

Bosques húmedos

Kenneth R. Young

Department of Geography and the Environment, University of Texas at Austin, Austin,
TX 78712, U.S.A
email: kryoung@mail.utexas.edu

Abstract

The humid forests of the central Andes are important biologically and economically. Factors that control their presence include humidity, soil type and depth, and the degree and history of human influences. Above 2,500 m, the forests are typically low but dense, while those found from 1,000 to 2,500 m are more massive and diverse. Other differences originate with the influence of fog, which adds additional moisture while making the soils poorer. Edge effect alters environmental conditions, implying that when total forest size is small, the edge effect predominates and limits the biological diversity that remains. However, even these small forests are of considerable value to local populations who use them for natural resources and also depend on them for environmental services. These values ought to motivate yet more efforts to investigate, restore, and appreciate the Andean forests.

Keywords: Andean forests, Biodiversity, Endemism, Humid forests.

Resumen

Los bosques húmedos de los Andes centrales son importantes biológica y económicamente. Factores que controlan la presencia de estos bosques incluyen a la humedad, la profundidad y el tipo de suelo, así como el grado e historia de la influencia humana. Los bosques húmedos sobre los 2.500 m de altitud son generalmente bajos pero densos. Entre los 1.000 y 2.500 m son más masivos y diversos. Otras diferencias provienen de la influencia de las neblinas que adicionan humedad y empobrecen los suelos. La influencia de bordes altera a las condiciones ambientales en sus límites con vegetación no boscosa. Cuando los bosques son pequeños, esta influencia de borde aumenta y puede limitar la biodiversidad que queda. No obstante, los bosques ubicados cerca de las poblaciones humanas sirven como fuentes de importantes recursos y servicios ambientales, lo que debe motivar más esfuerzos para investigarlos, restaurarlos y apreciarlos.

Palabras claves: Bosques andinos, Biodiversidad, Endemismo, Bosques húmedos.

Introducción

Gran parte de los Andes centrales está potencialmente cubierto por vegetación boscosa. Los árboles andinos y los bosques que se forman de ellos son importantes en la ecología de los Andes para el desarrollo evolutivo a través del tiempo de su flora y fauna y en las vidas diarias de sus habitantes (Churchill *et al.* 1995, Luteyn & Churchill 2000). Generalmente, se encuentra a los bosques húmedos de montaña por debajo de los 3.500 m y en áreas que reciben por lo menos 800 mm de precipitación anual.

No obstante, hay otros factores a considerar además que la humedad y altura que determinan la presencia y la naturaleza de los bosques en los Andes de Ecuador, Perú y Bolivia. La topografía afecta a los procesos edáficos, mientras que la influencia humana puede alterar o incluso eliminar a los bosques. Las perturbaciones naturales y los cambios climáticos se adicionan a los factores ambientales cambiantes que en su manera provocan el dinamismo en la estructura y composición de los bosques. Además, hay diferencias regionales que provienen del legado de los procesos evolutivos y los eventos históricos.

El propósito de este capítulo es proveer un resumen sobre los patrones más saltantes que caracterizan la ecología actual de los bosques húmedos. También, se consideran a los procesos que pueden explicar los patrones actuales, tanto ecológicos que evolutivos y los que son antropogénicos en su origen.

Factores que controlan la presencia de los bosques húmedos

Frecuentemente son dominantes las plantas leñosas en situaciones donde la humedad del suelo que proviene de las lluvias es mayor a la cantidad de agua que requieren las plantas para satisfacer sus necesidades fisiológicas en la transpiración y la fotosíntesis. En casos en que las sumas de transpiración y evaporación son similares a la precipitación, pueden desarrollarse árboles, pero igualmente puede haber otros tipos de vegetación como son los matorrales o pastizales. Muchas áreas de los Andes centrales son ecológicamente transicionales entre tipos de vegetación, que podrían tener dominancia de árboles y los que más bien están dominados por arbustos o incluso plantas herbáceas. Varios años seguidos de sequía, de saqueo de madera por la gente, de pastoreo de ovinos o caprinos u otras combinaciones de estreses ambientales y perturbaciones pueden alterar una cobertura natural de bosque hacia tipos de bosques más ralos, a matorrales o a pajonales.

