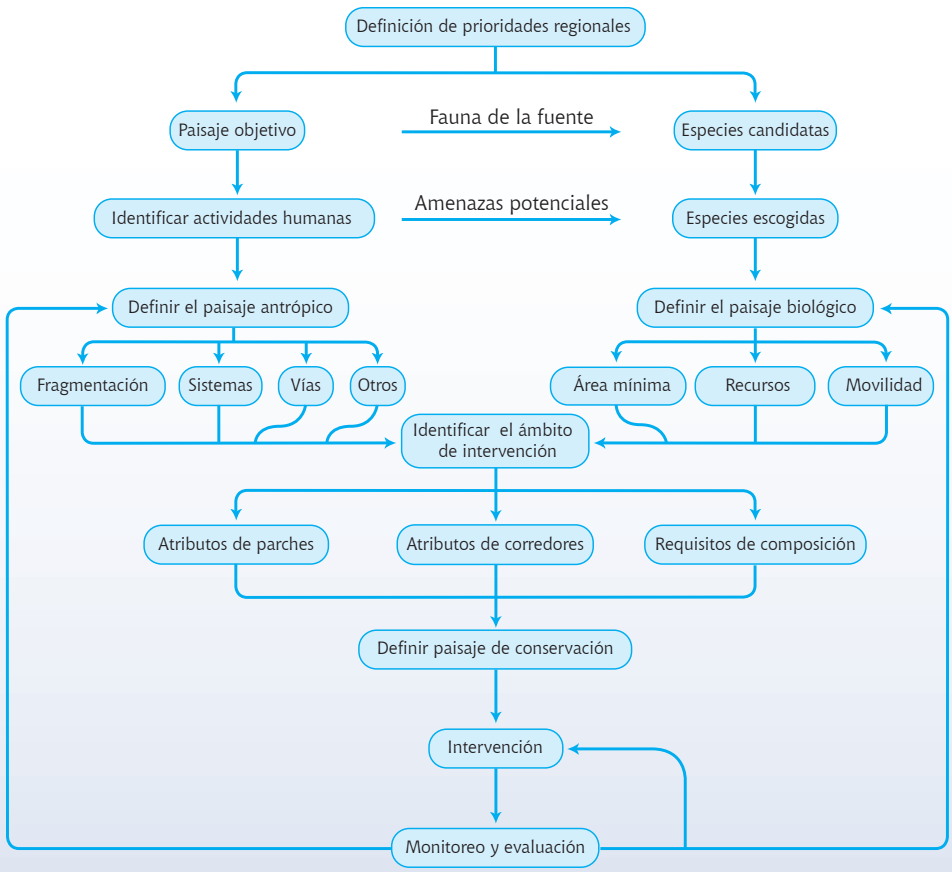
El término de especie focal también se aplica a especies que tienen interés *per se* como objetos de conservación. En este caso el criterio más común de interés es el de la vulnerabilidad o amenaza, bien sea local, regional o globalmente. En el esquema de planificación de "filtro grueso – filtro fino" (The Nature Conservancy; capítulo 13), el filtro fino se aplica a especies que tienen un interés especial y por esto es necesario asegurarse que queden incluidas en el sistema regional de reservas. Las especies focales en este sentido no necesariamente son sombrillas ni banderas ni indicadoras, aunque podrían cumplir con alguno de estos criterios, lo que les daría un valor agregado.

La amenaza o vulnerabilidad no es el único criterio válido para justificar la selección de una especie o grupo de especies (grupos taxonómicos de género, familia, orden o incluso clase) como focal, es decir, para enfocar esfuerzos de estudio y monitoreo. Otros criterios pueden incluir: endemismo (no necesariamente implica amenaza, aunque posiblemente sí implica vulnerabili-

dad), explotación, o importancia ecológica (por ejemplo, se sospecha que pueda ser piedrangular). Un investigador puede tener diferentes razones legítimas para seleccionar una especie o grupo "objetivo" (*target*; Feinsinger, 2003). En este caso, el monitoreo de esta especie o grupo es un fin en sí mismo y no necesariamente puede usarse como un indicador para diagnosticar el estado de otras especies o del ecosistema. Por otra parte, las especies focales seleccionadas definen un paisaje biológico que, al ser integrado con el paisaje antropogénico de una región, permite identificar un ámbito de intervención para el desarrollo de acciones de conservación (figura 11.1).

Figura 11.1

Ruta crítica para la identificación de ámbitos de intervención y paisajes de conservación a partir de la selección de especies focales



Adaptado de Sanderson *et al.*, 2002 y Lambeck, 1997

Especie indicadora

Un indicador es una medida sustituta que dice algo sobre otro ente que es más difícil de medir directamente. El concepto de especie indicadora ha existido en la literatura ecológica por mucho tiempo, en el sentido de revelar ciertas condiciones ambientales, como en el caso de las plantas indicadoras de suelos calcáreos o suelos ácidos. En toxicología ambiental, las especies indicadoras se han utilizado para monitorear la calidad del suelo y del aire y evaluar los efectos de los contaminantes sobre los organismos y los ecosistemas. En este contexto, el uso de organismos como indicadores, en oposición a la medición directa de variables físicas y químicas, tiene la ventaja de que los organismos muestran los efectos acumulados de la presencia de sustancias tóxicas en el tiempo (por ejemplo, el éxito reproductivo de los pelícanos como indicador de los niveles de DDT en el ambiente y en la cadena trófica en la costa de California; Anderson *et al.*, 1975).

En el contexto de la conservación biológica, los indicadores pueden usarse con el objetivo de ayudar en la planificación, o para monitorear condiciones ambientales. El uso de especies indicadoras se ha planteado con tres propósitos principales: (1) como indicadores de perturbación antropogénica o de salud o integridad del ecosistema (calidad del hábitat); (2) como indicadores del estado o tendencias poblacionales de otras especies, o del estado de la biodiversidad (Noss, 1990); y (3) como indicadores de biodiversidad (patrones de riqueza de especies). En los dos primeros casos la especie indicadora sería una herramienta de monitoreo, mientras que en el último caso su aplicación sería en la selección de áreas prioritarias para la conservación. El indicador puede ser una sola especie, o un grupo de especies (por ejemplo, las especies que conforman un gremio ecológico o un grupo taxonómico de cualquier nivel).

Una especie indicadora puede definirse como "un organismo cuyas características (por ejemplo, presencia o ausencia, densidad de población, dispersión, éxito reproductivo) se usan como un índice de otras especies o condiciones ambientales que son muy difíciles, inconvenientes o costosas de medir" (Landres *et al.*, 1988). En esta definición es importante destacar dos aspectos. Primero, se ha identificado algún ente o característica de interés (por ejemplo, estado poblacional, salud del ecosistema, diversidad de especies) que se desea medir; la medición directa de este objeto o variable es difícil o costosa. Segundo, se ha identificado un objeto (la especie indicadora) al cual se le puede medir una característica con mucha más facilidad, que refleja fielmente la característica del objeto de interés principal. La característica que se mide puede ser la presencia o ausencia de la especie indicadora[5]. Sin embargo, la simple presencia, sin un parámetro cuantitativo, difícilmente es un criterio sólido. ¿Qué significa presencia? ¿Significa que hay una población establecida? ¿Cuántos individuos y en qué condiciones conforman una población establecida? ¿Cómo distinguir los individuos que están de paso de los que son más permanentes?

Un uso más sólido de una especie indicadora requiere la medición de una variable asociada a la especie. Por ejemplo, *el tamaño poblacional y la tasa reproductiva* del búho manchado se han utilizado como indicadores regionales del efecto de la tala de bosques maduros sobre las poblaciones de ratones y otros organismos en niveles tróficos inferiores (Dawson *et al.*, 1986). Por lo tanto, unas pocas medidas reflejan el estado de salud general de una porción del ecosis-

5. Si lo que indica algo es la presencia, se puede llamar un indicador positivo; si lo que indica algo es la ausencia, es un indicador negativo (Feinsinger, 2003).

tema[6]. Otro ejemplo es el de los alcatraces (*Morus capensis*) en los cuales la *mortalidad de juveniles* es una medida de los cambios en la distribución de peces oceánicos según la temperatura del agua, ya que los juveniles no pueden sumergirse en aguas frías (Oatley *et al.*, 1992). En estos casos la variable indicadora integra una serie de procesos ecológicos que serían más difíciles de medir directamente.

¿Qué condiciones debe cumplir una especie (o un grupo) para ser considerada apropiada como indicadora? Se han publicado innumerables listas de criterios que supuestamente deben cumplir los indicadores ambientales (por ejemplo, Noss, 1990 y Feinsinger, 2003). Los criterios pueden agruparse en tres clases principales.

1) **Facilidad y costo del muestreo:** la medición y el seguimiento del indicador sustituye la necesidad de medir otra variable o ente que es difícil y costoso de medir. Si la variable o ente de interés es fácil de medir directamente, no es necesario un indicador. El indicador debe ser relativamente fácil de muestrear objetiva y eficientemente y debe producir tamaños de muestra razonables (Feinsinger, 2003).
2) **Conocimiento y relevancia:** la ecología, historia natural y distribución del sistema ecológico que se está monitoreando deben ser bien conocidas[7], de manera que pueda establecerse claramente la relevancia con respecto a lo que se quiere indicar y que se puedan interpretar correctamente las respuestas tanto del indicador como de lo indicado.
3) **Sensibilidad:** el indicador debe ser sensible a los factores ambientales que amenazan el sistema ecológico de interés, y su respuesta a estos factores debe ser suficientemente conocida, de manera que se puedan distinguir las variaciones o ciclos naturales de la variable medida, de las tendencias o variaciones causadas por el factor ambiental. Además, la variable indicadora debe ser sensible a una escala espacial y temporal adecuada para reflejar la escala a la que funciona el sistema que se quiere monitorear, y su respuesta a los factores de amenaza debe ser consistente en el tiempo. Finalmente, Caro & O'Doherty (1999) discuten algunos atributos de la historia natural y estrategia de vida de las especies que son relevantes para su función como indicadores.

El concepto de especie (o grupo de especies) indicadora es uno de los más abusados en el contexto de la planificación y el monitoreo ambiental. La literatura en biología y conservación está plagada de trabajos que se apoyan en el supuesto valor como indicador de los organismos de estudio, como justificación para estudiarlos, sin siquiera haber definido con precisión qué se supone que indican. Con mucha frecuencia estos trabajos presentan listas de los criterios que cumple el organismo de estudio para calificar como indicador (muchas veces irrelevantes), mientras que dicho organismo no cumple con ninguno de los tres criterios presentados arriba. Muchas veces se pro-

6. Simberloff (1998) critica el uso del indicador en este caso, porque el fuerte énfasis en el búho ha excluido a las otras especies de los planes de estudio y monitoreo.
7. Con frecuencia se cita como condición que el grupo indicador sea bien conocido taxonómicamente, lo cual es más bien obvio. Sin embargo, a menudo se encuentran en la literatura alusiones a grupos supuestamente indicadores, en los que se identifican "morfoespecies" a nivel de género o incluso familia. Por otra parte, el hecho de que un grupo taxonómico sea relativamente bien conocido en las familias o géneros, no implica que la historia natural de las especies particulares sea bien conocida (es necesario tener en cuenta que la historia natural de especies relacionadas –por ejemplo, requerimientos de hábitat– puede ser muy diferente). Además, que un grupo taxonómico o ecológico haya sido identificado como buen indicador en un lugar del mundo, no lo califica automáticamente como buen indicador en otro lugar del mundo, especialmente si se trata de diferentes especies (aun cuando sean del mismo género).

ponen indicadores para indicar algo que es mucho más fácil y menos costoso de medir directamente. Pero las fallas más frecuentes consisten en no haber definido lo que se supone que se está indicando, en el completo desconocimiento de la historia natural y las relaciones ecológicas del sistema indicador-indicado, en no haber seleccionado una (o más) variable(s) de respuesta para medir, y en la discordancia entre la escala espacial y temporal a la que funciona el organismo indicador y la escala a la que funciona lo supuestamente indicado.

En algunos casos, el uso del concepto de especie indicadora puede ser errado. Este es el caso de los supuestos indicadores de calidad del hábitat para otras especies. El concepto de hábitat es exclusivo de cada especie (e incluso varía intraespecíficamente); por lo tanto, la calidad del hábitat no puede extrapolarse entre distintas especies, a menos que se haya demostrado que tienen exactamente las mismas necesidades de hábitat en el área de interés (aun cuando pertenezcan al mismo gremio ecológico o grupo taxonómico). De hecho, lo que es hábitat de buena calidad para unas especies, puede ser de mala calidad para otras especies nativas; tal sería el caso de las que requieren distintos estadios sucesionales en los bosques tropicales (incluso algunas especies como muchas mariposas requieren distintos estadios sucesionales a lo largo de su ciclo de vida). Otro problema con este concepto es que no se define una variable, como por ejemplo la densidad poblacional, que pueda usarse como un índice de la calidad del hábitat (lo cual requeriría un conocimiento profundo de los patrones de uso del hábitat)[8]. De hecho, la densidad poblacional ni siquiera es necesariamente un buen indicador de calidad del hábitat para una especie en particular (si calidad se define como éxito reproductivo; Vickery *et al.*, 1992; ver la sección sobre dinámica de fuentes y sumideros, capítulo 2).

Uno de los pocos usos adecuados del concepto de indicador de calidad de hábitat es el caso de los insectos acuáticos (Feinsinger, 2003). En este caso, los insectos indican la calidad fisicoquímica del medio acuático y su validez reside en que medir las variables fisicoquímicas directamente es más difícil y costoso, en que los insectos pueden reflejar efectos acumulados en el tiempo, y en que en estos ecosistemas la diversidad y composición de la biota obedece fuertemente a las características fisicoquímicas del medio. Otro ejemplo es el que presentan Fischer y colaboradores (1997), quienes muestran cómo la densidad de diez especies de grillos y saltamontes (Acrididae y Tettigoniidae) puede usarse para monitorear la calidad de una pradera según el grado de eutroficación.

Un concepto relacionado con el de calidad del hábitat es el de salud del ecosistema o estado de conservación (calidad del hábitat se usa a veces en este sentido). Aunque la salud del ecosistema es un concepto relativamente fácil de definir, es escurridizo en la práctica. Sin embargo, se pueden definir algunos indicadores que dan una señal sobre el estado de salud o integridad del ecosistema (Noss, 1990; ver el capítulo 14 y en particular el recuadro 14.1).

Otro problema con el uso (y abuso) del concepto de indicador biológico es que a menudo las referencias bibliográficas se citan sin haber sido revisadas críticamente, y con frecuencia se citan erróneamente y estos errores se propagan por la literatura científica. Pueden citarse dos ejemplos:

1) A menudo se usa la referencia de Kremen (1992) como justificación para afirmar que las mariposas (o los insectos en general) son buenos indicadores ambientales (sin especificar de qué). En primer

8. Como se indicó antes, ¿el hecho de registrar un individuo significa que hay una población permanente?

lugar, el trabajo de Kremen se aplica a Madagascar y su extrapolación a otros sitios no ha sido evaluada. En segundo lugar, Kremen encuentra que la diversidad de mariposas es una buena variable indicadora de heterogeneidad ambiental relacionada con la presencia de gradientes de topografía y humedad (¿lo cual es más fácil de medir directamente?), pero es regular indicadora de heterogeneidad ambiental causada por perturbaciones antropogénicas (¿lo cual se puede medir más fácilmente por otros métodos?), y mala indicadora de la diversidad de plantas.

2) La referencia de Pearson & Cassola (1992) también se usa a menudo para justificar a los insectos como indicadores (nuevamente, sin especificar de qué). Estos autores argumentan que la diversidad de escarabajos de la familia Cicindelidae en una serie de localidades dispersas por todo el mundo se correlaciona con la diversidad de otros grupos taxonómicos como aves y mariposas, y por lo tanto pueden usarse para planificación. En primer lugar, el argumento aplica a los cicindélidos y no a insectos en general. En segundo lugar, cabe preguntarse si es más fácil hacer un inventario de cicindélidos que de aves o mariposas. En tercer lugar, Flather y colaboradores (1997) reanalizaron los datos de Pearson & Cassola (1992) y encontraron que los patrones que ellos reportan son mejor explicados por la latitud; al remover estadisticamente el efecto de la latitud, no hay correlación entre la diversidad de cicindélidos y la de aves o mariposas.

En conclusión, el uso del concepto de indicador biológico requiere tener muy claro qué se quiere indicar, y dar una justificación rigurosa del indicador, lo cual exige tener un conocimiento detallado de la relación entre el indicador y lo indicado.

Plancha 11

El oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) es una especie focal en procesos de planificación para la conservación, tanto por su atractivo como especie bandera como por servir como sombrilla debido a sus altos requerimientos de espacio.

© Edward PARKER

Sección 4

Instrumentos para el diseño de sistemas de áreas protegidas

Andy KENWORTHY / WWF Reino Unido

Capítulo 12

Planificación de dos vías para la definición de escenarios y metas de conservación

Por Luis Germán Naranjo

La preocupación por el mantenimiento de espacios representativos de las condiciones ecológicas "naturales", comúnmente consideradas como aquellas que ocurren en ausencia de la intervención humana (Fernández-Armesto, 2002), ha sido constante desde los albores del movimiento ambientalista. La creación de los sistemas de parques nacionales y reservas biológicas respondió a ese interés y el número de espacios geográficos protegidos por el Estado aumentó apreciablemente durante los cuarenta años de aplicación de esta filosofía en América Latina. Para comienzos del siglo XXI la mayoría de los países de la región cuenta con porcentajes importantes de sus territorios designados bajo alguna figura de protección.

En años recientes la conservación *in situ* ha dado cabida a procesos de manejo y gestión de los recursos naturales en lugar del mantenimiento de espacios intocables. Esta nueva tendencia ha dado como resultado la multiplicación de escenarios de conservación y de los actores que participan en diferentes procesos cuya sumatoria supuestamente contribuye al mantenimiento de la biodiversidad y de los bienes y servicios ambientales, lo mismo que a la búsqueda de alternativas de producción que causen el menor deterioro posible de la base de recursos. Los espacios en los cuales se desarrollan estas actividades se agrupan bajo el término genérico de áreas de conservación, concebidas como áreas terrestres, de agua dulce o marinas específicamente manejadas para conservar características de la biodiversidad que albergan y los procesos ecológicos que las mantienen (Groves, 2003.) Como se señaló en la introducción de este libro, la creciente participación de la sociedad civil en el desarrollo de estrategias de conservación ha dado como resultado que, además de los grandes espacios naturales protegidos tales como las reservas de la biosfera y los parques nacionales, la conservación *in situ* tenga en cuenta en la actualidad áreas de diverso orden, entre las que sobresalen las reservas municipales, las reservas naturales de la sociedad civil, los territorios ancestrales de comunidades indígenas, los territorios colectivos y los corredores ecológicos que conectan grandes bloques de vegetación natural.

