



UvA-DARE (Digital Academic Repository)

Informe final de investigación del programa Reconstrucción del Límite Superior del Bosque en Ecuador (RUFLE)

Jansen, B.; Cleef, A.; Moscol Olivera, M.; Hooghiemstra, H.; Tonneijck, F.; Sevink, J.; Verstraten, J.

Publication date

2009

Document Version

Final published version

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

Jansen, B., Cleef, A., Moscol Olivera, M., Hooghiemstra, H., Tonneijck, F., Sevink, J., & Verstraten, J. (2009). *Informe final de investigación del programa Reconstrucción del Límite Superior del Bosque en Ecuador (RUFLE)*. Instituut v. Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica.

General rights

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, Singel 425, 1012 WP Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.



FACULTY OF SCIENCE
INSTITUTE FOR BIODIVERSITY AND ECOSYSTEM DYNAMICS

Informe final de investigación del programa Reconstrucción del Límite Superior del Bosque en Ecuador (RUFLE)



Instituto para la Biodiversidad y Dinámica de Ecosistemas
(IBED)

Facultad de Ciencias
Universidad de Amsterdam
Amsterdam, Países Bajos

Informe final de investigación del programa Reconstrucción del Límite Superior del Bosque en Ecuador (RUFLE)

Dr. Boris Jansen
Ing. MSc. Marcela Moscol Olivera
Dra. Femke Tonneijck

Prof. dr. Antoine Cleef
Prof. dr. Henry Hooghiemstra
Prof. dr. Jan Sevink
Prof. dr. Jacobus Verstraten

Instituto para la Biodiversidad y Dinámica de Ecosistemas
Facultad de Ciencias
Universidad de Amsterdam
Amsterdam, Países Bajos

Junio del 2009

Contenido

Contenido	2
Capítulo 1	3
Introducción general al programa RUFLE	
Capítulo 2	8
Resultados del subproyecto 1: Cambios ambientales durante el Holoceno en los altos Andes del Ecuador	
Capítulo 3	12
Resultados del subproyecto 2: Un enfoque novedoso de los biomarcadores para reconstruir la dinámica de los patrones de vegetación	
Capítulo 4	14
Resultados del subproyecto 3: Suelos de ceniza volcánica en ecosistemas andinos - desentrañando la distribución y estabilización de la materia orgánica	
Capítulo 5	18
Conclusiones generales del programa RUFLE	
Capítulo 6	20
Publicaciones científicas resultantes del programa RUFLE	

Abreviaturas usadas en el informe:

UFL = Límite Superior del Bosque (o **Upper Forest Line**),

SARF = Bosque altoandino (o **SubAlpine Rain Forest**),

UMRF = Bosque andino (o **Upper Montane Rain Forest**),

SOM = Materia Orgánica del Suelo (o **Soil Organic Matter**),

yr BP = años antes del presente (o **years Before Present**).

Capítulo 1

Introducción general al programa RUFLE

Las zonas más altas de los Andes tropicales del Ecuador albergan frágiles ecosistemas caracterizados por su alta biodiversidad. Estos lugares están habitados por poblaciones indígenas que dependen enteramente para su subsistencia de los recursos naturales de estos sistemas. Los ecosistemas en estas áreas de alta montaña incluyen pajonales de páramo (tropical alpino) y bosques húmedos montanos, que originalmente cubrían grandes extensiones desde Venezuela hasta Perú. Estos ecosistemas cumplen funciones ambientales importantes, como el suministro de agua potable y para irrigación, la conservación de la biodiversidad, el almacenamiento de carbono, la producción agrícola y el turismo. Durante los últimas décadas, la presión de la población sobre los sistemas en cuestión se ha incrementado rápidamente y como consecuencia de ello el uso de la tierra con fines agrícolas se ha extendido, a menudo usando técnicas inapropiadas y conduciendo a una degradación galopante. Los bosques montanos naturales han sido extensamente reemplazados por cultivos de papa o plantaciones forestales (Hofstede et al, 2002), y los páramos naturales son intensamente afectados por el sobrepastoreo y las quemadas.