Muchas veces las pendientes de las laderas de los Andes son fuertes y la topografía abrupta, así como los procesos geomorfológicos de erosión y transporte de sedimentos no permiten el desarrollo de suelos profundos. Algunas especies de árboles tienen raíces capaces de penetrar entre las rocas y así usar suelos superficiales. Como generalización, sustratos más pedregosos tienen plantas leñosas y los más finos tienden a tener plantas herbáceas con sistemas de raíces fibrosas. Otros sitios de los Andes son edáficamente húmedos, con suelos con mucha agua, poco oxígeno y otras

condiciones que requieren adaptaciones que pocas veces las desarrollan los árboles de altura.

La quema de los restos de cultivos es una costumbre común en los campos agrícolas de los Andes. Frecuentemente se la usa además para ampliar a las áreas alteradas por las comunidades humanas. Los arbustos o gramíneas quemados pueden producir rebrotes más apetecibles para los animales domésticos. Después de décadas o siglos, las laderas con uso para agricultura y pastoreo terminan con poco o nada de cobertura boscosa.

Se ven evidencias de este dinamismo en la presencia de parches de bosques aislados y en las líneas abruptas entre bosque y vegetación no boscosa. La quema puede llegar y alterar hasta al mismo bosque, donde a veces las condiciones húmedas internas llegan a apagar al fuego. En estos casos, hay plantas herbáceas fuera del bosque, una barrera verde de 3-15 metros de alto, formada por árboles y arbustos que crecen en el borde del bosque y después una franja de unos 20-100 metros de vegetación boscosa de borde, antes de encontrar los árboles altos del bosque.

Se podría trazar o mapear estas líneas y bordes de bosques para deducir las ubicaciones de condiciones ambientales que promueven el crecimiento de bosques. A altitudes sobre los 3.500 m, los bosques son menos frecuentes, muchas veces limitados a sitios protegidos de incendios y vientos o con dominancia de especies alto-andinas de *Buddleja*, *Gynoxys* o *Polylepis* (ver capítulo por M. Kessler, en este volumen). A alturas menores a los 1.000 m, se tienen bosques premontanos andinos que van transformándose al ser similares en estructura y composición a los bosques húmedos de las llanuras de la Amazonía y a los de la planicie del Pacífico (Gentry 1995). En valles interandinos, las condiciones más secas pueden prevenir a la presencia de bosques húmedos, aunque a veces existen extensiones de los bosques secos, que sobreviven con árboles de raíces profundas y hojas deciduas (para mayor información, ver capítulos sobre los bosques secos andinos en este volumen).

Formaciones boscosas

El estado de conocimiento científico sobre los bosques andinos es aún inadecuado para poder nombrar las docenas de tipos distintos de bosques que deben existir (p.e. Rangel *et al.* 1997). Lo que si se puede hacer es remarcar las gradientes ambientales más conspicuas que si sirven para separar o alterar condiciones que a su vez cambian la estructura y composición de los bosques. En este contexto, es obvio que la altitud es el factor ambiental que más modifica a los bosques andinos.