Pero la multiplicación de escenarios de conservación presenta nuevos retos, pues

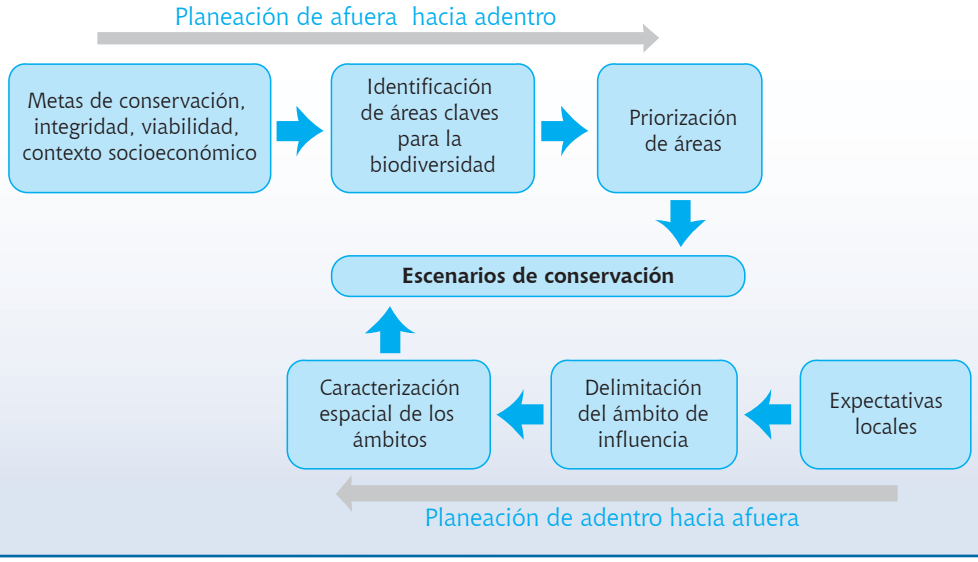
con frecuencia la delimitación entre las áreas protegidas y los espacios sometidos a otros tipos de uso de la tierra plantea conflictos de intereses y la selección de objetos de conservación hecha desde diferentes ópticas conduce a confusiones respecto a lo que se espera obtener de un proyecto en una región determinada. Por estas razones, en este capítulo se propone un análisis de planificación territorial de doble vía para la definición de escenarios de conservación que pretende contribuir a resolver tales conflictos y a reducir algunas confusiones conceptuales. Esta aproximación parte de dos definiciones complementarias del concepto de territorio: según la primera, un territorio es el espacio físico e histórico donde se relacionan los miembros de una comunidad, el cual se construye y transforma material y simbólicamente en un proceso cultural (UAESPNN, 2001). Por su parte, Chávez-Navia (2001) afirma que en el territorio una población disfruta y re-crea su vida de acuerdo con referentes que le son propios llevando a cabo actividades políticas, económicas, sociales y culturales.

Tomando en cuenta lo anterior, en la planificación territorial de doble vía los escenarios de conservación se definen como: territorios o porciones de territorios en los cuales diversos actores coinciden en su apreciación de la necesidad de desarrollar acciones para mantener, a largo plazo, determinados atributos biofísicos o procesos ecológicos de importancia por razones estéticas, culturales, funcionales o de aprovechamiento directo.

La definición de escenarios de conservación surge de dos análisis territoriales simultáneos, que parten de escalas diferentes y en direcciones convergentes: un análisis de planificación "de afuera hacia adentro" y otro "de adentro hacia afuera" (figura 12.1). El punto de convergencia de ambos análisis define no solamente las áreas específicas donde se llevarán a cabo acciones de conservación, sino también la escala de la intervención de conservación requerida y los

Figura 12.1

Ruta crítica para la definición de escenarios de conservación



objetivos de estas intervenciones, definidos a su vez por la concertación de objetos de conservación específicos (plancha 12).

Planificación "de afuera hacia adentro"

El análisis de planificación que enfoca la región considerada de afuera hacia adentro, llevado a cabo por lo general por agentes externos al territorio, como es el caso de organizaciones no gubernamentales de carácter nacional o internacional o instituciones del Estado del mismo orden, tiene como objetivo principal la definición de una visión de conservación, concebida como un planteamiento de la necesidad de mantener a largo plazo o restaurar la biodiversidad en el área considerada.

La definición de una visión de conservación a esta escala es un elemento importante de planificación, pues es la base para la conservación a largo plazo y dada su escala espacial requiere, para su implementación, de la intervención de una amplia variedad de actores. De esta forma, una visión de conservación a escala de paisaje es entonces una carta de navegación que orienta la toma de decisiones estratégicas a medida que se modifican las circunstancias y las oportunidades en la región de interés y por lo tanto, su definición parte, en principio, del planteamiento de un conjunto de metas de conservación a largo plazo (25-50 años).

Las metas deben cumplir unos requisitos mínimos, de forma que resulte realista pensar en la conservación o restauración de los atributos y funciones del territorio. Como mínimo, las metas comprendidas en una visión de conservación de la biodiversidad de una región deben ser específicas, mensurables, alcanzables, relevantes y definidas temporalmente; para ello, en un segundo paso de la planificación llevada a cabo "de afuera hacia adentro" (fig. 12.1), es necesario identificar sitios clave para la obtención de las metas propuestas referidas a un conjunto de objetos y objetivos de conservación que también son seleccionados en este paso.

Además, las metas de conservación definidas según esta aproximación deben corresponder a procesos específicos dentro del contexto geográfico, ecológico, social, cultural y económico en el que se desenvuelve la gestión. Cualquier espacio físico de conservación está inmerso en un contexto ecológico y cultural específico que determina en mayor o menor grado las dinámicas de las cuales dependen los elementos y procesos que se desea conservar. La selección de áreas candidatas para desarrollar actividades de conservación, debe entonces tener en cuenta la singularidad del área considerada y debe responder a las causas originales de perturbación y deterioro ocasionadas por el contexto ecológico y cultural de la misma y que, en muchos casos, trascienden los límites espaciales de las áreas de conservación. La matriz que rodea el área en la cual se plantean acciones de conservación puede representar amenazas críticas a su integridad u oportunidades importantes para fortalecer sus atributos ecológicos y funciones.

Las metas de conservación para un mosaico de ecosistemas, definidas "de afuera hacia adentro", son generalmente ambiciosas. Por ejemplo, en varias visiones de conservación ecorregional promovidas por WWF (por ejemplo Palminteri *et al.*, 2002) se busca representar todos los ecosistemas naturales presentes en un mosaico dentro de áreas protegidas, mantener los procesos ecológicos y evolutivos que crean y sostienen la biodiversidad, mantener poblaciones viables de especies y conservar bloques de hábitats naturales suficientemente grandes para que puedan recuperarse luego de perturbaciones a gran escala, lo mismo que de cambios a largo plazo.

Sin embargo, no todas las áreas que se considera importante conservar en una región pueden abordarse dadas las limitaciones financieras, logísticas y de recursos humanos que tiene la puesta en marcha de

acciones de conservación a escala de paisaje. Por esta razón, un tercer paso en los ejercicios de planificación "de afuera hacia adentro" consiste en la priorización de las áreas candidatas, la cual culmina en la escogencia de los escenarios de conservación propiamente dichos, buscando maximizar el impacto de las intervenciones que se proyectan e identificar las necesidades adicionales de espacio para garantizar la persistencia de los objetos de conservación presentes en ellos (Dinerstein *et al.* 2000).

Fortalezas y debilidades de la planificación "de afuera hacia adentro"

El proceso de definición de prioridades espaciales para el desarrollo de actividades de conservación debe ser un ejercicio riguroso a partir de principios biológicos y de la ecología del paisaje y utilizando herramientas de planificación adecuadas, como es el caso de los análisis espaciales llevados a cabo mediante los sistemas de información geográfica.

Según Groves (2003), las principales consideraciones que se tienen en cuenta en este tipo de ejercicios pueden agruparse, en términos generales, en tres grandes principios. En primer lugar, se considera necesario incluir, dentro de los portafolios de áreas de conservación, ejemplos de cada comunidad o ecosistema presente a lo largo de gradientes ambientales. Este principio de la representatividad busca resolver el problema común a muchos parques nacionales y otras grandes áreas protegidas de abarcar apenas una fracción de los ecosistemas de su región dejando por fuera del alcance de sus intervenciones muchos elementos de la biodiversidad.

Un segundo principio es el que intenta asegurar la persistencia de los objetos de conservación manteniendo altos niveles de funcionalidad e integridad ecológica en los sistemas de áreas protegidas. La delimitación de estos espacios ignora en ocasiones la existencia de eslabones críticos de los procesos ecológicos a gran escala en otros sectores de los paisajes mayores, dando como resultado la interrupción o la perturbación de secuencias funcionales que son responsables por las dinámicas que generan y mantienen la biodiversidad presente en las áreas de conservación.

El tercer principio mencionado por Groves (2003) se refiere a la eficiencia de las intervenciones de conservación. La idea que subyace a este principio es simplemente la de reducir hasta donde sea posible la extensión y el número de áreas de conservación, para obtener el máximo de cobertura de los objetos que se quiere proteger con el mínimo esfuerzo posible. Estos criterios tienen como piedra angular el mantenimiento de atributos y funciones ecológicas que operan a grandes escalas, en concordancia con las metas ambiciosas de conservación a la escala de paisaje (figura 12.2). Por esta razón, cuando un ejercicio de definición de escenarios de conservación se aborda únicamente "de afuera hacia adentro", se tiende a premiar los grandes escenarios de conservación sobre las iniciativas locales, pues por su tamaño muchas veces reducido, las áreas locales de conservación tales como las reservas naturales de la sociedad civil y los parques municipales tienen por lo general baja representatividad, escasa posibilidad de persistencia y eficiencia relativamente reducida.

No obstante, esta generalización no tiene en cuenta que los escenarios de conservación se complementan unos con otros y pueden articularse entre sí mediante espacios sometidos a diferentes tipos de uso. En la medida en que sus dinámicas internas y sus vínculos con otros componentes naturales del paisaje circundante se mantengan, las áreas locales de conservación pueden tener un impacto que trasciende sus límites geográficos, pues protegen fragmentos de ecosistemas singulares, forman parte de un paisaje mayor, están próximas a otras áreas

estratégicas o las conectan y operan como núcleos a partir de los cuales puede promoverse la conservación a los niveles regional o nacional. De igual manera, las matrices de paisaje pueden contribuir a una estrategia orientada al mantenimiento o a la restauración de los procesos ecológicos en una región, en la medida en que las actividades humanas que se lleven a cabo en ellas sean compatibles con las metas de dicha estrategia (capítulos 8 y 9).

Planificación "de adentro hacia afuera"

Cuando la planificación de actividades de conservación se realiza a partir de procesos locales (fig. 12.1), un primer paso consiste en el análisis de expectativas locales sobre el uso y manejo de los recursos naturales, las cuales están circunscritas, en muchos casos, a espacios en los cuales los procesos que se llevan a cabo no están necesariamente relacionados con aquellos que tienen lugar en la matriz circundante. Así por ejemplo, tanto las áreas protegidas (públicas o privadas) como los territorios colectivos asumen sus aspiraciones de mantener a largo plazo los atributos o procesos presentes en el territorio de manera más o menos independiente y a partir de su lógica de intervención interna. De esta forma, cuando la planificación para la conservación se asume desde espacios desintegrados, se corre el riesgo de no alcanzar un impacto que trascienda la escala local (fig. 12.2).

Figura 12.2

Identificación de objetos y objetivos según la escala geográfica de las áreas de conservación

Escala geográfica	Objeto de conservación
Regional: millones de hectáreas.	Especies de escala ecorregional.
Gruesa: decenas de miles a millones de hectáreas.	Matrices de ecosistemas de gran amplitud y límites imprecisos.
	Especies dependientes del área, generalistas de hábitat.
Media: centenares a decenas de miles de hectáreas.	Grandes bloques de ecosistemas definidos por regímenes físicos, estructura y composición interna, homogéneos o en parches.
	Especies que utilizan grandes parches o múltiples hábitats.
Local: metros a miles de hectáreas.	Pequeños parches de ecosistemas definidos por su geomorfología y con límites discretos.
	Especies restringidas a un solo hábitat o especialistas en algún tipo de recurso.

Teniendo en cuenta esta limitación, la planificación "de adentro hacia fuera" busca cotejar las aspiraciones y expectativas de distintos actores locales dentro de un mismo territorio. Dado que los intereses de quienes ocupan porciones de un gran territorio están definidos en gran medida por las necesidades de permanencia en el mismo, las metas locales por lo general incluyen:

- Incremento en la participación en la toma de decisiones sobre el uso de la tierra.
- Incremento en la seguridad y soberanía alimentaria.
- Resolución de conflictos por el acceso a recursos.
- Mantenimiento de atributos singulares de importancia simbólica.
- Recuperación de funciones críticas para la calidad de vida.
- Prevención de desastres.

Una vez identificadas unas metas compartidas por el mayor numero posible de actores locales, la metodología propone la definición participativa del ámbito de influencia de los mismos (segundo paso en la figura 12.1). En este paso, los actores valoran su capacidad para desarrollar actividades de conservación desde los espacios específicos en los que actúa cada uno, acuerdan acciones que se podrían desarrollar colaborando unos con otros e identifican vacíos de intervención que deberían ser llenados por otros actores que aún no se han involucrado en el proceso.

A partir de la delimitación del ámbito de influencia colectiva, los actores desarrollan de manera participativa la caracterización espacial del mismo. Este proceso incluye el reconocimiento de los atributos y funciones ambientales de interés en distintos espacios y culmina con la selección de sitios prioritarios para desarrollar las acciones conducentes al logro de las metas compartidas, es decir, con la identificación de los escenarios de conservación propiamente dichos.

Integración de metas y alcances de los escenarios de conservación

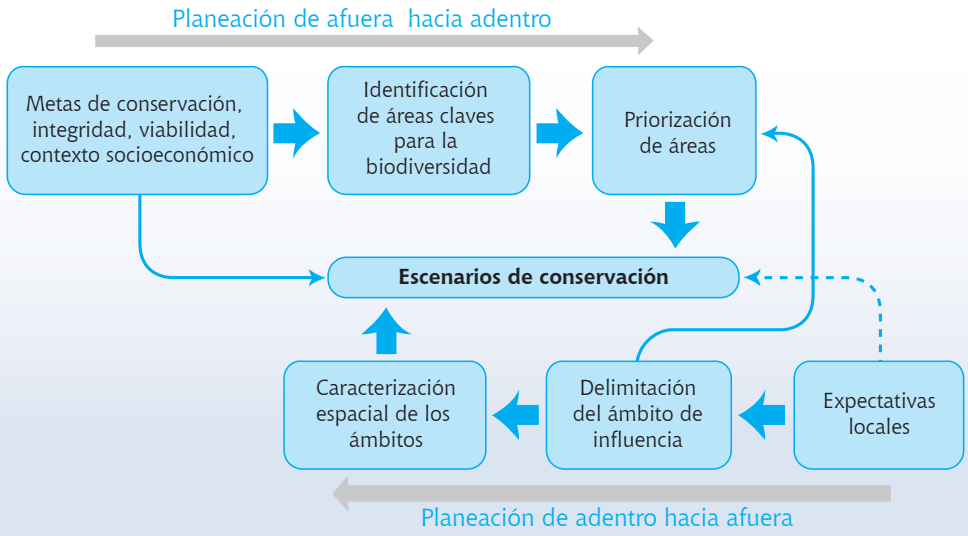
Teniendo en cuenta que los dos análisis de planificación para la conservación planteados anteriormente convergen en su identificación de los espacios geográficos en los que tienen lugar las acciones conducentes al mantenimiento de atributos y procesos ecológicos de un territorio y que dichos análisis favorecen diferentes escalas espaciales, la definición exitosa de escenarios de conservación requiere, como mínimo, dos puntos de diálogo entre los dos procesos.

En primer lugar, la priorización de áreas candidatas identificadas en el análisis "de afuera hacia adentro" debe tener en cuenta las conclusiones del ejercicio de delimitación del ámbito de influencia de actores locales que se lleva a cabo en la planificación "de adentro hacia afuera" (figura 12.3). Las acciones de conservación a escala del paisaje no son posibles sin involucrar los actores locales y esta participación sólo se logra cuando la selección de áreas prioritarias tiene en cuenta la apropiación del territorio por sus ocupantes legítimos. De esta forma, los límites de los escenarios de conservación responden no solamente a la lógica dictada por criterios ecológicos, sino también por la capacidad de acción de quienes estarán involucrados en las acciones programadas.

Según esta misma lógica, el planteamiento de un plan de acción para la conservación en un territorio debe tener en cuenta no solamente las metas definidas en la planificación a escala del paisaje sino también las expectativas locales que, como se mencionó anteriormente, son planteadas por lo general a escalas menores. Por lo tanto, la definición de escenarios de conservación implica además una traducción de discursos desde la óptica local hacia el ámbito regional y viceversa (fig. 12.3), de tal manera que lo que se pretende

Figura 12.3

Convergencia de los análisis de planificación territorial



lograr en un área de conservación, por pequeña que sea, contribuya a la consecución de los objetivos de conservación de escalas superiores, respetando al mismo tiempo las expectativas de los habitantes del territorio.

Sin embargo, las grandes metas de la planificación ambiental a escala regional pueden resultar intimidantes para quienes enfrentan una realidad local con expectativas más inmediatas relacionadas con la apropiación y el uso del territorio. En consecuencia, en la traducción de discursos es preciso descomponer las metas regionales en componentes locales, de manera que pueda advertirse la contribución de cada espacio focal lo mismo que de la matriz circundante (figura 12.4). Al mismo tiempo, las metas de las áreas locales de conservación, además de expresar la singularidad de los atributos que se desea mantener o restablecer, deben identificar su articulación con la resolución de los problemas que afectan la biodiversidad y la persistencia de los procesos ecológicos a escala regional.

Un último punto que merece atención especial en este enfoque metodológico, corresponde a los posibles conflictos entre actores, resultantes de sus diferentes representaciones simbólicas de un territorio, pues dependiendo de las construcciones sociales e imaginarios particulares de cada uno, existen diferentes representaciones para una misma área. Por ejemplo, lo que se entiende por "naturaleza", "conservación" y "área de conservación" varía según los contextos materiales, las instituciones sociales y las nociones morales, prácticas culturales, bases conceptuales e ideologías particulares (Ulloa, 2002). Por esta razón, en la definición de escenarios de conservación es preciso tener en cuenta algunos postulados que sirven de base para el establecimiento de acuerdos entre los distintos actores involucrados, a saber:

- Todas las áreas protegidas son escenarios de conservación, pero no todas las áreas de conservación son áreas protegidas.

Figura 12.4

Traducción de discursos para la definición de escenarios de conservación

- Los escenarios de conservación son espacios o territorios determinados por el alcance de acción (decisión, acción) de un colectivo social, en torno a una meta o un objeto de conservación negociados con otros.
- La selección de una categoría depende de los objetivos de conservación, los valores ambientales, las condiciones ecológicas, económicas y sociales, la situación predial, el estado de ocupación, la coincidencia con las definiciones establecidas en la legislación.
- La concertación entre muchos actores enfrenta diferentes lecturas de un mismo problema. Cada una puede representar un valor agregado para otros actores en un área de conservación.
- Para garantizar la sostenibilidad de las iniciativas de conservación en un territorio dado, es preciso buscar una adecuada superposición de los escenarios definidos desde los distintos enfoques y la traducción de los discursos de cada uno en el lenguaje del otro.

Agradecimientos

El desarrollo inicial de las ideas presentadas en este trabajo fue parte de un ejercicio de diseño de una ruta metodológica para la elaboración participativa de estrategias de

conservación de nodos de reservas privadas, llevado a cabo entre la Asociación Red Colombiana de Reservas Naturales de la Sociedad Civil (Resnatur) y WWF Colombia. Modelos sucesivos de esta propuesta han sido socializados y discutidos en diferentes escenarios, que incluyen el Sistema Regional de Áreas Protegidas (Sirap) del eje cafetero, su homólogo en el piedemonte andino-amazónico y otros ejercicios de planificación ambiental a diferentes escalas en la Serranía de los Paraguas y en la Cordillera Central. Por lo tanto, un gran número de instituciones hicieron aportes sustanciales, especialmente el nodo técnico de Resnatur, los nodos de reservas de Ungandí, Tolima, Orinoco y La Planada, las organizaciones integrantes del Sirap eje cafetero, el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, la Unidad de Parques Nacionales y la Corporación Serraniagua. De igual forma, numerosas personas han contribuido con sus aportes, críticas y comentarios al desarrollo de estas ideas. En particular, quiero hacer constar mi reconocimiento a Natalia Arango, Oscar Alzate, María Ximena Barrera, Patricia Castro, Luis Fernando Gómez, Olga Lucía Hernández, Mary Lou Higgins, María Fernanda Jaramillo, Gustavo Kattan, Álvaro Ocampo, Julio Andrés Ospina, Lourdes Peñuela, César Augusto Rey, Carmen Cecilia Rivera, Andrés Felipe Trujillo, José Saulo Usma y Sandra Valenzuela.