En muchas situaciones el uso intensivo de la tierra ha conducido, según se cree, al descenso del límite superior del bosque (UFL, también llamado ecotono bosque-páramo y definido como la zona de transición entre el bosque montano alto y la vegetación de páramo). Sin embargo, movimientos de ascenso del bosque montano han sido atribuidos también al calentamiento global, que afecta particularmente a los ecosistemas de montaña (Price 1999) y severamente complica las predicciones (Castaño 2002). Durante las últimas décadas el Instituto para la Biodiversidad y Dinámica de Ecosistemas (IBED) de la Universidad de Amsterdam ha estado involucrado en la investigación multidisciplinaria de ecosistemas en apoyo a la conservación y al manejo sustentable del bosque altoandino y el páramo, en cooperación con varias organizaciones de la region andina. En dichos proyectos, la información sobre el origen y la ecología de los bosques en el ecotono bosque- páramo es vital para estimar las opciones de uso sustentable de la tierra (agricultura, forestería, conservación). Una solicitud particular por obtener información precisa sobre la dinámica del ecotono bosque- páramo provino de los recientes proyectos de reforestación en ecosistemas altoandinos degradados en Ecuador en el marco del protocolo de Kyoto y su intención de disminuir la emisión de CO₂. Un posicionamiento preciso de la altitud natural del UFL en un periodo precedente a la interferencia humana masiva fue necesario para definir la distribución potencial de bosques claves en la restauración ecológica. Sin embargo, la degradación de los bosques naturales, especialmente dentro del valle Central interandino ha tenido lugar por tanto tiempo que la posición natural del UFL a menudo no puede ser establecida directamente, y la investigación paleo-ecológica debe entonces aplicarse imperativamente. Desafortunadamente, ciertos resultados contradictorios del análisis de polen fósil por un lado y del análisis de vegetación por otro lado han dado como resultado la incertidumbre y el debate científico sobre la posición natural del UFL en valle Central interandino del Ecuador. Por ejemplo en la Reserva Biológica Guandera, estimaciones científicas de la posición natural del UFL dieron un rango que va desde la posición actual a 3600 m.s.n.m. hasta una posición hipotética a 4000 m.s.n.m. (Wille et al. 2002, Laegaard 1992).

El objetivo principal del programa “Reconstrucción del Límite Superior del Bosque en Ecuador” (Reconstruction of the Upper Forest Line in Ecuador, RUFLE) fue el obtener un mejor entendimiento de la dinámica del UFL en los Andes Ecuatorianos en general, y en particular reconstruir la posición natural más probable en el área de la Reserva Biológica Guandera. Para dilucidar la incertidumbre científica antes mencionada acerca de la posición natural del UFL, se eligió un enfoque multi-proxy para lograr esta meta. En este enfoque una combinación novedosa de técnicas derivadas de la ciencia del suelo, la geoquímica molecular orgánica, la palinología y la ecología vegetal fue puesta en obra para identificar la dinámica del UFL en el espacio y el tiempo a lo largo de cortos transectos altitudinales que cruzan los ecotonos bosque- páramo en la actualidad y en el pasado en el área de estudio.

El programa RUFLE fue llevado a cabo en Ecuador y en los Países Bajos en el periodo entre 2004 y 2009 por investigadores de los grupos de investigación en Paleo-ecología y Ecología del Paisaje y del grupo de investigación en Ciencias de la Superficie de la Tierra del Instituto para la Biodiversidad y Dinámica de Ecosistemas (IBED) de la Universidad de Amsterdam, Países Bajos. La investigación fue financiada por la Organización Holandesa para el Avance de la Investigación Tropical (Netherlands Organization for the Advancement of Tropical Research, NWO-WOTRO) y la Universidad de Amsterdam.

Descripción del área de estudio

El área de estudio del programa RUFLE se localizó en la Reserva Biológica Guandera en el norte del Ecuador, cerca de la frontera colombiana. Esta reserva se ubica en los flancos internos de la cordillera oriental a aproximadamente 11 km de la ciudad de San Gabriel (Fig. 1). El área tiene un clima húmedo tropical alpino con una precipitación anual de cerca de 1700 mm. Las fuertes fluctuaciones diurnas de temperatura tienen un rango de 4° to 15 °C pero las fluctuaciones de temperatura anual son bajas (las temperaturas máximas promedio mensuales varían entre 12 and 15 °C, Di Pasquale et al., 2007). Las variaciones anuales de temperatura y precipitación son principalmente influenciadas por la migración anual de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ). La Reserva Biológica Guandera protege aproximadamente 10 km² de pajonal de páramo de altura así como de áreas relativamente intactas de bosque húmedo montano. La mayor parte de estos bosques andinos está localizada entre 3300 y 3640 m y consiste de bosque andino (Upper Montane Rain Forest, UMRF) a menores altitudes que luego toma la forma de un delgado cinturón de bosque altoandino (Sub-Alpine Rainforest, SARF) que se presenta como bosque enano a nivel del UFL actual y como parches aislados encima del UFL. A una altitud de aproximadamente 3550 m existen parches aislados de páramo dentro del bosque, mientras que encima de 3640 m la vegetación de páramo domina el paisaje. Sin embargo, algunos parches de SARF existen a 3700 m. La mayor altitud en el área de estudio es aproximadamente 4100 m. Esta particular área de estudio fue elegida debido a que incluye el último remanente de bosque húmedo de tamaño apreciable en las pendientes del valle interandino, y sirve como un “hotspot” de biodiversidad. Ha sido identificado por Myers (1988) como parte de los “hotspots andinos tropicales” caracterizados por niveles excepcionalmente altos de endemismo vegetal, pero actualmente también por niveles serios de pérdida de hábitats.