Los bosques húmedos por encima de los 2.500 m de altitud son generalmente bajos, pero densos y con 5 hasta 20 metros de alto. Los árboles dominantes en el estrato superior provienen de géneros (familias) como *Axinaea* (Melastomataceae), *Escallonia* (Escalloniaceae), *Gaiadendron* (Loranthaceae), *Gynoxys* (Asteraceae), *Hedyosmum* (Chloranthaceae), *Ilex* (Aquifoliaceae), *Miconia* (Melastomataceae), *Myrsine* (Myrsinaceae), *Myrcianthes* (Myrtaceae), *Oreopanax* (Araliaceae), *Persea* (Lauraceae), *Ruagea* (Meliaceae), *Styrax* (Styracaceae), *Symplocos* (Symplocaceae), *Vallea* (Elaeocarpaceae) y *Weinmannia* (Cunoniaceae). Frecuentemente el sotobosque es tupido con plántulas de los árboles, helechos (*Cyathea*, *Pteris*, *Thelypteris*) y arbustos de géneros como *Palicourea* y *Psychotria* (Rubiaceae) y *Piper* (Piperaceae) o con bambúes de *Chusquea* (Poaceae). Los límites altitudinales de estos bosques de altura pueden incluir además dominancia de *Clethra* (Clethraceae), *Defontainea* (Desfontainiaceae), *Hesperomeles* (Rosaceae), *Morella* (Myricaceae) y arbustos de Asteraceae (*Diplostephium*, *Senecio*) y Ericaceae (*Gaultheria*, *Vaccinium*).

Los bosques entre 1.000 y 2.500 m de altitud son más macizos en cuanto a estructura, con copas que alcanzan 25 ó más metros de alto y con tallos grandes de especies de las familias Lauraceae (*Ocotea*, *Nectandra*), Meliaceae (*Cedrela*) y Podocarpaceae (*Podocarpus*, *Prumnopitys*) que pueden alcanzar un metro de

diámetro. La diversidad de árboles es más amplia con especies de los géneros listados para las altitudes mayores, además que especies de *Brunellia* (Brunelliaceae), *Ceroxylon* (Arecaceae), *Cinchona* (Rubiaceae), *Clusia* (Clusiaceae), *Delostoma* (Bignoniaceae), *Ficus* (Moraceae), *Freziera* (Ternstroemiaceae), *Gordonia* (Theaceae), *Graffenrieda* (Melastomataceae), *Guarea* (Meliaceae), *Guettarda* (Rubiaceae), *Lozanella* (Ulmaceae), *Maytenus* (Celastraceae), *Meliosma* (Sabiaceae), *Saurauia* (Actinidiaceae), *Siparuna* (Siparunaceae), *Solanum* (Solanaceae), *Styloceras* (Buxaceae), *Toxicodendron* (Anacardiaceae) y *Turpinia* (Staphyleaceae). El sotobosque es denso con plántulas de árboles y con arbustos y hierbas de Campanulaceae (*Centropogon*), Ericaceae (*Cavendishia*, *Psammisia*, *Thibaudia*), Gesneriaceae (*Besleria*), Piperaceae (*Peperomia*, *Piper*), Rubiaceae (*Palicourea*, *Psychotria*) y Urticaceae (*Myriocarpa*, *Pilea*). Las plantas epífitas son comunes (Gentry & Dodson 1987, Kessler 2002), con cientos de especies de la Orchidaceae (*Epidendrum*, *Lepanthes*, *Oncidium*, *Pleurothallis*), más especies de la Araceae (*Anthurium*) y la Bromeliaceae (*Tillandsia*). Son frecuentes las áreas perturbadas o abiertas en zonas con deslizamientos (Stern 1995, Wilcke *et al.* 2003) con caídas de árboles o con erosión fluvial. Hay especies de plantas pioneras como por ejemplo de *Baccharis* (Asteraceae), *Coriaria* (Coriariaceae) y *Salvia* (Lamiaceae).