Plancha 12

Paisaje fragmentado en la cordillera Occidental de los Andes, Colombia. El planteamiento de un plan de acción para la conservación en un territorio debe tener en cuenta no solamente las metas definidas en la planificación a escala del paisaje sino también las expectativas locales.

© Andy KENWORTHY / WWF Reino Unido

Capítulo 13

El proceso de planificación de un sistema de áreas protegidas[1]

Por Gustavo Kattan

A lo largo de este libro se ha hecho evidente que una estrategia para preservar la biodiversidad de una región debe desarrollar acciones en dos frentes complementarios:

1. reservar áreas destinadas a la protección de paisajes naturales, libres hasta donde sea posible de perturbaciones que causen deterioro de sus ecosistemas naturales y contenidos de especies
2. diseñar formas de manejo de la matriz productiva que sean armónicas con un propósito regional de conservación y que integren las reservas a un paisaje más amplio.

Durante mucho tiempo, las reservas se concibieron como entes aislados de su entorno, en parte porque la visión clásica de los ecosistemas (particularmente los bosques tropicales) los concebía como sistemas clímax, autocontenidos y estáticos (y por lo tanto conservables en aislamiento).

El paradigma actualmente dominante, que se enfoca en paisajes compuestos por mosaicos de ecosistemas dinámicos e interconectados a muchas escalas espaciales y temporales (Noss, 1991; Wiens, 1995), concibe las reservas como partes integrales de los paisajes a escala regional, ya que hay muchos procesos ecológicos y evolutivos que funcionan a grandes escalas espaciales y temporales. Esto es particularmente importante si se desea mantener el potencial evolutivo y la capacidad de adaptación frente a fenómenos como el cambio climático. Por ejemplo, la continuidad de hábitat en gradientes altitudinales es vital para mantener la dinámica de migración y colonización (Kattan & Franco, 2004). Por lo tanto, las reservas deben ser vistas en el contexto de un paisaje regional que es definido funcionalmente por los procesos ecológicos y biogeográficos y las interacciones espaciales y temporales de los ecosistemas (Barret y Barret, 1997; Wiens, 1995). En este sentido, es necesario diseñar *sistemas de reservas* de acuerdo con criterios biológicos explícitos (Leader-Williams *et al.,* 1990; Pressey, 1994; Soulé & Terborgh, 1999). Como hemos visto, el desafío consiste en seleccionar un conjunto de reservas que preserve una muestra completa y representativa de la biodi-

1. Adaptado de Kattan (2005).

versidad regional y que pueda mantener su integridad a largo plazo (Groves, 2003; Margules *et al.*, 1988; Margules & Pressey, 2000; Soulé & Terborgh, 1999).

En la introducción se definió un sistema regional de áreas protegidas (Sirap) como un conjunto de áreas de conservación, constituidas por áreas núcleo y zonas de amortiguación, e interconectadas en lo posible en una red por medio de corredores o de una matriz rural favorable. Este es el modelo de nodos, redes y módulos de uso múltiple –MUM– (Noss & Harris, 1986), que propone el establecimiento de áreas núcleo de conservación (nodos), unidas por un sistema de corredores para conformar una red. La viabilidad de los nodos, como hemos visto, depende de su tamaño; pero los nodos pequeños pueden tener valor para complementar las áreas más grandes (o un sistema de nodos pequeños e interconectados puede ser la única opción en regiones donde los ecosistemas naturales están altamente fragmentados).

Los MUM consisten en áreas –por lo general en forma de cinturón– que se establecen alrededor de las áreas de conservación estricta (áreas núcleo), con el fin de amortiguar los efectos sobre la reserva de las actividades humanas que se llevan a cabo a su alrededor. En las áreas de amortiguación pueden darse algunas actividades económicas reguladas, cuyo impacto es cuidadosamente evaluado y controlado. En las zonas de amortiguación también pueden concentrarse las actividades de ecoturismo y educación ambiental. Noss y Harris (1986) proponen un esquema centrífugo en el cual se establecen cinturones concéntricos; en los cinturones internos sólo se permiten actividades de bajo impacto y a medida que se alejan del núcleo va aumentando la intensidad de las actividades, hasta llegar a la matriz.

Los corredores son elementos lineales de hábitat (más largos que anchos) que conectan las áreas de conservación. El propósito de estos corredores es permitir el flujo de organismos entre los bloques de hábitat, cuando estos organismos no tienen la capacidad de cruzar la matriz que separa dichos bloques (capítulo 3). Los corredores pueden concebirse a múltiples escalas espaciales, desde cercas arboladas que conectan dos pequeños parches de bosque (capítulo 9), pasando por los corredores de vegetación alrededor de los cursos de agua, hasta grandes franjas de bosque que conectan dos parques nacionales (Noss, 1991). Los corredores son conectores estructurales, es decir, están constituidos por el mismo tipo de hábitat de los nodos. La conectividad también puede ser funcional, cuando se maneja la matriz rural productiva de manera que sea más hospitalaria para la vida silvestre y permita el movimiento de al menos algunas especies en el paisaje (capítulo 8).

El proceso de construcción de sistemas de áreas protegidas debe primero definir los objetos de conservación –qué se quiere conservar– y qué objetivos se busca cumplir con el sistema. A continuación se deben definir las metas cuantitativas, es decir, cuánto se quiere conservar de los objetos de conservación, en términos de área absoluta de cada tipo de ecosistema, proporción con respecto a los ecosistemas originales y número de poblaciones de las especies focales. Una vez definidos estos aspectos conceptuales, se definen los aspectos metodológicos como son los criterios de selección de áreas candidatas para integrar el sistema y los procedimientos para seleccionarlas.

Objetos de conservación y objetivos de un Sirap

Antes de discutir los objetivos de un sistema regional de áreas protegidas, es necesario definir los objetos de conservación, es decir, cuáles son los elementos de la diversidad biológica que se desea conservar. Idealmente, el propósito de un Sirap es preservar toda la variedad biológica representada en

genes, especies, comunidades bióticas y el mosaico de ecosistemas que conforma el paisaje regional, es decir, todos los elementos necesarios para conservar los procesos ecológicos y evolutivos. Sin embargo, este propósito es inoperante porque es quizás imposible abarcar de una manera exhaustiva –y por lo tanto conservar– todos estos elementos. Aunque algunos grupos taxonómicos como las aves son relativamente bien conocidos y es factible tener inventarios regionales relativamente completos, en otros grupos taxonómicos (por ejemplo, insectos) esta tarea es casi imposible, por lo menos en un corto plazo. Por otra parte, el nivel de conocimiento de los procesos ecológicos, al menos en la mayoría de los países tropicales, es abismalmente insuficiente para usarlos como objetos de conservación.

Por estos motivos, en muchos procesos de planificación regional para la conservación de la biodiversidad se utilizan objetos sustitutos. Un objeto sustituto es un objeto reconocible y mensurable, que representa a otros objetos que son más difíciles de medir; el supuesto subyacente es que al conservar al sustituto, se estaría conservando los que éste representa. Los objetos sustitutos incluyen conceptos como especies sombrilla, focales, del paisaje, indicadoras y otros (capítulo 11).

En sus procesos de planificación ecorregional, The Nature Conservancy (Groves *et al.*, 2000, 2002) utiliza un esquema de "filtro grueso - filtro fino" para la selección de objetos de conservación. El filtro grueso es un sustituto que consiste en una aproximación al problema a nivel de ecosistemas. Si se conservan áreas que representen toda la diversidad de ecosistemas (o formaciones vegetales) de una región, se estaría representando toda la biodiversidad (mosaico de hábitats, especies y sus interacciones) que estos ecosistemas contienen. Esto tiene como condición necesaria, que las áreas de conservación sean viables. Sin embargo, por esta red gruesa que cobija los ecosistemas regionales, se pueden filtrar algunas especies de interés especial, que no necesariamente quedan representadas dentro de las áreas seleccionadas. Estas especies de interés especial (especies focales) son por lo general especies amenazadas o endémicas, que se considera esencial representar en el sistema. Por lo tanto, se aplica un filtro fino que se enfoca en estas especies.

De acuerdo con este esquema, los objetivos de un Sirap pueden expresarse de la siguiente manera:

- Conservar por lo menos un área viable de cada tipo de ecosistema (tipo de vegetación) que exista en la región.
- Conservar por lo menos una población viable de cada especie de interés especial de la región.

Las aseveraciones anteriores están expresadas en forma de una meta mínima (ver más adelante). De acuerdo con el principio de redundancia, es deseable representar cada ecosistema o especie más de una vez en el sistema. Los principios de elasticidad y restauración están implícitos en el concepto de viabilidad (ver "Marco conceptual de las 4 R" en la introducción).

Metas de conservación

En un proceso de planificación de un Sirap, además de definir qué se quiere conservar (objetos y objetivos), es necesario definir cuánto se quiere conservar, es decir, las metas de conservación (Groves, 2003). La definición de metas debe considerar dos aspectos, uno cuantitativo y uno cualitativo.

El aspecto cuantitativo se refiere a la proporción del área cubierta originalmente por cada tipo de ecosistema que se desea conservar. Este ha sido tema de intensa controversia, pues es difícil saber cuánto es "suficiente" para garantizar la conservación de un tipo de ecosistema. En el Congreso Mundial de Parques en Bali en 1982, se recomendó que los países reservaran 10% de

su territorio en áreas protegidas; posteriormente, la Comisión Brundtland recomendó 12% (Groves, 2003). Sin embargo, no existe una justificación empírica para estas cifras y muchos autores consideran que esto no es suficiente (Soulé & Sanjayan, 1998). Además, no hay motivo para pensar que una meta determinada sea adecuada para todos los tipos de ecosistemas de un país o incluso de una región (Rodrigues & Gaston, 2001; Soulé & Sanjayan, 1998). El porcentaje de área mínima requerida para representar a todas las especies aumenta con la diversidad de especies y el número de especies endémicas de la región (Rodrigues & Gaston, 2001). Por otra parte, es necesario tener en cuenta si el porcentaje a conservar va a estar representado en una sola o en varias áreas separadas. No es lo mismo, desde el punto de vista de la viabilidad de las áreas y de los procesos ecológicos que en ellas se desarrollan, tener un 10% representado en una sola área grande o en varias pequeñas.

El aspecto cualitativo se refiere a la "calidad" del área, en el sentido de su viabilidad o probabilidad de persistir con toda su integridad ecológica a largo plazo (Groves, 2003; Rodrigues & Gaston, 2001). En general, la viabilidad es proporcional al área cubierta: mientras mayor sea el área, más probable es que pueda persistir sin deterioro de su biodiversidad y procesos ecológicos (capítulo 3). Por lo tanto, las metas deben tener en cuenta el área absoluta de los parches, además del área relativa que representan con respecto al ecosistema original (esto es parte de los aspectos de diseño del área particular).

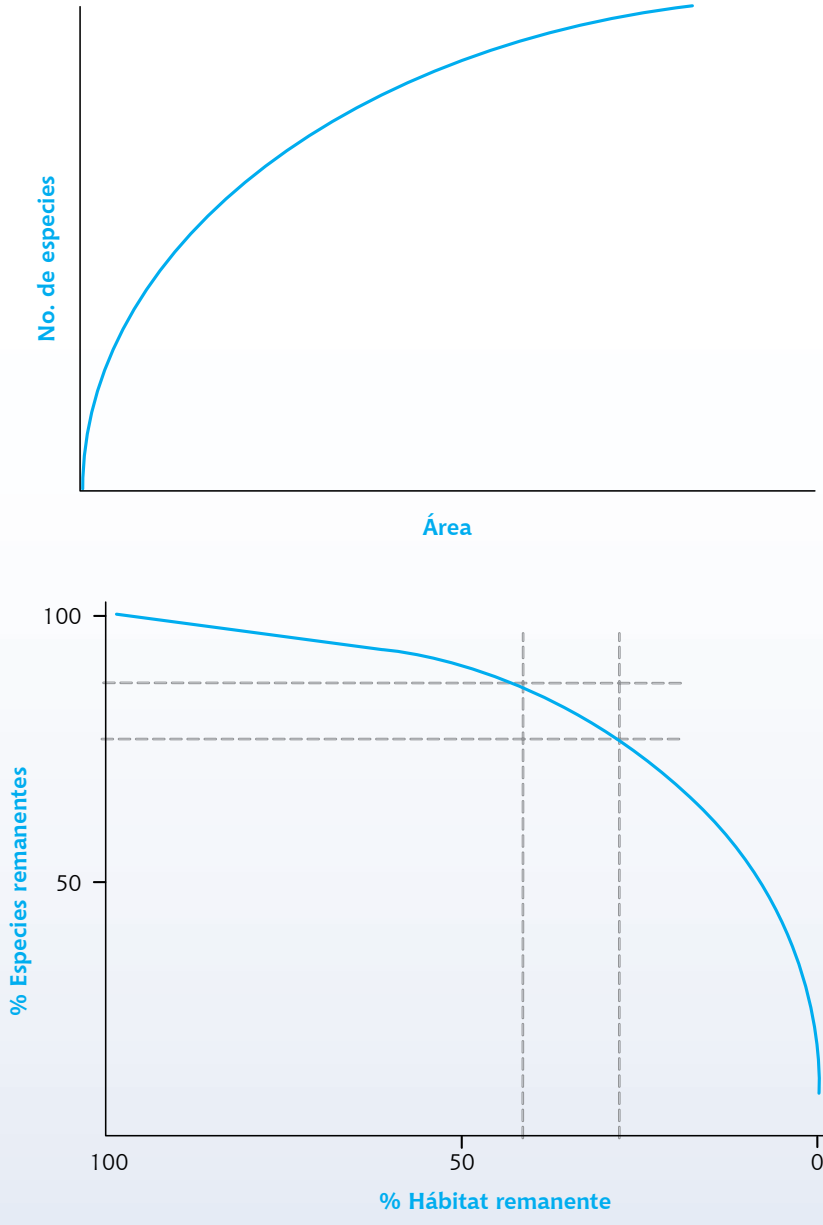
Es necesario resaltar que la integridad de un área depende no sólo de la presencia de poblaciones de todas las especies, sino de su presencia en densidades poblacionales adecuadas. Muchas especies pueden estar presentes en una reserva, pero si sus densidades están disminuidas por debajo de las requeridas para mantener los procesos ecológicos (por ejemplo, depredación, polinización, diseminación de semillas), la especie está "ecológicamente extinta" y todos los procesos en los que ella participa se verán afectados (Redford & Feinsinger, 2001). Esto es particularmente importante en reservas donde se hace "explotación sostenible".

Aunque no existe una fórmula establecida para la definición de metas, el problema se puede aproximar desde varios ángulos:

1) Usar los patrones de diversidad beta: la diversidad beta representa el recambio o la diferencia en composición de especies a medida que vamos de un lugar a otro (por ejemplo, a lo largo de un gradiente ambiental) (capítulo 3). La diversidad beta de una región es una herramienta que ayuda a determinar si es necesario establecer varias reservas dentro de un determinado tipo de ecosistema. Si la diversidad beta es alta, es decir, hay grandes diferencias en la composición de especies entre sitios, es necesario establecer reservas que contengan conjuntos de especies que se complementen para representar toda la biodiversidad de este tipo de ecosistema (ver Kattan *et al.*, 2006a).
2) Usar las curvas especies-área: basándose en la relación entre el número de especies y el área de un parche, se ha sugerido que si se conserva de 30% a 40% del área de un ecosistema, se estaría conservando de 80% a 90% de las especies (figura 13.1; recuadro 3.2 y Groves, 2003).
3) Usar especies sombrilla o del paisaje: estas son especies cuyos requerimientos de área para mantener una población viable son bastante altos; por lo tanto, al seleccionar un área suficientemente grande para mantener una población viable de la especie, se estaría conservando un ecosistema viable (capítulo 11). Esto es debido a que la población viable de la especie sombrilla representa el proceso ecológico que más área requiere en la región, de manera que todos los demás procesos ecológicos (o al menos la ma-

Figura 13.1

Relación entre el número de especies y el área de muestreo.



La figura superior muestra el número de especies (*S*) como función del área (*A*). La figura inferior muestra la misma curva invertida, como el porcentaje de las especies que se perderían a medida que se disminuye el área de un bloque de hábitat (porcentaje de hábitat remanente en el eje *x*). Las líneas punteadas muestran que si se reserva entre 30% y 40% del área, se conserva entre 80% y 90% de las especies. Figura inferior modificada de Groves (2003).

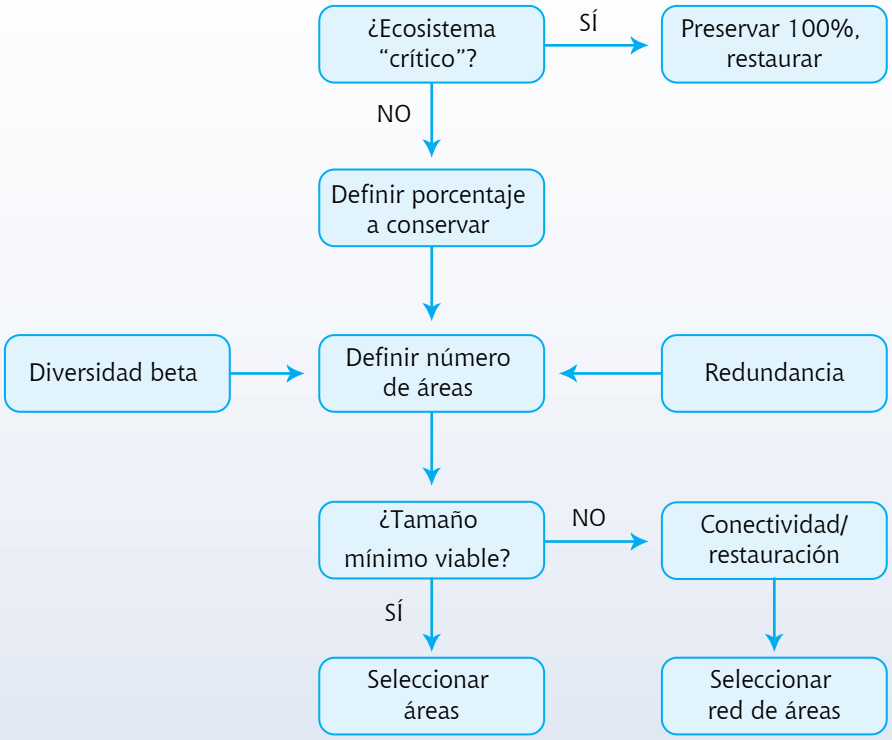
yoría), al funcionar a escalas espaciales y temporales menores, serían viables.

4) Conservar áreas dinámicas mínimas (ADM): el ADM es el área de un determinado tipo de ecosistema, necesaria para mantener un equilibrio dinámico entre los procesos de perturbación natural y sucesión (Pickett & Thompson, 1978). Los procesos de perturbación y sucesión son los que mantienen el mosaico de tipos de hábitat dentro de un ecosistema. Si el área es demasiado pequeña, no puede mantener el equilibrio dinámico y se deteriora, porque se altera la dinámica del mosaico natural y porque el área entra en un proceso de degradación por perturbaciones. El uso de este concepto requiere un conocimiento relativamente profundo de la dinámica del ecosistema.