Al ser desarrollado y aplicado en el área de estudio de Guandera dentro del programa RUFLE, el enfoque multiproxy del programa RUFLE tiene una aplicación potencial en un amplio rango de localidades similares. Para estimar dicha aplicabilidad dentro del marco del presente proyecto, otro lugar de estudio fue elegido y muestreado para una posible

aplicación futura del enfoque. Este segundo sitio se localizó en la Reserva Ecológica El Angel y la adyacente Estación Biológica Los Encinos. Ambas forman un lugar de estudio con marcado impacto humano en la cordillera Occidental en las pendientes del sur del Volcán Chiles. Hasta su reciente protección bajo el estatus de Reserva Ecológica, por siglos esta área fue objeto de intensa alteración humana incluyendo tala, quema y pastoreo. Los únicos remanentes de bosque en esta localidad están constituidos por fragmentos aislados de bosque entre aproximadamente 3450 m y 3700 m de elevación. Entre dichos fragmentos e integralmente por encima de una altitud de 3700 m, el área está dominada por pajonal de páramo. La mayor altitud en el área de estudio es aproximadamente 3950 m.

Tres proyectos integrados

Con la metodología multi-proxy el programa RUFLE trató de integrar los diferentes enfoques para la reconstrucción de cambios ocurridos en la dinámica de la vegetación incluyendo el posicionamiento preciso de la altitud natural del UFL en un periodo precedente a la interferencia humana masiva en el área de estudio. Se obtuvieron reconstrucciones mejoradas de la dinámica del UFL a partir de registros polínicos fósiles de suelos de ceniza volcánica y secciones de turbera, que fueron calibrados con la información de la lluvia de polen actual a lo largo de diferentes zonas altitudinales del área de estudio y con datos derivados de la materia orgánica del suelo. La distribución de los granos de polen en relación con las actividades de la fauna del suelo fue analizada mediante observaciones micromorfológicas en secciones delgadas de suelo no alterado. Estas observaciones también ayudaron a comprender la preservación del polen en los agregados de suelo compuestos de materia orgánica y partículas minerales, y de este modo mejoraron nuestra interpretación de registros polínicos de suelos, como se suele hacer para el establecimiento de las posiciones del UFL. En suelos de ceniza volcánica, la SOM es estabilizada en conexión con los constituyentes del suelo mineral. El establecer la proveniencia de esta SOM en términos de las especies vegetales involucradas pudo servir como un proxy independiente para la dinámica de la vegetación del pasado. Para esto, se llevó a cabo la identificación de moléculas orgánicas específicas a ciertas especies de plantas (biomarcadores), particularmente especies de bosque vs. especies no-boscosas. Una vez identificadas, como las asociaciones de polen, los biomarcadores preservados en los suelos de ceniza volcánica y en las secciones de turbera del área de estudio fueron usados para establecer la dinámica pasada de los patrones de vegetación. Una vez más, se necesitó la información acerca de la preservación de los biomarcadores en los suelos en el área de estudio, así como también su distribución en relación con las actividades de la fauna del suelo. Un segundo enfoque molecular que fue inicialmente considerado dentro del programa RUFLE fue el uso de isótopos estables de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) presentes en las secciones de turbera y suelos. Este enfoque está basado en las diferencias en las tasas de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de la materia orgánica derivada de las plantas con un metabolismo fotosintético C4 versus uno C3 y ha probado ser exitoso en el establecimiento de la dinámica del UFL en áreas con bosque dominado por especies C3 que dejan lugar en las partes bajas a pajonales dominados por especies C4. Sin embargo, dado el hecho de que las especies tanto del bosque como del páramo de nuestra área de estudio poseen predominantemente un metabolismo C3, este enfoque no fue aplicable dentro del contexto del presente estudio. Para la identificación de los biomarcadores de plantas así como para el establecimiento del metabolismo fotosintético dominante, el análisis de la vegetación actual en el área de estudio fue crucial. Asimismo, el análisis de la vegetación actual sirvió como un proxy para la dinámica de la vegetación del

pasado y del UFL, a través de reconstrucciones basadas en el estudio de la vegetación remanente.