Además de mucha lluvia, mayormente con precipitaciones mayores a 2.000 mm anuales; hay muchos sitios en el área de estudio con bosques de neblina, dado que los vientos se enfrían con el levantamiento de las masas de aire, lo que hace condensar la humedad (Sarmiento 1986, Kappelle & Brown 2001). La adición de humedad de las nubes a estos bosques puede aumentar en 30% o más la humedad total recibida, creando suelos ácidos y con alto contenido de aluminio. Los bosques de neblina son particularmente abundantes de los 2.200 a 3.000 m de altitud en las estribaciones grandes de los Andes y expuestas a vientos de

la Amazonía o en las cimas de cerros más pequeños, donde se enfría el aire y así se forman nubes bajas persistentes (Kessler & Beck 2001, Sarmiento 2001, Young & León 2001). Hay reportes de bosques andinos con más de 5.000 mm de precipitación total por año que deben tener árboles adaptados a suelos ácidos y pobres, con abundancia de musgos y plantas epífitas en las copas.

Los bosques húmedos del norte de Ecuador se encuentran en ambas vertientes de los Andes, en contacto en el oeste con influencias fitogeográficas de los bosques del Chocó y a través de la historia con taxones de Panamá y otras partes de Centro América (Gentry 1982). En el este, están en contacto con los bosques montañosos húmedos que forman un largo corredor ecológico desde los Andes de Venezuela hasta el centro de Bolivia. Desde el norte de Ecuador y con mayor importancia en el Perú hay valles profundos interandinos que cortan las conexiones e interponen hábitats más secos y más alterados por el ser humano para agricultura y pastoreo (ver capítulo por Weigend & Rodríguez en este volumen). Los bosques húmedos del sur de Bolivia están expuestos a climas subtropicales, con alteraciones de vientos con los cambios de estaciones y una influencia importante de masas de aire frío en los meses de invierno desde Argentina; ellos forman una masa continua con los bosques andinos del noroeste de Argentina, los bosques tucumano-bolivianos (Brown *et al.* 2001).

Topografía y conectividad

Los bordes en los límites de los bosques son densos con troncos y tallos delgados. Hay especies de plantas en los bordes que no prosperan en el interior del bosque; de igual manera, hay especialistas de interior que no toleran las condiciones variables de luz y humedad en los bordes. Parches de bosques pueden estar completamente en condición de "borde", así plantas del interior no existen en

parches pequeños rodeados por vegetación no arbórea. La influencia de altitud también altera la estructura y la composición de especies a ser encontradas (Young & Keating 2001).

Para estudiar la dinámica de bosques en relación a sus patrones espaciales, además que simplemente presencia o ausencia, se puede documentar en parcelas o a lo largo de transectos con datos de inventario en los bordes (Young 1993) o dentro de los bosques, incluyendo el número de plántulas de una especie comparado con el número y tamaño de los árboles juveniles y adultos (Young 1998a, Svenning 2001). La presencia de muchas plántulas, pero poco o nada de árboles grandes indica deficiencias o limitaciones en la reproducción de la especie, tal vez debido a condiciones alteradas en el pasado. La presencia de sólo individuos adultos también sugiere que la especie no puede reproducirse localmente, dato importante para predecir el futuro probable del rodal. Especies arbóreas que requieren perturbaciones grandes para poder reproducirse frecuentemente tienen pocas plántulas en el sotobosque hasta que se abra el estrato superior con deslizamientos o caídas múltiples de árboles.

Otro vínculo es el ecológico y conecta a muchas especies de plantas con especies de animales con quienes establecen relaciones mutualísticas. Hay insectos como las abejas y mariposas que polinizan a las flores. Hay especies de murciélagos y colibríes que buscan flores de plantas que son perfectamente adaptadas para permitir la extracción de néctar, mientras que el animal en cambio transporta polen a las flores de otra planta (Stein 1992, Muchhala & Jarrín-V. 2002). La mayor parte de las plantas de los bosques montañosos produce semillas envueltas en frutos que atraen la atención de aves y murciélagos. Un resultado es que las plantas dependen de la presencia y actividad de ciertas especies de animales. Si se pierde una especie animal mutualista, la reproducción de la planta podría disminuir o peligrar (Lindberg & Olesen 2001). Condiciones

de borde en parches pequeños de bosque restringen a la diversidad de animales, incluyendo los que realizan la polinización y la dispersión de semillas.