En la figura 13.2 se presenta un esquema para guiar un proceso de decisión sobre metas de conservación, que recoge los conceptos anteriores. Es necesario destacar que las metas establecidas deben representar el mínimo que se desea para una región, especialmente si se utilizan criterios como el de las curvas especies-área, pues según este criterio se podría perder de 10% a 20% de las especies.

Figura 13.2

Proceso de decisión simplificado para cumplir las metas de representación de ecosistemas o tipos de vegetación



Ecosistema "crítico" se refiere a aquellos para los cuales la proporción de área remanente es menor que la que se desea representar en el sistema.

Criterios para la selección de áreas

En la literatura científica sobre planificación para la conservación de la biodiversidad hay una proliferación de criterios para la selección de áreas. Groves (2003) presenta un resumen y una explicación de la mayoría de éstos. Los principales se relacionan a continuación:

- **Representatividad.** Consiste en seleccionar las áreas que permitan cumplir con las metas de representación de ecosistemas originales. Estas metas están usualmente expresadas en términos del porcentaje del área original de cada tipo de ecosistema que se quiere preservar y del número de áreas en que se quiere representar ese porcentaje (fig.13.2). Si en una región ya existen áreas con alguna figura de protección, se debe hacer un análisis de vacíos para determinar qué ecosistemas o tipos de vegetación no están representados o están subrepresentados (Kiester *et al.*, 1996: Scott *et al.,* 1991, 1999). A continuación se seleccionarían las áreas que complementen o suplementen las áreas protegidas ya existentes, de manera que se cumpla con la meta de representar adecuadamente toda la gama de tipos de vegetación que existe en la región.
- **Complementación y suplementación.** Las áreas complementarias son aquellas que aportan conjuntos de especies o tipos de vegetación que no están representados en las áreas ya existentes y que por lo tanto permiten completar o alcanzar la meta de representar toda la biodiversidad regional. Esta complementación depende de la diversidad beta de la región; si hay diferencias en la composición de especies a lo largo de un gradiente ambiental, es necesario escoger áreas en distintos puntos del gradiente, de manera que representen toda la variabilidad de la región. Por otra parte, en ocasiones es preciso añadir áreas suplementarias cuando las que se tiene no permiten alcanzar una meta cuantitativa de porcentaje de ecosistema original, o tamaño mínimo de área o de población de una especie focal.
- **Viabilidad.** Por el criterio de viabilidad se busca seleccionar áreas que tengan buenas probabilidades de mantener su integridad ecológica a largo plazo (recuadro 14.1), en lo posible sin intervención humana. Esto implica mantener intacta la dinámica de los procesos ecológicos ante posibles perturbaciones futuras. La viabilidad o capacidad de un área de mantener su integridad ecológica depende principalmente de su tamaño y de su integración funcional con otros ecosistemas con los que pueda estar relacionada.
- **Presencia de poblaciones de especies focales.** Una vez seleccionadas las áreas representativas de todos los ecosistemas originales, es necesario asegurarse de que hayan quedado incluidas todas las áreas con presencia de poblaciones viables de las especies focales o de interés especial. En caso de inviabilidad de las poblaciones es necesario explorar las posibilidades de restaurar hábitats o conectar subpoblaciones para asegurar su viabilidad.
- **Singularidad.** Algunas áreas son únicas (llamadas elementos especiales en Noss *et al.*, 1999) y son sitios de alto valor de conservación por diversos motivos que pueden incluir los siguientes: (1) representar paisajes o ecosistemas únicos desde un punto de vista biológico o geomorfológico, (2) representar ecosistemas críticos para la prestación de servicios ambientales (por ejemplo, protección de cuencas), (3) representar hábitats clave (permanentes o temporales) para una o más especies amenazadas, (4) ser sitios de alta concentración de diversidad o endemismos, (5) ser sitios clave para prevención de desastres, (6) representar sitios de importancia desde

el punto de vista de los valores culturales locales. Por su valor intrínseco, a estos sitios normalmente se les asigna una alta prioridad y casi automáticamente pasan a ser parte de los sistemas regionales de reservas. Un concepto relacionado es el de *irremplazabilidad* (Ferrier *et al.*, 2000). Algunas áreas pueden ser irremplazables para alcanzar las metas de conservación porque son las únicas que contienen un cierto objeto o conjunto de objetos de conservación. Por lo tanto, si no son incluidas, no se pueden alcanzar las metas de conservación. A la irremplazabilidad se le puede asignar un valor que va desde cero hasta 100% (totalmente irremplazable) (Groves, 2003).

- **Redundancia.** Como ya se indicó, ante la incertidumbre de poder asegurar la persistencia de las áreas protegidas en el futuro, es recomendable aplicar un principio de precaución y seleccionar unas áreas redundantes, es decir, que contienen tipos de vegetación y conjuntos de especies ya representados, pero que constituyen una especie de seguro ante posibles catástrofes. Esto es especialmente importante cuando las áreas son relativamente pequeñas, ya que son más susceptibles a las catástrofes; esto aplica igualmente a las poblaciones de especies focales.

Otros dos criterios, más relacionados con el proceso de planificación mismo que con las características de las áreas, son los de eficiencia y flexibilidad (Groves, 2003; Rodrigues *et al.*, 2000). *Eficiencia* se refiere a que las metas de conservación deben alcanzarse con el mínimo número de áreas posibles (es decir, al mínimo costo). *Flexibilidad* se refiere a que en una región puede haber más de una combinación de áreas que permita alcanzar las metas, de manera que se puede escoger la combinación que más se preste desde el punto de vista de otras consideraciones como conflictos de intereses en el uso de la tierra.

Procedimientos y métodos para la selección de áreas

Los procedimientos y métodos utilizados para la selección de áreas son tan variados como los diversos procesos de planificación que se han llevado a cabo en distintas partes del mundo. Algunos de estos procesos de planificación se encuentran resumidos en Arango (2005). Sin embargo, todos convergen en unos puntos básicos, que se pueden resumir de la siguiente manera: (1) definir qué y cuánto se quiere conservar; (2) determinar cuál es la proporción de los ecosistemas remanentes que aún existe y evaluar el estado de esos remanentes, (3) evaluar el sistema existente de áreas protegidas para identificar vacíos de representatividad; y (4) establecer prioridades y seleccionar áreas de acuerdo con principios claros y objetivos.

En el ejercicio de planificación del Sirap-Eje Cafetero (Naranjo & Kattan, en imprenta), se propuso un esquema que combina muchos de los elementos de los ejercicios de planificación reseñados en Arango (2005). Este esquema propone varias rutas de trabajo paralelas (figura 13. 3; Naranjo & Kattan, en imprenta). El primer paso consiste en la elaboración de mapas de ecosistemas originales y de coberturas actuales (ecosistemas remanentes) con el fin de efectuar un análisis de vacíos y de viabilidad del sistema existente de áreas protegidas (plancha 13). Paralelamente, se llevan a cabo análisis de diversidad regional con el fin de identificar patrones regionales de diversidad y una selección y análisis de viabilidad (si la información existente lo permite) de especies focales. Con estos insumos se puede identificar una serie de áreas candidatas para incluir en el sistema, teniendo en cuenta que en procesos de planificación previos es posible que ya se haya adelantado la iden-

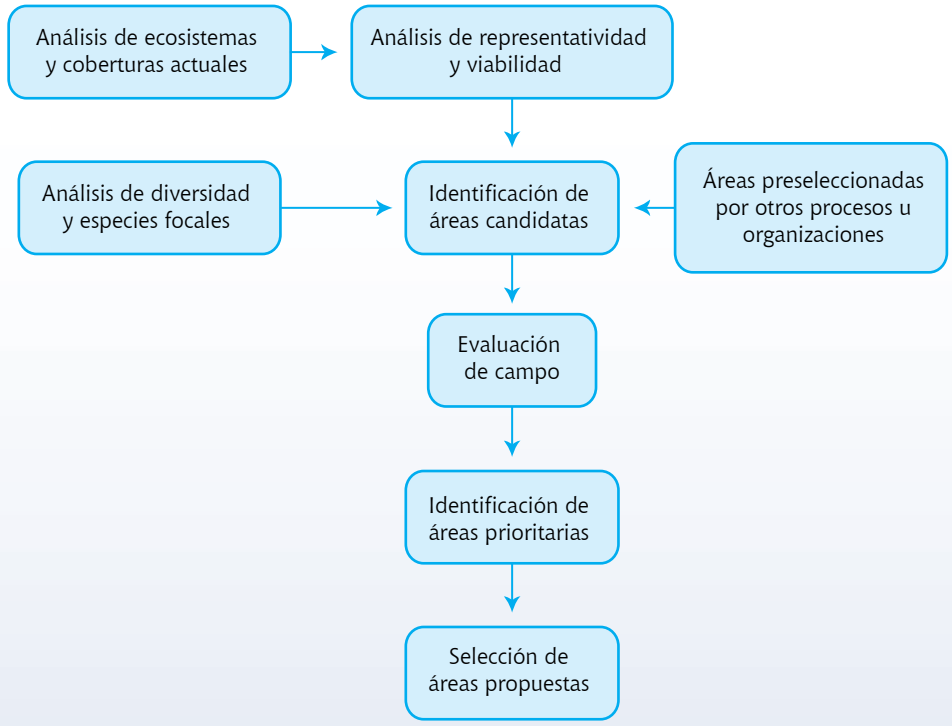
tificación de áreas importantes para proteger en la región. Las áreas candidatas son posteriormente sometidas a evaluaciones para seleccionar un portafolio priorizado de áreas para conformar el Sirap.

Existen dos métodos básicos para la selección de áreas:

- **Asignación de prioridades por puntaje.** Se fundamenta en la utilización de criterios de valor biológico de las áreas (Smith & Theberge, 1986, 1987). Cada una de las áreas recibe una calificación para cada criterio y un puntaje final al cual se llega por medio de un modelo aditivo o multiplicativo de los criterios. Los criterios pueden ser cuantitativos o cualitativos. Los primeros son criterios a los que se les puedan asignar valores numéricos, como número total de especies o número de especies endémicas. Los criterios cualitativos se pueden cuantificar asignándoles categorías numéricas, como por ejemplo 1, 2 y 3 para diversidad baja, media y alta. Las áreas se asignan en niveles de prioridad de acuerdo con el puntaje final de cada una, lo cual puede hacerse en forma de una lista en orden de puntaje o en forma de categorías (por ejemplo, alta, media y baja prioridad).
- **Selección por algoritmos ejecutados por un computador.** Un algoritmo consiste simplemente en una secuencia ló-

Figura 13.3

Diagrama de flujo que indica los procedimientos para la selección de áreas propuestas para la creación de un sistema regional de áreas protegidas



gica de pasos de análisis de información y toma de decisiones. Cuando una región es muy compleja, con muchas áreas para comparar, es necesario realizar este procedimiento en un computador. Existen dos clases principales de algoritmos para selección de áreas (Groves, 2003): los algoritmos iterativos (por pasos que se repiten) o heurísticos (de acuerdo con reglas de decisión) y los algoritmos de optimización.

Una descripción detallada de estos algoritmos está más allá del alcance del presente trabajo. Brevemente, los algoritmos iterativos o heurísticos consisten en un proceso por el cual las áreas se seleccionan de acuerdo con unas reglas y se evalúa si se están cumpliendo las metas. Por ejemplo, en el primer paso el algoritmo (ejecutado por un computador o por una persona) selecciona el área más grande y evalúa si cumple la meta de representar el porcentaje de área deseada para todos los ecosistemas regionales. Si no la cumple, selecciona la segunda área más grande teniendo en cuenta la complementariedad de las áreas y nuevamente evalúa si se han cumplido las metas. En caso negativo, se sigue repitiendo el proceso hasta alcanzar las metas propuestas. Estos algoritmos son rápidos pero no necesariamente obtienen la solución más eficiente (Groves, 2003; Önal, 2003). Los algoritmos de optimización, en cambio, seleccionan el conjunto de áreas que satisface los objetivos de conservación en el mayor grado posible, en la mínima área o el mínimo número de áreas (Groves, 2003). Esta es una aproximación de "fuerza bruta": el computador evalúa simultáneamente centenares o miles de combinaciones y selecciona la óptima de acuerdo con ciertas reglas. El problema con los algoritmos de optimización es que pueden ser muy lentos y requerir horas o días de procesamiento, o incluso pueden no llegar a una solución. Sin embargo, con pequeñas modificaciones (un pequeño sacrificio en el nivel de optimización) pueden ser muy eficientes (Önal, 2003).

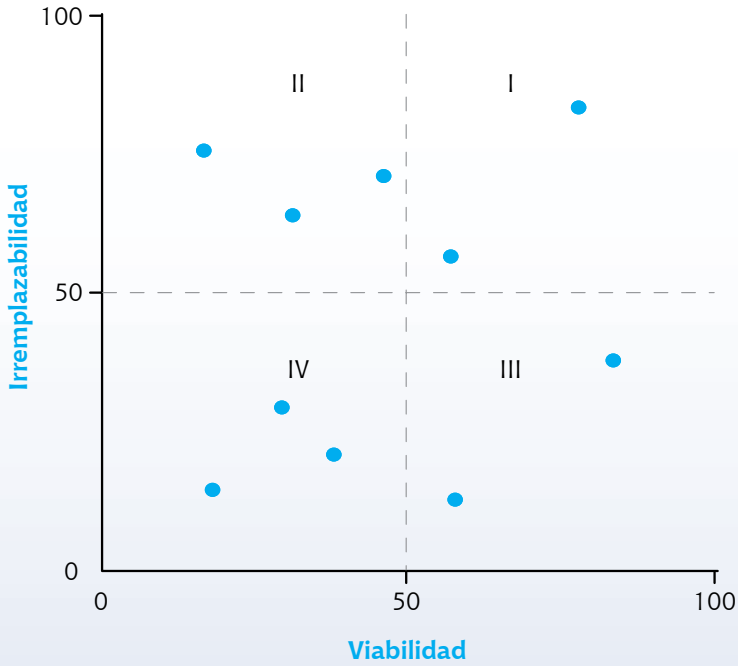
La selección de áreas por asignación de prioridades ha sido criticada porque si no se tienen metas claras de representatividad, las áreas seleccionadas no necesariamente garantizan la representación de toda la diversidad de ecosistemas y especies ni la cantidad de área requerida por ecosistema (Pressey & Nicholls, 1989). Además, áreas que obtienen igual puntaje basado en parámetros como riqueza de especies pueden diferir sustancialmente en la composición de especies (Flather *et al.*, 1997), y ciertas diferencias en la forma en que se miden los puntajes pueden producir resultados contrastantes (Bedward *et al.*, 1991). Por otra parte, aunque ambos métodos requieren un conocimiento biológico mínimo de la región, la selección por algoritmos es mucho más exigente en cuanto a la cantidad y calidad de la información.

Finalmente, con frecuencia es necesario asignar prioridades para decidir entre un número de áreas candidatas. Para esto, se ha propuesto un esquema que combina la irremplazabilidad con la vulnerabilidad de las áreas (Margules & Pressey, 2000; Noss *et al.*, 2002; Pressey & Taffs, 2001). La irremplazabilidad da una medida del valor biológico del área, mientras que la vulnerabilidad mide las amenazas que ella enfrenta. Si es posible cuantificar o al menos asignar valores en una escala proporcional a estos dos criterios, esta información puede ser analizada gráficamente como lo muestra la figura 13.4. Cada área se clasifica en una escala relativa de viabilidad y de irremplazabilidad, que va de cero (áreas con baja viabilidad y sin particularidades que la hagan irremplazable) a 100 (áreas viables y únicas o irremplazables). Las áreas con la mayor viabilidad e irremplazabilidad tienen la más alta

prioridad (cuadrante I en la figura 13.4). En el cuadrante II en orden de prioridad quedan las áreas de baja viabilidad pero alta irremplazabilidad. La prioridad III corresponde a las áreas de baja irremplazabilidad pero alta viabilidad. Finalmente, las áreas de baja clasificación en ambos criterios son de baja prioridad.

Figura 13.4

Modelo basado en un análisis de irremplazabilidad y viabilidad de las áreas, para definir prioridades de protección.



Los puntos representan áreas hipotéticas que han sido calificadas de acuerdo con estos dos criterios. Modificado de Groves (2003).

Plancha 13

Un paso esencial para la selección de áreas prioritarias de conservación consiste en la elaboración de mapas de ecosistemas originales y remanentes con el fin de efectuar un análisis de vacíos y de la viabilidad del sistema de áreas protegidas existente en una región

© WWF Colombia / Observatorio Sismológico del Suroccidente Colombiano (OSSO).

Capítulo

14

Monitoreo: ¿Se están cumpliendo los objetivos de conservación?

Por Gustavo Kattan y Luis Germán Naranjo

La gestión de áreas protegidas es un proceso complejo que requiere una revisión permanente del funcionamiento de sus distintos elementos y lo que es más importante, una evaluación periódica de los resultados obtenidos en la conservación de la biodiversidad. La información sobre la condición en la cual se encuentran los atributos de la biodiversidad en distintos momentos (estado) y sobre la intensidad de distintos factores que los afectan (presiones) es el punto de partida para evaluar las medidas de conservación que se emprenden en el área protegida (respuestas). Los resultados de un examen de esta naturaleza se convierten entonces en una guía para reforzar o ajustar las estrategias, planes y acciones de conservación, es decir, en el fundamento del manejo adaptativo de las áreas protegidas (figura 14.1).

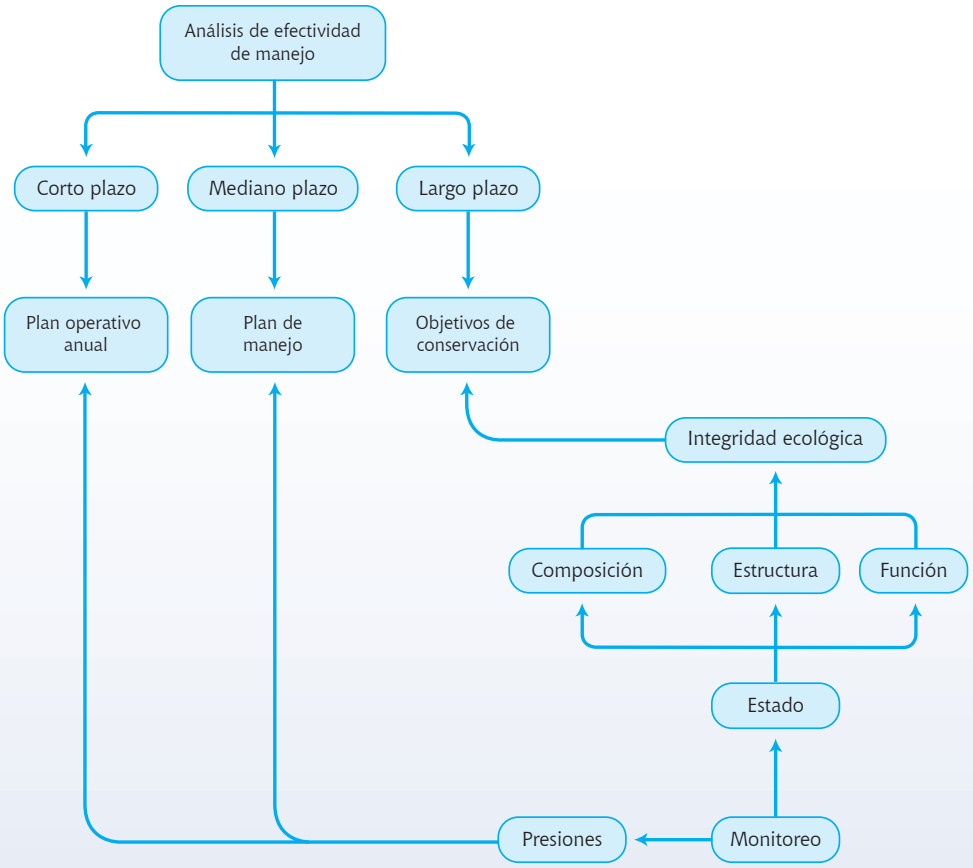
Como evaluación de *estado*, el monitoreo de la biodiversidad puede definirse entonces como un programa de investigación a largo plazo en el cual se hace seguimiento a un sistema biológico, por medio de la medición de variables físicas, químicas o biológicas, con el objetivo de determinar su condición y sus tendencias de cambio a través del tiempo (plancha 14), especialmente en relación con las *presiones* a las que está sometido el sistema. Esta condición es lo que se conoce como integridad ecológica (recuadro 14.1). Como evaluación de *respuesta,* el monitoreo de la biodiversidad evalúa el efecto de alguna acción que se toma para evitar o mitigar una amenaza o corregir una situación adversa. Stork & Samways (1995) definen el monitoreo como "una vigilancia intermitente (regular o irregular) para determinar el grado de conformidad con un estándar predeterminado o grado de desviación de una norma esperada". El monitoreo debe estar orientado al cumplimiento de metas y diseñado para revelar cambios en uno o más parámetros; el monitoreo se hace para mejorar el manejo de un sistema, para aumentar las opciones de manejo y para proveer una alarma temprana de cambios en el sistema (Stork & Samways, 1995).