Los suelos de los bosques húmedos pueden ser pobres, dada su acidez y el lavado de los cationes (Grubb 1977). La mayoría de las especies de plantas tiene mutualismos con hongos, específicamente con micorrizas en sus raíces, que dramáticamente aumenta los nutrientes posibles a extraer de los suelos. El agua del suelo no utilizada por las plantas en su transpiración y fotosíntesis se desliza en la pendiente hacia abajo, eventualmente formando parte de la napa freática o brotando en las quebradas y ríos. Hay aún pocos estudios detallados de los nutrientes de los suelos, las características de las cadenas tróficas en ellos o las cantidades de los nutrientes en las aguas que nacen en los bosques húmedos andinos.

La conectividad física o ecológica que caracteriza actualmente los bosques andinos no necesariamente ha existido siempre, dada la magnitud de cambios climáticos en los últimos dos millones de años en los Andes (Markgraf 2001, Hansen *et al.* 2003, Paduano *et al.* 2003, Hooghiemstra & van der Hammen 2004, Chepstow-Lusty *et al.* 2005, Smith *et al.* 2005), sin mencionar la historia geológica mucho más antigua (Taylor 1995, también ver Argollo en este volumen). Otros bosques están completamente aislados por barreras topográficas o por estar ubicados en lugares con mucha deforestación o con poco bosque original (Ellenberg 1958, 1979; Young 1994, 1998b). Durante miles o millones de años puede ser que el aislamiento sea un factor que aumenta la diversidad de las plantas andinas, ya que ha dado origen a muchas especies endémicas de poca distribución. En cambio, un aislamiento rápido en términos ecológicos puede causar la pérdida de especies y dejar un bosque aislado sin los animales que polinizan las flores o llevan las semillas. Las monografías sistemáticas y los estudios evolutivos son herramientas científicas para evaluar la historia de la flora. Por ejemplo,

es claro que tanto las barreras formadas por valles interandinos y los gradientes altitudinales han sido claves para la diversificación de *Calceolaria* (Scrophulariaceae, Molau 1988), *Fuchsia* (Onagraceae; Berry 1982, 1995), *Hedyosmum* (Chloranthaceae; Todzia 1988) y las Loasaceae (Weigend 2002). También forman una fuente de información crítica para evaluar las prioridades para la conservación (Young *et al.* 2002). Recientemente, los Andes tropicales han sido designados de prioridad mundial debido a su biodiversidad (Leo 1995, Duellman 1999, Myers *et al.* 2000, Brooks *et al.* 2002). Como ejemplo, Knapp (2002) usó la presencia de especies de *Solanum* previamente evaluadas taxonómicamente para mapear áreas de prioridad e incluir el máximo de especies distintas en áreas protegidas para la conservación. Esta tarea hay que realizarla con muchas especies: Rodríguez & Young (2000) mostraron que áreas de prioridad pueden ser muy diferentes para grupos distintos de organismos, por ejemplo en su caso no concuerda mucho el mapa de prioridades para plantas vasculares con las prioridades para proteger aves.

Bosques andinos como recurso

La diversidad de especies nativas en los bosques húmedos y sus estados alarmantes en cuanto a niveles poblacionales o diversidad genética, requiere de acciones de investigación y de protección por la sociedad. Además, el conjunto de especies provee servicios ambientales con sus valores ecológico y económico (ver Carsten *et al.* en este volumen). Por ejemplo, la captación de agua de neblina por los bosques andinos mantiene niveles de agua en los ríos muchos meses después de la estación lluviosa. Los bosques guardan mucho carbono en los troncos de los árboles y en la materia orgánica de los suelos, ayudando en esta forma con el ciclo mundial de dióxido de carbono.