El monitoreo de una o más variables, especies o ecosistemas puede hacerse con el propósito de evaluar el estado de los objetos de monitoreo por sí mismos, o para usarlos como indicadores del estado de otra cosa. Por ejemplo, el objetivo de un programa de monitoreo de una especie amenazada puede ser

mantener una vigilancia del estado de la(s) población(es), o evaluar el efecto de un programa de protección de las poblaciones que implica acciones concretas. En este caso, la especie monitoreada es el objeto de interés. Por otra parte, un programa de monitoreo de una especie podría tener el objetivo de usarla como indicadora de algo más, que puede ser el estado de otras poblaciones o el estado general de salud del ecosistema (capítulo 11). Por ejemplo, con frecuencia el monitoreo se enfoca en el estado de las poblaciones de especies invasoras, que pueden estar afectando negativamente las especies nativas o alterando la estructura de un ecosistema (capítulo 7). En este caso, el crecimiento de la población es un indicador de que está aumentando la presión sobre los sistemas nativos.

Figura 14.1

El monitoreo biológico proporciona información sobre el estado de los objetos de conservación de un área protegida, mientras que el monitoreo de presiones permite ajustar distintos componentes de los planes y estrategias diseñados para la misma



Adaptado de Zambrano *et al.*, en imprenta

Recuadro 14.1

El concepto de integridad ecológica

La necesidad de evaluar los resultados de la gestión de áreas protegidas ha conducido al planteamiento de este concepto. En principio, la integridad ecológica es sinónimo de la "salud" de los ecosistemas, referida a los síntomas de pérdida de un ecosistema o de su capacidad de carga, o de su potencial para proveer servicios*. Por esta razón, aunque en años recientes han proliferado distintas definiciones de este concepto, en general coinciden en señalar que un ecosistema saludable es estable, sostenible y activo, manteniendo su organización y autonomía a través del tiempo y la capacidad de retornar a sus condiciones originales cuando es perturbado (Costanza *et al*., 1992; Rapport *et al*., 1998a, 1998b).

Una definición ampliamente aceptada es la establecida por el Servicio de Parques Nacionales de Canadá (Parks Canada, 2006), según la cual se considera que los ecosistemas de un área tienen integridad cuando tienen sus componentes nativos intactos, incluyendo los abióticos (elementos físicos como agua y rocas), biodiversidad (composición y abundancia de especies y comunidades en un ecosistema) y procesos ecosistémicos (aquellos que determinan el funcionamiento de los ecosistemas tales como fuego, inundaciones y depredación).

Los análisis de integridad evalúan el estado actual de sistemas ecológicos y paisajes como expresión acumulativa de diferentes presiones humanas que pueden alterar la estructura de un paisaje o interferir los flujos ecológicos a través del mismo (Gardner *et al.*, 1987), o que comprometen su integridad funcional al interferir en procesos ecológicos que facilitan la persistencia de poblaciones, la diversidad alfa y su "salud" como sistema natural.

La integridad ecológica de un sistema se evalúa usualmente a través del desarrollo de indicadores que proveen información acerca del estado de un sistema ecológico a diferentes niveles de organización y en diferentes escalas temporales (Noss, 1990), que incluyen el análisis de factores que miden la composición, la estructura y la función de un sistema en un momento dado, en relación con una referencia histórica. En lugares donde los efectos de la actividad antropogénica moderna están ausentes por largo tiempo, la integridad es definida como una condición de línea base (Groves, 2003).

*(http://en.wikipedia.org/wiki/Ecological_health)

En cualquier caso, un programa de monitoreo implica un plazo considerable de tiempo (del orden de una o más décadas) y debe concebirse con la misma rigurosidad que cualquier otro programa de investigación (recuadro 14.2). Un programa de monitoreo puede concebirse en tres etapas o fases: una primera fase de investigación muy intensiva, en la que se establecen los marcos de referencia (estado base del sistema); una segunda fase (que podría iniciarse simultáneamente con la primera) en la que se hace seguimiento intensivo (muestreos frecuentes y detallados) al sistema, al menos hasta que se considere que la condición de lo que se está vigilando es estable o sigue las tendencias deseadas; y una tercera fase en la que se mantiene una vigilancia de baja intensidad (muestreos menos frecuentes y detallados). La duración de estas fases depende del sistema que se esté monitoreando y su escala espacial y temporal y del objetivo

Recuadro 14.2

Los siete hábitos de los programas efectivos de monitoreo

1. **Plantear preguntas científicas claras y bien estructuradas.** La forma como se planteen las preguntas de investigación determinará cuáles variables se van a medir, la extensión espacial del muestreo y la intensidad, frecuencia y duración de las medidas (ver Feinsinger, 2003).
2. **Evaluar, retroalimentar y adaptar el diseño.** Los problemas y las preguntas pueden cambiar en el tiempo, y el programa debe permitir acomodar estos cambios de manera que las preguntas sigan siendo relevantes y los datos sigan aportando las respuestas que se necesitan. El programa también debe tener la capacidad de incorporar nuevas tecnologías sin que se pierda la continuidad de las medidas (es decir, permitir la comparabilidad de los datos aunque hayan sido obtenidos con tecnologías diferentes).
3. **Seleccionar las medidas cuidadosamente y con una visión del futuro.** No todas las variables pueden ser monitoreadas. Se deben seleccionar medidas clave que sean medidas básicas de funcionamiento del sistema (en cualquier nivel de organización), indicadores de cambio, o medidas de particular interés humano. Las medidas deben ser representativas de la población estadística que se está monitoreando. Las medidas deben ser tan baratas como sea posible, pues este costo puede determinar la sostenibilidad a largo plazo del programa.
4. **Mantener la calidad y consistencia de los datos.** Las medidas y las colecciones de muestras deben ser rigurosas, repetibles, bien documentadas y usar métodos aceptados. Cualquier cambio en los métodos debe ser cuidadosamente evaluado y registrado, y se deben aplicar los métodos viejos y nuevos en paralelo por un tiempo para establecer su comparabilidad.
5. **Planear la conservación de las muestras y el archivamiento y accesibilidad de los datos a largo plazo.** Los metadatos deben proveer todos los detalles relevantes de colección y análisis de la información. Tanto los datos crudos como los datos procesados y los análisis deben archivarse de manera adecuada en múltiples copias separadas físicamente y deben ser accesibles. Las muestras deben conservarse de manera que puedan ser reanalizadas en el futuro si es necesario.
6. **Examinar, interpretar y divulgar la información continuamente.** La mejor manera de notar los errores o detectar tendencias es analizar los datos rigurosamente y con frecuencia. Se deben adjudicar recursos suficientes para evaluar e interpretar la información y publicar los resultados.
7. **Ejecutar el monitoreo como parte de un programa integrado de investigación.** Este programa puede incluir una diversidad de estudios y aproximaciones como la modelación, la experimentación y los estudios comparativos (entre especies o entre sitios). De esta manera se asegura que los datos son útiles y ampliamente usados.

Adaptado de Lovett *et al.*, 2007.

del monitoreo. Si lo que se desea es establecer la viabilidad de una población de una especie amenazada a 100 años, el monitoreo debería concebirse a una escala apropiada de tiempo, de manera que pueda establecer la tendencia a largo plazo, especialmente si la especie tiene tiempos de generación largos. Algunos procesos como la sucesión se-

cundaria o la restauración, al menos en algunos ecosistemas, toman muchas décadas y para monitorear sus efectos es necesario tener claro este marco de tiempo (Murcia, 1997).

El diseño de un programa de monitoreo debe considerar los siguientes aspectos (adaptado de Noss, 1990 y Spellerberg, 1991):

- Establecer claramente qué se quiere monitorear. ¿Es el objeto de monitoreo un objeto *per se* o un indicador de alguna otra cosa? En este último caso, ¿qué se quiere indicar? Esto implica establecer claramente las variables que se van a medir y si se trata de variables indicadoras, se debe tener muy claro cuál es la relación entre el indicador y lo indicado.
- Establecer las metas del programa: ¿a qué condición o tendencia se quiere llegar y en qué lapso temporal (escala temporal del sistema)?
- ¿En qué marco de tiempo (cronograma de trabajo) se va a ejecutar el programa? ¿En cuántas fases se va a ejecutar y cuál es la duración de cada fase? ¿Es esta duración adecuada a la escala temporal del sistema?
- ¿Quién va a diseñar y ejecutar el programa? El programa puede ser diseñado y ejecutado por las mismas o por diferentes personas o entidades. El "diseño" en este contexto se refiere a la formulación de preguntas específicas de investigación (que pueden ser referidas a objetivos o metas intermedias), al establecimiento de los protocolos de muestreo y del análisis de datos y manejo de la información. Esto implica determinar con qué frecuencia se van a tomar los datos y evaluar las tendencias en cada una de las fases de establecimiento de línea base, de monitoreo intensivo y de vigilancia (recuadro 14.2).
- ¿Se tiene previsto un apoyo financiero y logístico adecuado para toda la duración del programa? Si no es posible asegurar financiación a largo plazo, ¿es posible diseñar el programa de monitoreo en forma de fases o proyectos modulares, de manera que cada fase sea autocontenida y produzca resultados completos y confiables que revelen la trayectoria de cambio del sistema? De esta manera se aseguraría que al menos en la medida en que se puedan completar las diferentes fases, se va acumulando conocimiento sobre el sistema y su estado y tendencias actuales, lo cual puede apoyar la toma de decisiones.
- Establecer la línea base o marco de referencia para el monitoreo. Esto es importante para establecer el estado, valor o tendencia que se desea que tengan las variables que se van a monitorear. Primero se debe establecer si existe información previa sobre la composición, estructura y dinámica del sistema a monitorear. Si no existe, es necesario diseñar una fase de investigación en la que se establezca la línea base. Esto puede requerir la identificación de áreas o tratamientos de control. Por ejemplo, si se desea monitorear el estado de una población de una especie amenazada y ésta es la única población que existe, no hay más alternativa que monitorear esta población. Pero si existe una población que se considera que está en "buen estado" y se desea monitorear otra población que está en problemas, la primera población podría servir como control para determinar el estado "normal" de las variables que se están midiendo (por ejemplo, éxito reproductivo). Igualmente, si se desea monitorear el estado de todo un ecosistema, sería ideal tener un área de control del mismo ecosistema que se encuentre en "buen estado". Es necesario tener en cuenta que aun cuando exista información previa, puede ser necesario validarla para el sistema y momento particular que se está monitoreando.
- Se debe efectuar regularmente una validación de la funcionalidad del sistema o las variables indicadoras para asegurar-

se qué tan bien se corresponden con lo que se quiere indicar.

Finalmente, se debe tener en cuenta que el objetivo del programa de monitoreo es el de analizar el estado y las tendencias del sistema de interés, con el propósito de evaluar acciones que se han tomado y recomendar nuevas pautas de acción (figura 14.1).

Noss (1990) propone un esquema para diseñar un programa y seleccionar las variables que se van a monitorear, según el sistema al cual se le desea hacer seguimiento y los objetivos del programa particular de monitoreo (tabla 14.1). Este esquema se basa en una combinación de atributos del sistema (composición, estructura o dinámica) y escalas o niveles de organización (escala del paisaje, de las comunidades, las poblaciones o los genes).

El esquema de Noss (1990) es una guía para seleccionar la combinación de atributos y escalas más adecuados al problema particular, dependiendo de las amenazas y la escala a la cual funcionan. Por ejemplo, si un área protegida está sufriendo procesos de colonización, un programa de monitoreo podría enfocarse en evaluar las tendencias de cambio en las coberturas de ecosistemas por medio de sensores remotos (atributo: dinámica; escala: paisaje) (capítulo 3), como un indicador de la integridad ecosistémica, ya que la disminución del área y fragmentación de los ecosistemas naturales indicaría que se están alterando procesos ecológicos a gran escala, los cuales son difíciles de monitorear directamente (por ejemplo, declinación de las poblaciones de grandes depredadores). Esto sería complementario a un monitoreo más directo del estado de las amenazas en terreno (procesos de colonización).

Por otra parte, el monitoreo de una población de una especie amenazada que está restringida a un parche aislado de hábitat (la amenaza es el pequeño tamaño y aislamiento de la población) podría enfocarse en vigilar las densidades y otros parámetros estructurales de la población (atributo: estructura; escala: población). Pero en una especie longeva la densidad no es necesariamente un buen indicador de la viabilidad de la población, pues los adultos pueden sobrevivir por un largo tiempo pero no tener niveles de reproducción y reclutamiento adecuados; por lo tanto, una mejor medida puede ser el éxito reproductivo y la supervivencia de juveniles (atributo: dinámica; escala: población). Finalmente, para monitorear el estado de salud de un bosque, podría hacerse un seguimiento a la estructura de gremios de una comunidad (por ejemplo, evaluar las abundancias relativas de diferentes especies de roedores), si se tiene evidencia de que un cambio en dicha estructura refleja alteraciones en procesos ecológicos clave (por ejemplo, la desaparición de algunos depredadores puede resultar en un aumento en las abundancias de algunos roedores, lo cual produce cambios en los patrones de depredación y diseminación de semillas y la estructura de la vegetación).

Tabla 14.1

Esquema jerárquico para el monitoreo de la diversidad biológica en el cual se definen las variables que se seleccionan para ser monitoreadas en diferentes combinaciones de atributos y escalas; estas variables definen la integridad de los sistemas biológicos

ESCALA	ATRIBUTOS		
	Composición	Estructura	Función (Dinámica)
Paisaje regional	Identidad, número, distribución y proporciones de los tipos de ecosistemas/hábitat.	Heterogeneidad, tamaño, geometría y distribución espacial de los ecosistemas/tipos de hábitat.	Procesos de modificación del paisaje, interacciones entre los ecosistemas/tipos de hábitat.
Ecosistema/ comunidad	Identidad, abundancias relativas y diversidad de especies o gremios.	Fisonomía, estructura de gremios.	Productividad, herbivoría, parasitismo, frugivoría, diseminación de semillas.
Especie/ poblaciones	Abundancias absolutas o relativas de las poblaciones.	Estructura espacial, estructura de edades, proporción de sexos.	Procesos demográficos (tasas de natalidad, mortalidad, migración).
Genética	Identidad y diversidad de alelos.	Heterocigosidad, proporciones de alelos, tamaños efectivos de población.	Cambio y flujo genético, depresión por endogamia.

La tabla muestra sólo algunos ejemplos de variables de monitoreo entre muchas posibles. La selección de una o más variables depende de los objetivos del proyecto particular de monitoreo que se desea ejecutar (modificado de Noss, 1990).

Plancha 14

El monitoreo de variables como la actividad de canto de las aves, la producción de hojarasca, el crecimiento de los árboles o la actividad de mamíferos nocturnos, aporta información para establecer las tendencias de cambio en el tiempo de los sistemas biológicos y evaluar si se están cumpliendo los objetivos de conservación.

© Carolina Murcia y Gustavo Kattan

BIBLIOGRAFÍA

Adler, G. H. 2002. La regulación de las poblaciones de mamíferos. Págs. 329-343 en M. R. Guariguata & G. H. Kattan (eds.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Libro Universitario Regional, San José, Costa Rica.

Adler, G. H. & J. O. Seamon. 1991. Distribution and abundance of a tropical rodent, the spiny rat, on islands in Panama. Journal of Tropical Ecology 7:349-360.

Aide, M. & R. Grau 2004. Globalization, migration and Latin American ecosystems. Science 305:1915-1916.

Akçakaya, H. R. & P. Sjögren-Gulve. 2000. Population viability analyses in conservation planning: an overview. Ecological Bulletins 48:9-21.

Alvarez-López, H. & G. Kattan. 1995. Notes on the conservation status of resident diurnal raptors of the middle Cauca Valley, Colombia. Bird Conservation International 5:341-348.

Anderson, C. B. 2006. Invaders in an invasible land: the case of the North American beaver (*Castor canadensis*) in the Tierra del Fuego-Cape Horn region of South America. Págs. 321-322 en M. J. Groom, G. K. Meffe & C. R. Carroll (eds.). Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Anderson, D. W., J. R. Jehl, R. W. Risebrough, L. A. Woods, L. R. DeWeese & W. G. Edgecomb. 1975. Brown pelicans: improved reproduction off the southern California coast. Science 190:806-808.

Andrews, R, M. 1991. Population stability of a tropical lizard. Ecology 72:1204-1217.

Anónimo. 2002. Metodología para el análisis de efectividad del manejo de áreas protegidas con participación social. UAESPNN – Fondo Mundial para la Naturaleza Oficina de Programa Colombia – WWF OPC. Manuscrito.

Arango, N. (Editora). 2005. Bases para el diseño de sistemas regionales de áreas protegidas. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá DC, Colombia.

Arango, N., D. Armenteras, M. Castro, T. Gottsmann, O. L. Hernandez, C. L. Matallana, M. Morales, L. G. Naranjo, L. M. Renjifo, A. F. Trujillo & H. Villareal. 2003. Vacíos de conservación del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia desde una perspectiva ecorregional. WWF Colombia e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.

Arango, N. & G. Kattan. 1997. Effects of forest fragmentation on experimental nest predation in Andean cloud forest. Biological Conservation 81:137-143.

Arango, N., C. L. Matallana & J. Puyana. 2005. Planeación regional para la conservación de la biodiversidad. Págs. 15-28 en: N. Arango (ed.). Bases para el diseño de sistemas regionales de áreas protegidas. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia.

Armbrecht, I. 2003. Habitat changes in Colombian coffee farms under increasing management intensification. Endangered Species Update 20(4-5):163-178.

Armbrecht, I. & P. Chacón de Ulloa. 1999. Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. Biotropica 31:646-653.

Armbrecht, I. & M. C. Gallego. 2007. Testing ant predation on the coffee berry borer in shaded and sun coffee plantations in Colombia. Entomologia Experimentalis et Applicata 124:261-267.

Armbrecht, I & I. Perfecto. 2003. Litter-twig dwelling ant species richness and predation potential within a forest fragment and neighboring coffee plantations of contrasting habitat quality in Mexico. Agriculture, Ecosystems and Environment 97:107-115.

Armbrecht, I., L. Rivera & I. Perfecto 2005. Reduced diversity and complexity in the leaf litter ant assemblage of Colombian coffee plantations. Conservation Biology 19:897-907.

Armbrecht, I., J. Vandermeer & I. Perfecto. 2004. Enigmatic biodiversity correlations: leaf litter ant diversity responds to diverse resources. Science 304:284-286.

Armenteras, D., F. Gast & H. Villareal. 2003. Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the Eastern Andes, Colombia. Biological Conservation 113:245-256.

Babbar, L. I. & D. R. Zak. 1995. Nitrogen loss from coffee agroecosystems in Costa Rica: leaching and denitrification in the presence and absence of shade trees. Journal of Environmental Quality 24:227-233.

Banks, J. E. 2004. Divided culture: integrating agriculture and conservation biology. Frontiers in Ecology and the Environment 10:537-545.

Barbera, N, L. Hilje, P. Hanson, J. T. Longino, M. Carballo & E. de Melo. 2005. Diversidad de especies de hormigas en un gradiente de cafetales orgánicos y convencionales. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica) 72:60-71.

Barret, N. E. & J. P. Barret. 1997. Reserve design and the new conservation theory. Págs. 236-251 en S. T. A. Pickett, R. S. Ostfeld, M. Shachak & G. E. Likens (eds.). The ecological basis of conservation. Chapman and Hall, New York.

Barrett, S. C. H. 1980. Sexual reproduction in E*ichhornia crassipes* (Water Hyacinth): seed production in natural populations. Journal of Applied Ecology 17:1124-32.

Bazzaz, F. & E. Fajer. 1992. La vida de las plantas en un mundo enriquecido en CO_2. Investigación y Ciencia 266(3):6-13.

Bedward, M., R. L. Pressey & A. O. Nicholls. 1991. Scores and score classes for evaluation criteria: a comparison based on the cost of reserving all natural features. Biological Conservation 56:281-294.

Begon, M, J. L. Harper and C. R. Townsend. 1996. Ecology, individuals, populations and communities. Tercera edición. Sinauer Associates Inc. Sunderland Massachusetts.

Bierregaard, R. O., C. Gascon, T. E. Lovejoy & R. Mesquita (Editores). 2001. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press, New Haven.

Biocolombia. 2000. Diseño de estrategias, mecanismos e instrumentos requeridos para la puesta en marcha del Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia. Bogotá, Colombia. 225 p.

Blaikie, P., T. Cannon, I. Davis & B. Wisner. 1996. Vulnerabilidad, el entorno social, politico y económico de los desastres. Tercer Mundo Editores. Bogotá.

Block, W. & L. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology. Págs. 35-91 en D. M. Power (ed.). Current Ornithology. Vol. 11. Plenun Press, New York.

Borrero, J. I. 1986. La substitución de cafetales de sombrío por caturrales y su efecto negativo sobre la fauna de vertebrados. Caldasia 15:725-732.

Botero, J. E. & P. S. Baker. 2001. Coffee and biodiversity: a producer-country perspective. Págs. 94-103 en Coffee Futures: a source book of some critical issues confronting the coffee industry. The Commodities Press.

Bradshaw, A. D. 1987. The reclamation of derelict land and the ecology of ecosystems. Págs. 53-74 en W. R. Jordan, M. E. Gilpin & J. D. Aber (eds.). Restoration ecology: A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press, Cambridge.

Bradshaw, A. D. 1997. What do we mean by restoration? Págs. 8-14 en K. M. Urbanska, N. R. Webb & P. J. Edwards (eds.). Restoration ecology and sustainable development. Cambridge University Press, Cambridge.

Brook, B. W., J. J. O'Grady, A. P. Chapman, M. A. Burgmann, H. R. Akçakaya & R. Frankham. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. Nature 404:385-387.

Brown, J. H. & A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology 58:445-449.

Brown, K. S. & R. W. Hutchings. 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies. Págs. 91-110 en W. F. Laurance

& R. O. Bierregaard (eds.). Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago.

Brown, K., B. von Shoultz & E. Suomalainen. 2004. Cromosome evolution in neotropical Danaine and Ithomiinae (Lepidoptera). Hereditas 141:216-236.

Cairns, J. & K. L. Dickson.1980. Risk analysis for aquatic ecosystems. Págs. 73-83 en Biological evaluation of environmental impacts. Proceedings of a symposium. US Fish and Wildlife Service. OBS-80/26.

Calderon, E., G. Galeano & N. García (Editores). 2002. Libro Rojo de las plantas fanerógamas de Colombia. Volumen 1: Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae y Lecythidaceae. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá.

Calle, Z., E. Murgueitio & N. Calle. 2001. Enfoques silvopastoriles integrados para el manejo de ecosistemas. Ganadería productiva y sostenible. Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria, Cipav, Cali, Colombia, 65 pp.

Cardona, W. & G. Kattan. 2008. Comportamiento territorial y reproductivo del pato de torrentes (*Merganetta armata*) en la cordillera Central de Colombia. Manuscrito.

Caro, T. M. & G. O'Doherty. 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. Conservation Biology 13:805-814.

Castro, F. 1997. Introducción de la rana toro (*Rana catesbeiana*) y su situación en el Valle del Cauca. Págs 101-103 en M. E. Chaves & N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad, Colombia 1997. Tomo II, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

Chacón, P. 1997. Introducción de la hormiga loca (*Paratrechina fulva*) en Colombia. Págs. 99-100 en M. E. Chaves & N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad, Colombia 1997. Tomo II, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

Chapman, F. M. 1917. The distribution of bird life in Colombia: a contribution to a biological survey of South America. Bulletin of the American Museum of Natural History 36:1-729.

Chará, J. D. 2003. Manual de evaluación biológica de ambientes acuáticos en microcuencas ganaderas. Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria, Cipav, Cali, Colombia, 67 p.

Chávez-Campos, J. 2004. Elevational movements of large frugivorous birds and temporal variation in abundance of fruits along an elevational gradient. Ornitologia Neotropical 15:433-445.

Chávez-Navia, J. L. 2001. La cartografía social, un procedimiento para la planeación participativa al nivel local. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, Cali.

Chiarello, A. G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in southeastern Brazil. Biological Conservation 89:71-82.

Clark, M. J. 1997. Ecological restoration - the magnitude of the challenge: an outsider's view. Págs. 353-377 en K. M. Urbanska, N. R. Webb & P. J. Edwards (eds.). Restoration ecology and sustainable development. Cambridge University Press. Cambridge.

Constantino, L. M. 1998. Estado actual de algunas poblaciones de mariposas diurnas en Colombia. Págs. 354-360 en M. E. Chaves & N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad, tomo I. Diversidad biológica. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos A. von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Correa, D. & G. Kattan. 2008. Abundancia y dinámica poblacional de mariposas Ithomiinae en un bosque húmedo de montaña. Manuscrito.

Costanza, R., B.G. Norton and B.D. Haskell. 1992. Ecosystem health: new goals for environmental management. Island Press, Covelo, California. 269 p.

Coulson, T., E. A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley & B. T. Grenfell. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay Sheep. Science 292:1528-1531.

Crain, D. A. & L. J. Guillette. 1997. Endocrine-disrupting contaminants and reproduction in vertebrate wildlife. Review in Toxicology 1:47-70.

Crockett, C. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. International Journal of Primatology 19:549-579.

Curtis, H. & N. S. Barnes. 1993. Biología. Quinta edición. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires.

D'Antonio, C. M. 2000. Fire, plant invasions, and global change. Págs. 65-94 en H. A. Mooney & R. J. Hobbs (eds.). Invasive species in a changing world. Island Press, Washington DC.

Dawson, W. R., J. D. Ligon, J. R. Murphy, J. P. Myers, D. Simberloff & J. Verner. 1986. Report of the scientific advisory panel on the Spotted Owl. Condor 89:205-229.

Defler, T. 2003. Primates de Colombia. Serie de Guías Tropicales 4. Conservación Internacional, Bogotá.

Didham, R. K., P. M. Hammond, J. H. Lawton, P. Eggleton & N. E. Stork. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. Ecological Monographs 68:292-323.

Dietsch, T. V. 2003. Conservation and ecology of birds in coffee agroecosystems of Chiapas, Mexico. Disertación doctoral. University of Michigan, Natural Resources and Environment. Ann Arbor, Michigan.

Dietsch, T. V., S. M. Philpott, R. A. Rice, R. Greenberg & P. Bichier. 2004. Conservation policy in coffee landscapes. Science 303:625.

Dinerstein, E., G. Powell, D. Olson, E. Wikramanayake, R. Abell, C. Loucks, E. Underwood, T. Allnutt, W. Wettengel, T. Ricketts, H. Strand, S. O'Connor & N. Burgess.

2000. A workbook for conducting biological assessments and developing biodiversity visions for ecoregion-based conservation. WWF, Washington, DC.

Donald, P. F. 2004. Biodiversity impacts of some agricultural commodity production systems. Conservation Biology 18:17-37.

Donald, P. F., R. E. Gree & M. F. Heath. 2000. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 268:25-29.

Dony, J. G. & I. Denholm. 1995. Some quantitative methods of assessing the conservation value of ecologically similar sites. Journal of Applied Ecology 22:229-238.

DRAEL. 1977. Diccionario de la Real Academia Española de la Lengua. ESPASA. Madrid.

DRAEL. 2001. Diccionario de la Real Academia Española de la Lengua. Diccionario de la Lengua Española, 22 ed. Editorial Espasa Calpe, S.A., Madrid

Duncan, R. P., T. M. Blackburn & D. Sol. 2003. The ecology of bird introductions. Annual Review of Ecology and Systematics 34:71-98.

Durán, S. M. & G. H. Kattan. 2002. A test of the utility of exotic tree plantations for understory birds and food resources in the Colombian Andes. Biotropica 37:129-135.

Ehrlich, P. 1988. The loss of diversity. Págs. 21-27 en E. O. Wilson (ed.). Biodiversity. National Academy Press, Washington DC.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, A. A. Dadda & P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. Journal of Tropical Ecology 14:577-594.

Etter, A. 1998. Clasificación general de los ecosistemas de Colombia. Págs. 176-185 en M. E. Chaves & N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos A. von Humboldt, Bogotá.

Etter, A., C. McAlpine, S. Phinn, D. Pullar & H. Possingham. 2006a. Characterizing a tropical deforestation wave: a dynamic spatial analysis of a deforestation hotspot in the Colombian Amazon. Global Change Biology 12:1409-1420.

Etter, A., C. McAlpine, D. Pullar & H. Possingham. 2006b. Modelling the conversion of Colombian lowland ecosystems since 1940: drivers, patterns and rates. Journal of Environmental Management 79:74-87.

Etter, A. & W. van Wyngaarden. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. Ambio 29:432-439.

Etter, A. & A. Villa. 2000. Andean forest and farming systems in part of the eastern cordillera (Colombia). Mountain Research and Development 20:236-243.

Ewel, J. J. 1987. Restoration is the ultimate test of ecological theory. Págs. 31-33 en W. R. Jordan, M. E. Gilpin & J. D. Aber (eds.). Restoration ecology: A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press, Cambridge.

Fahrig, L. 2003. Effects of hábitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology and Systematics 34:487-515.

Fandiño, M.T. 1996.A framework for ecological evaluation oriented to the establishment and management of protected areas: a case study of the Santuario de Iguaque, Colombia. ITC. Publication number 45. Enschende, Netherlands.

Fandiño, M. T. & W. van Wyngaarden. 2003. Focalización de prioridades de conservación biológica para Colombia. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 62p.

Feinsinger, P. 2003. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Editorial FAN, Santa Cruz, Bolivia.

Fernández-Armesto, F. 2002. Civilizaciones, la lucha del hombre por controlar la naturaleza. Alfaguara, Buenos Aires.

Ferreira, L. V., R. M. Lemos de Sa, R. Buschbacher, G. Batmanian, N. R. Bensusan & K. Lemos. 1999. WWF Brazil, protected areas or endangered spaces. WWF Brasilia.

Ferrier, S., R. L. Pressey & T. W. Barrett. 2000. A new predictor of the irreplaceability of areas for achieving a conservation goal, its application to real-world planning, and a research agenda for further refinement. Biological Conservation 93:303-325.

Fimbel, R. A., A. Grajal & J. G. Robinson (Editores). 2001. The cutting edge: conserving wildlife in logged tropical forests. Columbia University Press, New York.

Fischer, A. & L. Vasseur. 2000. The crisis in shifting cultivation practices and the promise of agroforestry: a review of the Panamian experience. Biodiversity and Conservation 9:739-756.

Fischer, F. P., U. Schulz, H. Schubert, P. Knapp & M. Schmöger. 1997. Quantitative assessment of grassland quality: acoustic determination of population sizes of orthopteran indicator species. Ecological Applications 7:909-920.

Flather, C. H., K. R. Wilson, D. J. Dean & W. C. McComb. 1997. Identifying gaps in conservation networks: of indicators and uncertainty in geographic-based analyses. Ecological Applications 7:531-542.

Flecker, A. S. & C. Carrera. 2001. Las truchas: agresivas extranjeras en aguas andinas. Págs. 229-230 en R. Primack, R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo & F. Massardo. Fundamentos de conservación biológica: perspectiva latinoamericana. Fondo de Cultura Económica, México DF.

Fleishman, E., D. D. Murphy & P. F. Brussard. 2000. A new method for selection of umbrella species for conservation planning. Ecological Applications 10:569-579.

Foppen, R. P. B., J. P. Chardon & W. Liefveld. 2000. Understanding the role of sink patches in source-sink metapopulations: reed warbler in an agricultural landscape. Conservation Biology 14:1881-1892.

Forman, R. T. T. 1983. An ecology of the landscape. BioScience 33:535.

Franco, A., R. Cárdenas, E. C. Montoya & I. Zenner de Polanía. 2003. Hormigas asociadas con insectos chupadores en la parte aérea del cafeto. Revista Colombiana de Entomología 29:95-105.

Franco, P., K. Fierro & G. Kattan. 2006. Population densites and home range sizes of the Chestnut Wood-quail. Journal of Field Ornithology 77:85-90.

Franco, P., C. A. Saavedra & G. Kattan. 2007. Bird species diversity captured by protected areas in the Andes of Colombia: a gap analysis. Oryx 41:57-63.

Frankel, O. & M. Soulé. 1981. Conservation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge, Mass.

Fritts, T. H. & G. H. Rodda. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. Annual Review of Ecology and Systematics 29:113-40.

Futuyma, D. J. 1998. Evolutionary biology. Tercera edición. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Galindo, W. & E. Murgueitio. 2004. Herramientas de manejo sostenible para la ganadería andina. Págs 19-56 en Manejo Sostenible de los Sistemas Ganaderos Andinos. Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria, CIPAV, Cali, Colombia.

Gallego, M. C. & I. Armbrecht. 2005. Depredación por hormigas sobre la broca del café en cafetales cultivados bajo dos niveles de sombra en Colombia. Revista Manejo Integrado de Plagas, Costa Rica 76:1-9.

Gallina, S., S. Mandujano & A. González-Romero. 1996. Conservation of mammalian biodiversity in coffee plantations of central Veracruz, Mexico. Agroforestry Systems 33:13-27.

García, R. & J. Botero. 2005. Hormigas cazadoras (Formicidae: Ponerinae) en paisajes cafeteros de Colombia. Simposio insectos sociales en paisajes rurales y agroecosistemas. Libro de resúmenes V Coloquio de la Unión Internacional para el Estudio de los Insectos Sociales. Universidad del Valle, Cali, Septiembre 7-9, 2005.

Gardner, R.H., B.T. Milne, M.G. Turner, and R.V. O'Neill. 1987. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. Landscape Ecology 1:19-28.

Gómez-Posada, C. 2003. Variación en el uso del tiempo y el espacio de *Cebus apella* de acuerdo a la disponibilidad de los recursos principales en la dieta. Tesis de Maestría, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali.

Gómez-Posada, C. 2006. Biología y estado de conservación. Pág. 13-40 en C. Valderrama & G. Kattan (eds.). Plan de conservación del mono aullador (*Alouatta*

seniculus) en la región del Sirap Eje Cafetero y valle del Cauca. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Fundación EcoAndina/ WCS Colombia, Bogotá.

Gómez-Posada, C., J. Martínez, P. Giraldo & G. Kattan. 2007. Density, habitat use, and ranging patterns of red howler monkey in a Colombian Andean forest. Neotropical Primates 14:2-10.

Goulson, D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics 34:1-26.

Gove, A. D., J. D. Majer & V. Rico-Gray. 2005. Methods for conservation outside of formal reserve systems: the case of ants in the seasonally dry tropics of Veracruz, Mexico. Biological Conservation 126:328-338.

Greenberg, R., P. Bichier, A. Cruz Angon & R. Reitsma. 1997. Bird populations in shade and sun coffee plantations in central Guatemala. Conservation Biology 11:448-459.

Greenberg, R. & J. Gradwohl. 1997. Territoriality, adult survival, and dispersal in the Checker-throated Antwren in Panama. Journal of Avian Biology 28:103-110.

Groom, M. J. 2006. Threats to biodiversity. Págs. 63-109 en M. J. Groom, G. K. Meffe & C.R. Carroll (eds.). Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Groom, M. J., G. K. Meffe & C. R. Carroll. 2006. Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Groves, C. R. 2003. Drafting a conservation blueprint: a practicioner's guide to planning for biodiversity. Island Press, Washington DC.

Groves, C. R., D. B. Jensen, L. Valutis, K. H. Redford, M. L. Shaffer, J. M. Scott, J. V. Baumgartner, J. V. Higgins, M. W. Beck & M. G. Anderson. 2002. Planning for biodiversity conservation: putting conservation science into practice. BioScience 52:499-512.

Groves, C. R., L. Valutis, D. Vosick, B Neely, K. Wheaton, J. Touval & B. Runnels. 2000. Designing a geography of hope: a practitioner's handbook for ecoregional conservation planning. The Nature Conservancy, Washington, DC.

Guillete, E. A, M. M. Meza, M. G. Aguilar, A. D. Soto & I. E. García. 1998. An anthropological approach to the evaluation of preschool children exposed to pesticides in Mexico. Environmental Health Perspectives 106:347-353.

Guillette, L. J. 1994. Endocrine-disrupting environmental contaminants and reproduction: lessons from the study of wildlife. Págs. 201-207 en D. R. Popkin & L. J. Peddle (eds.). Women´s health today: perspectives on current research and clinical practice. Parthenon Publ. Group, New York.

Guillete, L. J. 1998. Endocrine disrupting contaminants and alligator embryos: a lesson from wildlife. Págs. 72-88 en G. Eisenbrand, H. Daniel, A. D. Dayan, P. E. Elias, W. Grunow, F. H. Kemper, E. Loser, M. Metzler & J. Schlatter (eds.). Hormonally active agents in food. Wiley.

Gutierrez, F. de P. & H. Alvarado. 1997. Introducción de especies en ecosistemas acuáticos. Págs. 106-110 en M. E. Chaves & N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad, Colombia 1997. Tomo II, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

Hanski, I. A. & M. E. Gilpin (Editores). 1997. Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution. Academic Press, San Diego.

Hanson, A. H., R. P. Neilson, V. H. Dale, C. H. Flather, L. R. Iverson, D. J. Currie, S. Shafer, R. Cook & P. J. Bartlein. 2001. Global change in forest: responses of species, communities, and biomes. BioScience 51:765-779.

Hartl, D. L. 2000. A primer of population genetics. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Hayes, T. K., M. Tsui, A. Hoang, C. Haeffele & A. Vonk. 2002. Feminization of male frogs in the wild. Nature 351:21-22.