Los bosques ubicados cerca a poblaciones humanas sirven como fuentes de leña, material

de construcción, bejucos para canastas, hierbas medicinales y carne de monte. Si este uso se autorregula, puede ser sostenible. Con poca presión poblacional, también los bosques húmedos se usan para rozar y hacer chacras, dejando luego que la naturaleza recupere la vegetación y reestablezca la fertilidad de los suelos. Falta mucho por aprender de los sistemas tradicionales que aún funcionan para usar los bosques y los recursos andinos (Troll 1931, Gade 1999, D'Altroy 2000, Denevan 2001, Mayer 2002). En otros casos, el uso ya no es sostenible y el recurso se agota.

La restauración ecológica de bosques dañados o deforestados es deseable. Como muchas especies dependen en la dispersión de semillas por vertebrados, su restauración debe ser integral, tanto para las plantas como para los animales (Sarmiento 1995, 1997). La producción en viveros forestales de árboles nativos no es fácil si las semillas son difíciles de conseguir y si las plántulas requieren condiciones especiales para establecerse. Pero con mano de obra y buena voluntad se pueden aplicar muchas prácticas de reforestación y conservación de suelos que no son costosas. Las ventajas serán apreciadas por las futuras generaciones con cuencas de agua productivas y diversidad biológica conservada.

Históricamente, los bosques húmedos han sido hábitat para varias especies de plantas que luego entraron en las listas de plantas domesticadas, documentadas en otros capítulos de este libro. Un ejemplo clarificado por Emshwiller (2002) al usar técnicas modernas moleculares ha sido la base para fundamentar que cuál fue la *Oxalis* que dio origen a la oca (*Oxalis tuberosa*). Otras especies nativas son parientes de las especies útiles (Debouck & Libreros-Ferla 1995, Rodríguez-Burruezo *et al.* 2003), lo que indica la posibilidad que algún día se podrán incorporar genes de especies silvestres a la especie domesticada para mejorarlas. Muchas otras especies, por ejemplo de la Ericaceae (Luteyn 2002), tienen posibilidades que aun faltan estudiar y evaluar

a fondo. Por tanto, podemos considerar simultáneamente a los bosques andinos como recurso actual y potencial.

Referencias

- Berry, P.E. 1982. The systematics and evolution of *Fuchsia* sect. *Fuchsia* (Onagraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 1-198.
- Berry, P.E. 1995. Diversification of Onagraceae in montane areas of South America. pp. 415-420. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, New York.
- Brooks, T. M., R.E. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca, A.B. Rylands, W.R. Konstant, P. Flick, J. Pilgrim, S. Oldfield, G. Magin & C. Hilton-Taylor. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923.
- Brown, A.D., H.R. Grau, L.R. Malizia & A. Grau. 2001. Argentina. pp. 623-659. En: M. Kappelle & A. D. Brown (eds.). *Bosques Nublados del Neotrópico*. INBio, Heredia.
- Chepstow-Lusty, A., M.B. Bush, M.R. Frogley, P.A. Baker, S.C. Fritz & J. Aronson. 2005. Vegetation and climate change on the Bolivian Altiplano between 108,000 and 18,000 years ago. *Quaternary Research* 63: 90-98.
- Churchill, S.P., H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). 1995. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, Nueva York. 702 p.
- D'Altroy, T. N. 2000. Andean land use at the cusp of history. pp. 357-390. En: D.L. Lentz (ed.). *Imperfect Balance: Landscape Transformations in the Precolumbian Americas*. Columbia University Press, Nueva York.
- Debouck, D.G. & D. Libreros-Ferla. 1995. Neotropical montane forests: A fragile home of genetic resources of wild relatives of New World crops. pp. 561-577. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, Nueva York. 396 p.