Henao, L. D. & J. Ruiz-Palma. 1996. Estado actual de la tortuga bache (*Chelydra serpentina acutirostris*) en el Valle del Cauca. Cacería y cautiverio en la comunidad de San Cipriano, Buenaventura. Págs. 157-160 en H. Osorio (ed.). Investigación y manejo de fauna para la construcción de sistemas sostenibles. CIPAV, Cali.

Hernández, R. J, C. M. Ospina, D. E. Gómez, J. A. Godoy, F. A. Aristizábal, J. N. Patiño & J. A. Medina. 2004. El nogal cafetero (*Cordia alliodora* (Ruiz y Pavón) Oken). Guías Silviculturales. Federación Nacional de Cafeteros de Colombia y Cenicafé. Manizales, Colombia.

Holway, D. A., L. Lach, A. V. Suarez, N. D. Tsutsui & T. J. Case. 2002. The causes and consequences of ant invasions. Annual Review of Ecology and Systematics 33:181-233.

Horwich, R. 1998. Effective solutions for howler conservation. International Journal of Primatology 19:579-599.

Huston, M. A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. Oikos 86:393-401.

Ibarra-Núñez, G. 1990. Los artrópodos asociados a cafetos en un cafetal mixto del Soconusco, Chiapas, México: variedad y abundancia. Folia Entomológica Mexicana 79:207-231.

Ibarra-Núñez, G. & J. A. García-Ballinas. 1998. Diversidad de tres familias de arañas tejedoras (Araneae:Araneidae, Tetragnathidae, Theridiidae) en cafetales del Soconusco, Chiapas, México. Folia Entomologica Mexicana 102:11-20.

IDEAM. 2001. Primera comunicación nacional ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el cambio climático. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Ministerio del Medio Ambiente y PNUM, Bogotá.

IDEAM. 2002. Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición hotspot y global climate tensor. Ministerio de Medio Ambiente, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo, Bogotá, Colombia.

IPCC. 2001. Climate change 2001. The scientific basis. Contribution of working group I to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Camdridge University Press, Cambridge.

Izawa, K. 1997. Stability of the home range of red howler monkeys. Field Studies Fauna Flora La Macarena Colombia 11:41-46.

Jullien, M. & J. M. Thiollay. 1996. Effects of rain forest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human-made gradients in French Guiana. Journal of Biogeography 23:7-25.

Karr, J. R. & E. W. Chu. 1995. Ecological integrity: reclaiming lost connections. Págs. 34-48 en L. West & J. Lemon (eds.). Perspectives in ecological integrity. Kluwer Associated Publishers, Dordrecht, Netherlands.

Karr, J. R. & D. R. Dudley. 1981. Ecological perspectives on water quality goals. Environmental Management 5:55-68.

Kattan, G. 1992. Rarity and vulnerability: the birds of the Cordillera Central of Colombia. Conservation Biology 6:64-70.

Kattan, G. H. 1993. The effects of forest fragmentation on frogs and birds in the Andes of Colombia: implications for watershed management. Págs 11-13 en J. K. Doyle & J. Schelhas (eds.). Forest remnants in the tropical landscape: benefits and policy implications. Smithsonian Migratory Bird Center, Washington, DC.

Kattan, G. H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. Págs. 561-590 en M. R. Guariguata & G. H. Kattan (eds.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica.

Kattan G. H. 2005. Planificando el Edén: principios fundamentales en el diseño de sistemas regionales de áreas protegidas. Págs 51-80 en N. Arango (ed.). Bases para el diseño de sistemas regionales de áreas protegidas. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá DC, Colombia.

Kattan, G. H. & H. Álvarez-López. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. Págs 3-18 en J. Schelhas & R. Greenberg (eds.). Forest patches in tropical landscapes. Island Press, Washington, DC.

Kattan, G. H., H. Alvarez-López & M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. Conservation Biology 8:138-146.

Kattan, G. H. & J. W. Beltrán. 2002. Rarity in antpittas: territory size and population density of five *Grallaria* spp. in a regenerating habitat mosaic in the Andes of Colombia. Bird Conservation International 12:231-240.

Kattan, G. H. & P. Franco. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. Global Ecology and Biogeography 13:451-458.

Kattan, G. H., P. Franco, V. Rojas & G. Morales. 2004a. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. Journal of Biogeography 31:1829-1839.

Kattan, G. H., P. Franco, C. A. Saavedra-Rodríguez, C. Valderrama, V. Rojas, D. Osorio & J. Martínez. 2006a. Spatial components of bird diversity in the Andes of Colombia: implications for designing a regional reserve system. Conservation Biology 20:1203-1211.

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

Kattan, G. H., A. León, G. Corredor, W. Beltrán & M. Parada. 2006b. Distribution and population density of the endangered Cauca Guan P*enelope perspicax*. Bird Conservation International 16: 299-307.

Kattan, G. H. & C. Murcia. 2003. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. Págs. 183-200 en G. A. Bradshaw & P. A. Marquet (eds.). How landscapes change: human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas. Ecological Studies vol. 162, Springer Verlag, Berlin.

Kattan, G. H., C. Valderrama, A. F. Trujillo & V. Rojas-Díaz. 2004c. Análisis de representatividad en el SIRAP-EC. Págs. 33-50 en Análisis de representatividad y biodiversidad para la construcción del Sistema Regional de Áreas Protegidas del eje cafetero SIRAP-EC. Fundación Ecoandina / Programa Colombia de Wildlife Conservation Society y World Wildlife Fund-Colombia. Cali, Colombia.

Keddy, P. A. 2000. Wetland ecology: principles and conservation. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

Kiester, A. R., J. M. Scott, B. Csuti, R. F. Noss, B. Butterfield, K. Sahr & D. White. 1996. Conservation prioritization using GAP data. Conservation Biology 10:1332-1342.

Kimbrell, A. 2002. Corporate lies, rusting the myths of industrical agriculture. Págs. 49-62 en A. Kimbrell (ed.). Fatal harvest, the tragedy of industrial agriculture. Foundation for Deep Ecology. Island Press. Sausalito California.

Klein, A. M., I. Steffan-Dewenter, D. Buchori & T. Tscharntke. 2002. Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. Conservation Biology 16:1003-1014.

Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beeetle communities in central Amazonia. Ecology 70:1715-1725.

Koelle, K. & J. Vandermeer. 2005. Dispersal-induced desynchronization: from metapopulations to metacommunities. Ecology Letters 8:167-175.

Kolar, C. S. & D. M. Lodge. 2000. Freshwater nonindigenous species: interactions with other global changes. Págs. 3-30 en H. A. Mooney & R. J. Hobbs (eds.). Invasive species in a changing world. Island Press, Washington DC.

Kremen, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural area monitoring. Ecological Applications 2:203-217.

Lacher, T. E., R. D. Slack, L. M. Coburn & M. I. Goldstein. 1999. The role of agroecosystems in wildlife biodiversity. Págs. 147-165 en W. W. Collins & C. O.

Qualset (eds.). Biodiversity in agroecosystems. CRC Press LLC. Boca Raton, Florida.

Lambeck, R. J. 1997. Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. Conservation Biology 11:849-856.

Landres, P. B., J. Verner & J. W. Thomas. 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. Conservation Biology 2:316-328.

Leader-Williams, N., J. Harrison & M. J. B. Green. 1990. Designing protected areas to conserve natural resources. Sci. Progress Oxford 74:189-204.

Leck, C. F. 1979. Avian extinctions in an isolated tropical wet-forest preserve, Ecuador. Auk 96:343-352.

Ledley, T. S., E. T. Sundquist, S. E. Schwartz, D. K. Hall, J. D. Fellows & L. T. Killen. 1999. Climate change and greenhouse gases. EOS 80:453-462.

Lehmann, F. C. 1957. Contribuciones al estudio de la fauna de Colombia XII. Novedades Colombianas 1(3): 101-156.

Leighton, M. & D. R. Leighton. 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. Págs 181-196 en S. L. Sutton, T. C. Whitmore & A. C. Chadwick (eds.). Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell Scientific, UK.

Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of the Entomological Society of America 15:237-240.

Li, H. W. 1995. Non-native species. Págs 427-458 en E. T. LaRoe, G. S. Farris, C. E. Puckett, P. D. Doran & M. J. Mac (eds.). Our living resources: a report to the nation of the distribution, abundance, and health of U.S. plants, animals, and ecosystems. U.S. Department of the Interior, National Biological Service. Washington DC.

Linares, R. 1997. Introducción de especies forestales. Págs. 104-105 en M. E. Chaves & N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad, Colombia 1997. Tomo II, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

Lincoln, R. J., G. A. Boxshall & P. F. Clark. 1998. A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge University Press, Cambridge.

Lindenmayer, D. B., A. D. Manning, P. L. Smith, H. P. Possingham, J. Fischer, I. Oliver & M. A. McCarthy. 2002. The focal-species approach and landscape restoration: a critique. Conservation Biology 16:338-345.

Lizarralde, M. S. & C. Venegas. 2001. El castor: un ingeniero exótico en las tierras más australes del planeta. Págs. 231-232 en R. Primack, R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo & F. Massardo. Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica, México DF.

Lovett, G. M., D. A. Burns, C. T. Driscoll, J. C. Jenkins, M. J. Mitchell, L. Rustad, J. B. Shanley, G. E. Likens & R. Haeuber. 2007. Who needs environmental monitoring? Frontiers in Ecology and the Environment 5:253-260.

Lugo, A. E. 2006. Maintaining an open mind on nonnative species. Págs. 296-297 en M. J. Groom, G. K. Meffe & C. R. Carroll (eds.). Principles of Conservation Biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Margules, C. R., A. O. Nicholls & R. L. Pressey. 1988. Selecting networks of reserves to maximise biological diversity. Biological Conservation 43:63-76.

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

Mas, A. H. 1999. Butterflies as biodiversity indicators and shade coffee certification in Chiapas, Mexico. Tesis de M. Sc. University of Michigan, School of Natural Resources and Environment, Ann Arbor, Michigan, US.

Mas, A. H. & T. V. Dietsch. 2003. An index of management intensity for coffee agroecosystems to evaluate butterfly species richness. Ecological Applications 13:1491-1501.

McArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

McCannan, K. S. 2000. The diversity-stability debate. Nature 405:228-233.

McNeely, J. A. & S. J. Scheer. 2003. Ecoagriculture, strategies to feed the world and save biodiversity. Island Press, Washington DC.

Medina, C. A., F. Escobar & G. H. Kattan. 2002. Diversity and habitat use of dung beetles in a restored Andean landscape. Biotropica 34:181-187.

Meffe, G. K. & R. C. Carroll. 1994. Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Mendoza, J., G. Kattan & J. de Jong. 2008. Landscape and resource correlates of frugivorous bird distribution in tropical mountain forests. Manuscrito.

Miller, R. I. & P. White. 1986. Considerations for preserve design based on the distribution of rare plants in the Great Smokey Mountains National Park, USA. Environmental Management 10:119-124.

Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. 2001. Política para el desarrollo agropecuario ambientalmente sostenible. Versión para la presentación ante el Consejo Nacional Ambiental. Bogotá, Colombia, noviembre de 2001.

Ministerio del Medio Ambiente. 2002. Plan de manejo Parque Nacional Natural Los Nevados y su zona amortiguadora. MMA, CRQ, Cortolima, Corpocaldas, Carder, UAESPNN, Pereira, Colombia. 525 pp.

Moguel, P. & V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. Conservation Biology 13:11-21.

Mojica, J. I., G. Galvis, I. Harrison & J. Lynch. 2002. R*hizosomichthys totae*. Págs. 219-222 en J. I. Mojica, C. Castellanos, S. Usma & R. Álvarez (eds.). Libro Rojo de los peces dulceacuícolas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Instituto Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá.

Molina, J. 2000. Diversidad de escarabajos coprofagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en matrices de la zona cafetera (Quindío-Colombia). Pág. 29 en Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (Editores). Memorias Foro Internacional Café y Biodiversidad. Agosto 10-12, Chinchiná, Colombia.

Monro, A., D. Alexander, J. Reyes, M. Renderos & N. Ventura. 2002. Árboles de los cafetales de El Salvador. Darwin Initiative Project 162/8/150. Tecnoimpresos, El Salvador.

Morton, E. S. & B. J. M. Stutchbury. 2000. Demography and reproductive success in the Dusky Antbird, a sedentary tropical passerine. Journal of Field Ornithology 71:493-500.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends in Ecology and Evolution 10:58-62.

Murcia, C. 1997. Evaluation of Andean alder as a catalyst for the recovery of tropical cloud forests in Colombia. Forest Ecology and Management 99:163-170.

Murgueitio, E. 1999. Reconversión social y ambiental de la ganadería bovina en Colombia. World Animal Review, FAO, Roma No. 93, pp 2-15.

Murgueitio, E. 2003. Sistemas agroforestales para la producción ganadera en Colombia. En: Ganadería. Desarrollo Sostenible y Medio Ambiente. Taller Internacional. Instituto de Investigaciones de Pastos y Forrajes (IIPF – Minagri), Instituto de Ciencia Animal (ICA – MES), NCTR / Internacional Agricultural Centre (IAC), Holanda. La Habana, Cuba. Marzo 2003.

Murgueitio E. & Z. Calle. 1999. Diversidad biológica en sistemas de ganadería bovina en Colombia. Págs 53-72 en: Agroforestería para la producción animal en América Latina. Estudio FAO Producción y Sanidad Animal 143. Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación –FAO, Roma.

Murgueitio, E. & M. Ibrahim. 2001. Agroforestería pecuaria para la reconversión de la ganadería en Latinoamérica. Livestock Research for Rural Development 13(2).

Muriel, S. B. 2007. Efecto de la matriz sobre la estabilidad de las comunidades de mariposas Ithomiinae de parches de bosque andino. Disertación doctoral, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali.

Myers, N. 1988. Tropical forests and their species: going, going…? Págs. 28-35 en E. O. Wilson (ed.). Biodiversity. National Academy Press, Washington, DC.

Naranjo, L. G. & G. Kattan. En imprenta. Consideraciones ecológicas para el diseño del Sistema Regional de Áreas Protegidas del Eje Cafetero. En M. S. Guevara & E. P. López (eds.). SIRAP Eje Cafetero: experiencias y proyecciones. Corporación Autónoma Regional de Risaralda, Pereira.

Newmark, W. D. 1995. Extinction of mammal populations in western North American national parks. Conservation Biology 9:512-526.

Newmark, W. D. 1996. Insularization of Tanzanian parks and the local extinction of large mammals. Conservation Biology 10:1549-1556.

Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conservation Biology 4:355-364.

Noss, R. F. 1991. Landscape connectivity: different functions at different scales. Págs. 27-39 en W. E. Hudson (ed.). Landscape linkages and biodiversity. Island Press, Washington, DC.

Noss, R. F., C. Carroll, K. Vance-Borland & G. Wuerthner. 2002. A multicriteria assessment of irreplaceability and vulnerability of sites in the Greater Yellowstone Ecosystem. Conservation Biology 16:895-908.

Noss, R. F., E. Dinerstein, B. Gilbert, M. Gilpin, B. J. Miller, J. Terborgh & S. Trombulak. 1999. Core areas: where nature reigns. Págs. 99-128 en M. E. Soulé & J. Terborgh (eds.). Continental conservation: scientific foundations of regional reserve networks. Island Press, Washington, DC.

Noss, R. F. & L. D. Harris. 1986. Nodes, networks, and MUMs: preserving diversity at all scales. Environmental Management 10:299-309.

Noss, R. F., H. B. Quigley, M. G. Hornocker, T. Merril & P. C. Paquet. 1996. Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. Conservation Biology 10:949-963.

O'Brien, T. G. & M. F. Kinnaird. 2004. Response to Dietsch et al. Science 303:625-626.

Oatley, T. B., L. G. Underhill & G. J. B. Ross. 1992. Recovery rate of juvenile Cape Gannets: a potential indicator of marine conditions. Colonial Waterbirds 15:140-143.

Odum, E. 1986. Ecología. Interamericana. Tercera edición, México.

Önal, H. 2003. First-best, second-best, and heuristic solutions in conservation reserve site selection. Biological Conservation 115:55-62.

Ortega, A. 2005. Determinación del área de actividad y uso del hábitat de la tortuga bache *Chelydra serpentina acutirostris* reintroducida y silvestre en las madreviejas de La Trozada, El Madrigal, y La Herradura utilizando la técnica de radiotelemetría. Informe técnico presentado a la Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC. Fundación EcoAndina/WCS Colombia, Cali.

Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. American Naturalist 100:65-75.

Palminteri, S., G. Powell & L. G. Naranjo (Editores.) 2002. Visión de la biodiversidad de los Andes del norte. WWF, Cali, Colombia.

Paoletti, M. G. 1995. Biodiversity, traditional landscapes and agroecosystem management. Landscape and Urban Planning 31:117-128.

Paoletti, M. G., D. Pimentel, B. R. Stinner & D. Stinner. 1992. Agroecosystem biodiversity: matching production and conservation biology. Agriculture, Ecosystems and Environment 40:3-23.

Parsons, J. J. 1972. Difusión de los pastos africanos en los trópicos americanos. Págs 355-370 en J. Molano (ed.). Las regiones tropicales americanas: visión geográfica. Fondo FEN Colombia, Bogotá, Colombia.

Pearson, D. L. & F. Cassola. 1992. World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. Conservation Biology 6:376-391.

Peres, C. A. & J. W. Terborgh. 1995. Amazonian nature reserves: an analysis of the defensibility status of existing conservation units and design criteria for the future. Conservation Biology 9:34-46.

Perfecto, I. 2003. Conservation biology and agroecology: de un pájaro las dos alas. Endangered Species Update 20(4-5):133-145.

Perfecto, I. & I. Armbrecht. 2003. The coffee agroecosystem in the Neotropics: combining ecological and economic goals. Págs. 159-194 en J. Vandermeer (ed). Tropical agroecosystems. CRC Press, Boca Raton, Florida.

Perfecto, I., I. Armbrecht, S. M. Philpott, L. Soto-Pinto & T. V. Dietsch. 2007. Shade coffee and the stability of forest margins in northern Latin America. Págs. 227-263 en T. Tscharntke, C. Leuschner, M. Zeller, E. Guhardja & A. Bidin (eds.). The stability of tropical rainforest margins: linking ecological, economic and social constraints of land use and conservation. Springer Verlag, Berlin.

Perfecto, I., A. Mas, T. Dietsch & J. Vandermeer. 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. Biodiversity and Conservation 12:1239-1252.

Perfecto, I., R. A. Rice, R. Greenberg & M. E. Van der Voort. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. BioScience 46:598-608.

Perfecto, I., & J. Vandermeer. 1994. Understanding biodiversity loss in agroecosystems: reduction of ant diversity resulting from transformation of the coffee ecosystems in Costa Rica. Entomology Trends in Agricultural Science 2:7-13.

Perfecto, I. & J. Vandermeer. 2002. The quality of the agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. Conservation Biolology 16:174-182.

Perfecto, I., J. Vandermeer, P. Hanson, & V. Cartin. 1997. Arthropod diversity loss and the transformation of a tropical agroecosystem. Biodiversity and Conservation 6:935-945.

Perfecto, I., J. H. Vandermeer, G. Lopez-Bautista, G. Ibarra-Núñez, R. Greenberg, P. Bichier & S. Langridge. 2004. Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds. Ecology 85:2677-2681.

Peterson, A., V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, J. Bartley, R. Buddemeier & A. Navarro-Sigüenza. 2001. Effects of global change on geographic distributions of Mexican Cracidae. Ecological Modelling 144:21-30.

Philpott, S. M. & T. Dietsch. 2003. Coffee and conservation: a global context and the value of farmer involvement. Conservation Biology 17:1844-1846.

Philpott, S. M., R. Greenberg, P. Bichier & I. Perfecto. 2004. Impacts of major predators on tropical agroforest arthropods: comparison within and across taxa. Oecologia 140:140-149.

Philpott, S. M., I. Perfecto & J. Vandemeer. 2006. Effects of management system and season on arboreal ant diversity and abundance in coffee agroecosystems. Biodiversity and Conservation 15:139-155.

Pianka, E. R. 1978. Evolutionary ecology. Harper & Row, Publishers. New York.

Pickett, S. T. A. & L Cadenasso. 1995. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. Science 269:331-334.

Pickett, S. T. A. & J. N. Thompson. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. Biological Conservation 13:27-37.

Pimentel, D., U. Stachow, D. A. Takacs, H. W. Brubaker, A. R. Dumas, J. J. Meaney, J. A. S. O'Neil, D. E. Onsi, & D. B. Corzilius. 1992. Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. BioScience 42:354-362.

Pimm, S. L. 1998. Extinction. Págs. 20-38 en W. J. Sutherland (ed.). Conservation: science and action. Blackwell Science Ltd. Oxford.

Pineda, E., C. Moreno, F. Escobar & G. Halffter. 2005. Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. Conservation Biology 19:400-410.

Powell, G. V. N. & R. Bjork. 1995. implications of intratropical migration on reserve design: a case study using *Pharomacrus mocinno*. Conservation Biology 9:354-362.

Pressey, R. L. 1994. *Ad hoc* reservations: forward or backward steps in developing representative reserve systems? Conservation Biology 8:662-668.

Pressey, R. L., T. C. Hager, K. M. Ryan, J. Schwarz, S. Wall, S. Ferrier & P. M. Creaser. 2000. Using abiotic data for conservation assessments over extensive regions: quantitative methods applied across New South Wales, Australia. Biological Conservation 96:55-82.

Pressey, R. L. & A. O. Nicholls 1989. Efficiency in conservation evaluation: scoring versus iterative approaches. Biological Conservation 50:199-218.

Pressey, R. L. & K. H. Taffs. 2001. Scheduling conservation action in production landscapes: priority areas in western New South Wales defined by irreplaceability and vulnerability to vegetation loss. Biological Conservation 100:355-376.

Pretty, J. 2002. Agri-culture: reconnecting people, land and nature. Earthscan Publications Limited, London.

Primack, R. B. & J. Ros. 2002. Introducción a la biología de la conservación. Editorial Ariel Ciencia, Barcelona.

Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo & F. Massardo. 2001. Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica, México DF.

Rabinowitz, D., S. Cairns & T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. Págs. 182-204 en M. E. Soule (ed.). Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Rahel, F. J. 2002. Homogenization of freshwater faunas. Annual Review of Ecology and Systematics 33:291-315.

Raloff, J. 1994. The gender benders: are environmental "hormones" emasculating wildlife? Science 145 (2):24-27.

Ramos-Suárez, M. P., H. Morales, L. Ruiz-Montoya, L. Soto-Pinto & P. Rojas-Fernández. 2002. ¿Se mantiene la diversidad de hormigas con el cambio de bosque mesófilo a cafetales? Págs. 16-30 en A. Monro & M. C. Peña. Actas del simposio café y biodiversidad. Revista Protección Vegetal, Año 12 (2) Edición Especial. San Salvador.

Rappole, J. H., D. I. King & J. H. Vega Rivera. 2003. Coffee and conservation. Conservation Biology 17:334-336.

Rapport, D., R. Costanza, P.R. Epstein, C. Gaudet, & R. Levins (Eds.). 1998a. Ecosystem Health. Blackwell Science, New York.

Rapport, D. J., R. Costanza & A. J. McMichael. 1998b. Assessing ecosystem health. Trends in Ecology and Evolution 13:397-402.

Raven, P. & G. Johnson. 1986. Biology. Times Mirror /Mosby College Publishing, USA.

Redford, K. H. & P. Feinsinger. 2001. The half-empty forest: sustainable use and the ecology of interactions. Págs. 371-399 en J. D. Reynolds, G. M. Mace, K. H. Redford & J. G. Robinson (eds.). Conservation of exploited populations. Cambridge University Press, Cambridge.

Renjifo, L. M. 1999. Composition changes in a sub-Andean avifauna after long-term forest fragmentation. Conservation Biology 13:1124-1139.

Renjifo, L. M. 2001. Effects of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of sub-Andean bird species. Ecological Applications 11:14-31

Renjifo, L. M., A. M. Franco, J. D. Amaya, G. H. Kattan & B. López-Lanús (Editores). 2002. Libro Rojo de especies de aves amenazadas de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia.

Restrepo, C. & L. G. Naranjo. 1987. Recuento histórico de la disminución de humedales y la desaparición de la avifauna acuática en el Valle del Cauca, Colombia.

Págs. 43-45 en H. Álvarez-López, G. Kattan & C. Murcia (eds.). Memorias III Congreso de Ornitología Neotropical. SVO, ICBP, Universidad del Valle, Cali.

Ricketts, T. H., G. C. Daily, P. R. Ehrlich & J. P. Fay. 2001. Countryside biogeography of moths in a fragmented landscape: biodiversity in native and agricultural habitats. Conservation Biology 15:378-388.

Ricklefs, R. 1998. Invitación a la ecología: la economía de la naturaleza. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires.

Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. Species diversity: regional and historical influences. Págs. 350-363 en R. E. Ricklefs & D. Schluter (eds.). Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago, USA.

Risser, P. G., J. R. Karr & R. T. T. Forman. 1984. Landscape ecology: directions and approaches. Special Publication Number 2. Illinois Natural History Survey, Illinois, USA.

Rivero Blanco, C., E. Yerena, Z. Martínez & H. Angel. 2001. Evaluación del sistema de parques nacionales de Venezuela. FUDENA, Caracas.

Robinson, J. & J. Ramírez. 1982. Conservation biology of Neotropical primates. Págs. 329-344 en M. A. Mares & H. H. Genoways (eds.). Mammalian biology in South America. University of Pittsburgh Press, USA.

Robinson, W. D. 1999. Long-term changes in the avifauna of Barro Colorado Island, Panama, a tropical forest isolate. Conservation Biology 13:85-97.

Rodrigues, A. S. L., J. O. Cerdeira & K. J. Gaston. 2000. Flexibility, efficiency, and accountability: adapting reserve selection algorithms to more complex conservation problems. Ecography 23:565-574.

Rodrigues, A. S. L. & K. J. Gaston. 2001. How large do reserve networks need to be? Ecology Letters 4:602-609.

Rojas, L., C. Godoy, P. Hanson, C. Klein & L. Hilje. 2001. A survey of homopteran species (Auchenorrhyncha) from coffee shrubs and poro and laurel trees in shaded coffee plantations, in Turrialba, Costa Rica. Revista de Biología Tropical 49:1057-1065.

Roncancio, N., G. Kattan & A. López. 2008. Densidad y tamaño poblacional de la pava caucana (*Penelope perspicax*) en un fragmento de bosque aislado. Manuscrito.

Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, USA.

Rudran, R. & E. Fernández-Duque. 2003. Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela. International Journal of Primatology 24:925-947.

Rueda-Almonacid, J. V., J. D. Lynch & A. Amézquita (Editores). 2004. Libro Rojo de anfibios de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Conservación Internacional Colombia, Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá.

Rylands, A. B., R. A. Mittermeirer & E. Rodríguez-Luna. 1995. A species list for the new world primates (Platyrrhini): distribution by country, endemism and conservation status according to the Mace-Land system. Neotropical Primates 3 (suppl):113-160.

Ryti, R. T. 1992. Effect of the focal taxon on the selection of nature reserves. Ecological Applications 2:404-410.

Sadeghian, S. 2000. Diversidad de mesoorganismos del suelo en la zona cafetera. Pág. 20 en Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (eds.). Memorias Foro Internacional Café y Biodiversidad. Agosto 10-12, Chinchiná, Colombia.

Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson & S. G. Séller. 2001. The population biology of invasive species. Annual Review of Ecology and Systematics 32:305-332.

Sanderson, E. W., K. H. Redford, A. Vedder, P. B. Copolillo & S. E. Ward. 2002. A conceptual model for conservation planning based on landscape species requirements. Landscape and Urban Planning 58:41-56.

Saunders, D., R. Hobbs & C. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. Conservation Biology 5:18-32.

Scatena, F. N. 2002. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica. Págs 23-41 en M. R. Guariguata & G. H. Kattan (eds.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Libro Universitario Regional, Costa Rica.

Schroth, G., G. da Fonseca, C. A. Harvey, C. Gascon, H. L. Vasconcelos, A. N. Izac, A. Angelsen, B. Finegan, D. Kaimowitz, U. Krauss, S. G. Laurance, W. F. Laurance, R. Nasi, L. Naughton-Treves, E. Niesten, D. M. Richardson, E. Somarriba, N. Tucker, G. Vincent & D. S. Wilkie. 2004. Agroforestry and biodiversity conservation in tropical Landscapes – a synthesis. Págs 1-14 en G. Schroth, G. A. da Fonseca, C. Harvey, C. Gascon, H. L. Vasconcelos & A. M. N. Izac (eds.). Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes. Island Press, Washington DC.

Scott, J. M., B. Csuti & S. Caicco. 1991. Gap analysis: assessing protection needs. Págs. 15-26 en W. E. Hudson (ed.) Landscape linkages and biodiversity. Island Press, Washington DC.

Scott, J. M., B. Csuti, R. G. Wright, P. J. Crist & M. D. Jennings. 1999. Regional approaches to managing and conserving biodiversity. Págs. 55-70 en R. K. Baydack, H. Campa & J. B. Haufler (eds.). Practical approaches to the conservation of biological diversity. Island Press, Washington DC.

Shriar, A. J. 2000. Agricultural intensity and its measurement in frontier regions. Agroforestry Systems 49:301-318.

Siebert, S. F. 2002. From shade- to sun-grown perennial crops in Silawesi, Indonesia: implications for biodiversity conservation and soil fertility. Biodiversity and Conservation 11:1889-1902.

Sieving, K. E. & J. R. Karr. 1997. Avian extinction and persistence mechanisms in lowland Panama. Págs. 156-170 en W. F. Laurance & R. O. Bierregaard (eds.).

Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago.

Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. Annual Review of Ecology and Systematics 19:473-511.

Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? Biological Conservation 83:247-257.

Smith, P. G. R. & J. B. Theberge. 1986. A review of criteria for evaluating natural areas. Environmental Management 10:715-734.

Smith, P. G. R. & J. B. Theberge. 1987. Evaluating natural areas using multiple criteria: theory and practice. Environmental Management 11:447-460.

Society for Ecological Restoration Science and Policy Working Group. 2002. The SER primer in Ecological Restoration. www.ser.org.

Somarriba, E., C. A. Harvey, M. Samper, F. Anthony, J. González, C. Staver & R. A. Rice. 2004. Biodiversity conservation in Neotropical coffee (*Coffea arabica*) plantations. Págs. 198-226 en G. Schroth, G. A. da Fonseca, C. Harvey, C. Gascon, H. L. Vasconcelos & A. M. N. Izac (eds.). Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes. Island Press, Washington, DC.

Sossa, J. & F. Fernández. 2000. Himenópteros de la franja cafetera del departamento del Quindío. Págs. 168-180 en C. Numa & L. P. Romero (eds.). Biodiversidad y sistemas de producción cafetera en el departamento del Quindío. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Soto-Pinto, L., I. Perfecto, J. Castillo-Hernández and J. Caballero-Nieto. 2000. Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the State of Chiapas, Mexico. Agriculture, Ecosystems and Environment 80:61-69.

Soulé, M. E. 1985. What is conservation biology. BioScience 35:727-734.

Soule, M. E. & M. A. Sanjayan. 1998. Conservation targets: do they help? Science 279:2060-2061.

Soulé, M. E. & J. Terborgh (Eds.). 1999. Continental conservation: scientific foundations of regional reserve networks. Island Press, Washington, DC.

Sousa, W. P 1984. The role of disturbance in natural communities. Annual Review of Ecology and Systematics 15:353-91.

Spellerberg, I. F. 1991. Monitoring ecological change. Cambridge University Press, Cambridge.

Stork, N. E. & M. J. Samways. 1995. Inventorying and monitoring. Págs. 459-461 en V. H. Heywood (ed.). Global biodiversity assessment. United Nations Environment Programme. Cambridge University Press, Cambridge.

Strong, D. R., D. Simberlof, L. G. Abele & A. B. Thistle (Eds.). 1984. Ecological communities, conceptual issue and the evidence. Princeton University Press. Princeton, NJ.

Suárez, A.V., D. T. Bolger & T. J. Case. 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. Ecology 79:2041-2056.

Swift, M. J., J. Vandermeer, P. S. Ramakrishnan, J. M. Anderson, C. K. Ong & B. A. Hawkins. 1996. Biodiversity and agroecosystem function. Págs. 261-298 en H. A. Mooney, J. H. Cushman, E. Medina, O. E. Sala & E. D. Schulze (eds). Functional roles of biodiversity: a global perspective. John Wiley and Sons Ltd.

Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. Págs. 330-344 en M. E. Soulé (ed.). Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. Biotropica 24:283-292.

Terborgh, J., L. López & J. Tello. 1997. Bird communities in transition:the lago Guri islands. Ecology 78:1491-1501.

Terborgh, J. & B. Winter. 1980. Some causes of extinction. Págs. 119-134 en M. Soulé & B. Wilcox (eds.). Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Thiollay, J. M. 1989. Area requirements for the conservation of rain forest raptors and game birds in French Guiana. Conservation Biology 3:128-137.

Tocher, M. D., C. Gascon & B. L. Zimmerman. 1997. Fragmentation effects on a central Amazonian frog community: a ten-year study. Págs. 124-137 en W. F. Laurance & R. O. Bierregaard (eds.). Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago.

Toft, J. D. 2002. Community effects of the non-indigenous aquatic plant water hyacinth (E*ichhornia crassipes*) in the Sacramento/San Joaquin delta, California. School of Aquatic and Fishery Sciences, University of Washington.

Turner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. Annual Review of Ecology and Systematics 20:171-197.

Turner, M. G., R. H. Gardner & R. V. O'Neill. 2001. Landscape ecology in theory and practice: pattern and process. Springer-Verlag, New York.

UAESPNN. 2001. Documento conceptual sobre planes de manejo de las áreas del sistema de Parques Nacionales Naturales. Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales, Bogotá.

Ulloa, A. 2002. Pensando verde: el surgimiento y desarrollo de la conciencia ambiental global. En G. Palacio y A. Ulloa (eds.). Repensando la naturaleza. Universidad Nacional de Colombia-Sede Leticia, Instituto Amazónico de Investigaciones, Instituto Colombiano de Antropología e Historia, Colciencias. Bogotá.

Urban, D. L, R. V. O'Neill & H. H. Shugart. 1987. Landscape ecology. BioScience 37:119-127.

Valle, L. & L. Calvo. 2002. Diversidad y abundancia de quirópteros en plantaciones de café bajo sombra en Palajunoj, Quetzaltengango, Guatemala. Pág. 51 en A.

Monro & M. C. Peña. Actas del simposio café y biodiversidad. Revista Protección Vegetal, año 12(2) Edición Especial. San Salvador.

Van Driesche, J. & R. Van Driesche. 2003. Weighing urgency against uncertainty: the conundrum of biocontrol. Conservation in Practice 4(2):20-25.

Van Wyngaarden, W. & M. Fandiño. 2002. Parque Nacional Los Nevados. Un caso de selección y zonificación de áreas de conservación biológica. Pontificia Universidad Javeriana, Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo, Departamento de Ecología y Territorio – Ideade. Javegraf, Bogotá, Colombia.

Vandermeer, J. (Editor). 2003. Tropical agroecosystems. Series Advances in Agroecology. CRC Press, Boca Raton, Florida.

Vandermeer, J. & R. Carvajal. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. American Naturalist 159:211-220.

Vandermeer, J. & I. Perfecto. 1997. The agroecosystem: a need for the conservation biologist's lens. Conservation Biology 11:591-592.

Vandermeer, J., I. Perfecto, G. Ibarra-Núñez, S. Philpott & A. García Ballinas. 2003. Ants (*Azteca* sp.) as potential biological control agents in shade coffee production in Chiapas, Mexico. Agroforestry Systems 56:271-276.

Vandermeer, J., M. Van Noordwijk, J. Anderson, C. Ong & I. Perfecto. 1998. Global change and multi-species agroecosystems: concepts and issues. Agriculture, Ecosystems and Environment 67:1-22.

Vickery, P. D., M. L. Hunter & J. V Wells. 1992. Is density an indicator of breeding success? Auk 109:706-710.

Villee, C. 1974. Biología. Interamericana S.A. Sexta edición, México.

Viña, A. & J. Cavelier. 1999. Deforestation rates (1938-1988) of tropical lowland on the Andean foothills of Colmbia. Biotropica 31: 31-36.

Vitousek, P. M, C. M. D'Antonio, L. L. Loope and R. Westmore. 1996. Biological invasions as global environmental change. American Scientist 84:468-478.

Werner, E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predations risk and the optimal size at transformation. American Naturalist 128:319-341.

Whitham, T.G. 2001. Los castores como ingenieros de ecosistemas en sus hábitats nativos. Págs. 233-234 en R. Primack, R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo & F. Massardo. Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica, México DF.

Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. Págs 3-12 en W. F. Laurance & R. O. Bierregaard (eds.). Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago.

Wiens, J. A. 1995. Landscape mosaics and ecological theory. Págs. 1-26 en L. Hansson, L. Fahrig & G. Merriam (eds.). Mosaic landscapes and ecological processes. Chapman and Hall, New York.

Wiens, J. A., N. C. Stenseth, B. Van Horne & R. A. Ims. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. Oikos 66:369-380.

Wilcox, B. A. 1984. In situ conservation of genetic resources: determinants of minimum area requirements. Págs. 639-647 en J. A. McNeely & K. R. Miller (eds.). National parks: conservation and development. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Williams-Guillen, & K. C. McCann. 2002. Composición y fenología de la comunidad de árboles en el cafetal con sombra de la hacienda La Luz, volcán Mombacho, Nicaragua. Págs. 31-38 en A. Monro & M. C. Peña. Actas del simposio café y biodiversidad. Revista Protección Vegetal, año 12(2) Edición Especial. San Salvador.

Willis, E. O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. Ecological Monographs 44:153-169.

Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. Papéis Avulsos de Zoología 33:1-25.

Wilson, E. O. 1988. The current state of biological diversity. Págs. 3-18 en E. O. Wilson (ed.). Biodiversity. National Academy Press, Washington, DC.

Wonham, M. 2006. Species invasions. Págs. 293-331 en M. J. Groom, G. K. Meffe & C. R. Carroll (eds.). Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Wong D., R. Samudio & H. Mora. Sin fecha. Determinación de la vulnerabilidad y estimación de daños ante los desastres naturales en los centros educativos en la República de Panamá.

Woodroffe, R. & J. R. Ginsberg. 1998. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. Science 280:2126-2128.

Wunderle, J. and S. C. Latta. 1996 Avian abundance in sun and shade coffee plantations and remnant pine forest in the cordillera Central, Dominican Republic. Ornitología Neotropical 7:19-34.

WWF. 2001. Visión de la biodiversidad de los Andes del norte. Fondo Mundial para la Naturaleza – WWF-Colombia, Cali.

Zambrano H., M. E. Pardo & L.G. Naranjo. En imprenta. Metodología para evaluar integridad ecológica en áreas protegidas del Sistema de Parques Nacionales de Colombia. Parques Nacionales Naturales de Colombia, WWF Colombia. Bogotá DC.