- Denevan, W.M. 2001. Cultivated landscapes of native Amazonia and the Andes. Oxford University Press, Oxford.
- Duellman, W.E. 1999. Distribution patterns of amphibians in South America. pp. 255-328. En: W.E. Duellman (ed.). Patterns of Distribution of Amphibians. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ellenberg, H. 1958. Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus I, II. Umschau Wiss. Technol. 21: 645-648; 22: 679-681.
- Ellenberg, H. 1979. Man's influence on tropical mountain ecosystems in South America. Journal of Ecology 67: 401-416.
- Emshwiller, E. 2002. Biogeography of the *Oxalis tuberosa* alliance. Botanical Review 68: 128-152.
- Gade, D.W. 1999. Nature and culture in the Andes. University of Wisconsin Press, Madison. 287 p.
- Gentry, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climate fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? Annals of the Missouri Botanical Garden 69: 557-593.
- Gentry, A.H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. pp. 103-126. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. New York Botanical Garden, Nueva York.
- Gentry, A.H. & C.H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. Annals of the Missouri Botanical Garden 74: 205-233.
- Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains, with special reference to mineral nutrition. Annual Review of Ecology and Systematics 8: 83-107.
- Hansen, B.C.S., D.T. Rodbell, G. Seltzer, B. León, K.R. Young & M. Abbott. 2003. Late-glacial and Holocene vegetational history from two sites in the western cordillera of southwestern Ecuador. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 194: 79-108.
- Hooghiemstra, H. & T. van der Hammen. 2004. Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: Developing an understanding of our legacy. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 359: 173-181.
- Kappelle, M. & A.D. Brown (eds.). 2001. Bosques nublados del neotrópico. INBio, Santo Domingo de Heredia. 698 p.
- Kessler, M. 2002. Environmental patterns and ecological correlates of range size among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. Botanical Review 68: 100-127.
- Kessler, M. & S.G. Beck. 2001. Bolivia. pp. 581-622. En: M. Kappelle & A.D. Brown (eds.). Bosques Nublados del Neotrópico. INBio, Heredia.
- Knapp, S. 2002. Assessing patterns of plant endemism in Neotropical uplands. Botanical Review 68: 22-37.
- Leo, M. 1995. The importance of tropical montane cloud forest for preserving vertebrate endemism in Peru: the Rio Abiseo National Park as a case. pp. 198-205. En: L.S. Hamilton, J.O. Juvik & F.N. Scatena (eds.). Tropical Montane Cloud Forests: Proceedings of an International Symposium. Springer Verlag, Nueva York.
- Lindberg, A.B. & J.M. Olesen. 2001. The fragility of extreme specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. Journal of Tropical Ecology 17: 323-329.
- Luteyn, J. L. 2002. Diversity, adaptation, and endemism in Neotropical Ericaceae: biogeographical patterns in the Vaccinieae. Botanical Review 68: 55-99.
- Luteyn, J.L. & S.P. Churchill. 2000. Vegetation of the tropical Andes: An overview. pp. 281-310. En: D.L. Lentz (ed.). Imperfect Balance: Landscape Transformations in the Precolumbian Americas. Columbia University Press, Nueva York.
- Markgraf, V. (ed.). 2001. Interhemispheric climate linkages. Academic Press, San Diego. 454 p.
- Mayer, E. 2002. The articulated peasant: household economies in the Andes. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Molau, U. 1988. Scrophulariaceae, I: Calceolarieae. Flora Neotropica Monograph 47: 1-326.
- Muchhala, N. & P. Jarrín-V. 2002. Flower visitation by bats in cloud forests of western Ecuador. Biotropica 34: 387-395.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. da Fonseca, A.B. Gustavo & J. Kent. 2000. Biodiversity

- hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Paduano, G.M., M. Bush, B.A. Baker, S.C. Fritz & G.O. Seltzer. 2003. A vegetation and fire history of Lake Titicaca since the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194: 259-279.
- Rangel, J.O., P.D. Lowy, M. Aguilar & A. Garzón. 1997. Tipos de vegetación en Colombia. pp. 89-391. En: J.O. Rangel, P.D. Lowy & M. Aguilar (eds.). *Colombia Diversidad Biótica II: Tipos de Vegetación en Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia; Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, IDEAM, Ministerio del Medio Ambiente, Santa Fé de Bogotá.
- Rodríguez, L.O. & K.R. Young. 2000. Biological diversity of Peru: Determining priority areas for conservation. *Ambio* 29: 329-337.
- Rodríguez-Burruero, A., J. Prohens & F. Nuez. 2003. Wild relatives can contribute to the improvement of fruit quality in pepino (*Solanum muricatum*). *Euphytica* 129: 31-318.
- Sarmiento, F.O. 1995. Restoration of equatorial Andes: The challenge for conservation of trop-Andean landscapes in Ecuador. pp. 637-651. En: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, Nueva York.
- Sarmiento, F.O. 1997. Arrested succession in pastures hinders regeneration of tropandean forests and shreds mountain landscapes. *Environmental Conservation* 24: 14-23.
- Sarmiento, F.O. 2001. Ecuador. pp. 497-548. En: M. Kappelle & A. D. Brown (eds.). *Bosques Nublados del Neotrópico*. INBio, Heredia.
- Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. pp. 11-45. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Nueva York.
- Smith, J. A., G. O. Seltzer, D. L. Farber, D. T. Rodbell & R. C. Finkel. 2005. Early local last glacial maximum in the tropical Andes. *Science* 308: 678-681.
- Stein, B.A. 1992. Sicklebill hummingbirds, ants, and flowers. *Bioscience* 42: 27-33.
- Stern, M. J. 1995. Vegetation recovery on earthquake-triggered landslide sites in the Ecuadorian Andes. pp. 207-220. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, Nueva York.
- Svenning, J.-C. 2001. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* 17: 97-113.
- Taylor, D. W. 1995. Cretaceous to Tertiary geologic and angiosperm paleobiogeographic history of the Andes. pp. 3-9. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, Nueva York.
- Todzia, C.A. 1988. Chloranthaceae: *Hedyosmum*. *Flora Neotropica Monograph* 48: 1-138.
- Troll, C. 1931 [1932]. Die Landschaftsgürtel der Tropischen Anden. *Verh. Wiss. Abh.* 24: 263-270.
- Weigend, M. 2002. Observations on the biogeography of the Amotape-Huancabamba zone in northern Peru. *Botanical Review* 68: 38-54.
- Wilcke, W., H. Valladarez, R. Stoyan, S. Yasin, C. Valarezo & W. Zech, 2003. Soil properties on a chronosequence of landslides in montane rain forest, Ecuador. *Catena* 53: 79-95.
- Young, K.R. 1993. Woody and scandent plants on the edges of an Andean timberline. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120: 1-18.
- Young, K.R. 1994. Roads and the environmental degradation of tropical montane forests. *Conservation Biology* 8: 972-976.
- Young, K.R. 1998a. Composition and structure of a timberline forest in north-central Peru. pp. 595-613. En: F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds.). *Forest Biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean: Research and Monitoring*. Man and the Biosphere Series Volume 22. Carnforth, Lancashire, UNESCO, and the Parthenon Publishing Group.
- Young, K.R. 1998b. Deforestation in landscapes with humid forests in the central Andes: Patterns

- and processes. pp. 75-99. En: K.S. Zimmerer & K.R. Young (eds.). *Nature's Geography: New Lessons for Conservation in Developing Countries*. University of Wisconsin Press, Madison.
- Young, K.R. & P.L. Keating. 2001. Remnant forests of Volcán Cotacachi, northern Ecuador. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 33: 165-172.
- Young, K.R. & B. León, 2001. Perú. pp. 549-580. En: M. Kappelle & A. D. Brown (eds.). *Bosques Nublados del Neotrópico*. INBio, Heredia.
- Young, K.R., C. Ulloa Ulloa, J.L. Luteyn & S. Knapp. 2002. Plant evolution and endemism in Andean South America: an Introduction. *Botanical Review* 68: 4-21.