Para facilitar la integración de los diferentes proxies usados en el proyecto RUFLE, se hizo una subdivisión en tres subproyectos que son los siguientes:

Subproyecto 1: Cambios ambientales durante el Holoceno en los altos Andes de Ecuador

El objetivo principal de este subproyecto fue la reconstrucción de las posiciones del UFL en los Andes del norte de Ecuador en base al análisis de la vegetación actual así como del análisis palinológico de secciones de suelo y de turbera. Este proyecto tomó la forma de una tesis de doctorado.

Investigadora líder: Ing. MSc. Marcela Moscol Olivera

Supervisores: Prof. Dr. Henry Hooghiemstra, Prof. Dr. Antoine M. Cleef

La defensa de esta tesis está prevista para el inicio del 2010.

Subproyecto 2: Un enfoque novedoso de los biomarcadores para reconstruir la dinámica de los patrones de vegetación

El objetivo principal de este subproyecto fue el desarrollo y la aplicación de una metodología de la reconstrucción de la vegetación basada en biomarcadores de especies de plantas preservados en suelos y turberas, así como el uso de isótopos estables de carbono. Además, el proyecto incluye la coordinación científica total e integración de los tres subproyectos del programa RUFLE.

Este proyecto tomó la forma de un proyecto de posdoctorado.

Investigador líder: Dr. Boris Jansen

Supervisores: Prof. Dr. Jacobus M. Verstraten, Prof. Dr. Henry Hooghiemstra

Subproyecto 3: Suelos de ceniza volcánica en ecosistemas andinos - desentrañando la distribución y estabilización de la materia orgánica

El objetivo principal de este subproyecto fue contribuir a la comprensión de los procesos que afectan la distribución vertical y la estabilización de la materia orgánica en suelos de ceniza volcánica en los ecosistemas de bosque montano y páramo en los Andes del norte de Ecuador, mediante el estudio de la influencia de los procesos geogenéticos y pedogenéticos. De este modo fue posible proveer la información necesaria para estimar la aplicabilidad del enfoque del análisis polínico y de los biomarcadores en los suelos en el área de estudio. Este proyecto tomó la forma de una tesis de doctorado.

Investigadora líder: Dra. Femke Tonneijck

Supervisores: Prof. dr. Jacobus M. Verstraten, Prof. dr. Jan Sevink

La sustentación de la tesis de doctorado a partir de esta tesis tuvo lugar en la Universidad de Amsterdam el 6 de febrero del 2009.

Una descripción de la estructura y resultados de cada uno de los tres subproyectos es dada en los capítulos 2-4.

Cooperación y transferencia de conocimientos con las instituciones locales

Dada la naturaleza aplicada del programa de investigación RUFLE, así como las implicaciones de sus resultados para el manejo de la naturaleza dentro del área de investigación ecuatoriana, una cooperación cercana con las instituciones locales fue indispensable. Las instituciones que colaboraron con nosotros se hallan en el área gubernamental ecuatoriana, en las instituciones académicas y organizaciones no-gubernamentales (ONGs). Dicha colaboración tuvo lugar durante todos los estadios del proyecto, desde su diseño hasta la interpretación de los resultados. Específicamente, el equipo de investigación de RUFLE trabajó conjuntamente con:

- El Ministerio del Ambiente de la República del Ecuador
- La Pontificia Universidad Católica del Ecuador
- La Corporación EcoPar
- La Corporación Grupo Randi Randi
- La Fundación Ecuatoriana de Estudios Ecológicos EcoCiencia
- La Fundación Jatun Sacha
- La Estación Biológica Guandera
- La Reserva Ecológica El Angel
- La Estación Biológica Los Encinos

La interacción con los colaboradores locales tuvo lugar durante los diversos periodos del extenso trabajo de campo de los diferentes miembros del equipo de RUFLE y también usando modernos métodos de comunicación durante los periodos de análisis de laboratorio e interpretación de resultados en Amsterdam, Países Bajos.

La transferencia de conocimientos y el mejoramiento de la capacitación local fueron pilares importantes del programa RUFLE. La elección de una estudiante de doctorado sudamericana, Marcela Moscol Olivera, como uno de los tres investigadores principales del programa constituyó parte importante de este esfuerzo. La preparación que recibió durante el transcurso de su doctorado asegura una extensión duradera de la capacitación local y del conocimiento científico. Una intensa transferencia de conocimientos también tuvo lugar durante la identificación de las diferentes especies de plantas del área de estudio, para la cual la experiencia del Herbario de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador fue indispensable. Esto también es válido para el conocimiento del uso histórico de la tierra y el desarrollo de la vegetación en el área de estudio que fue proveído por EcoPar y Randi Randi. Sin el aporte científico de estas organizaciones locales, el programa RUFLE no hubiese podido llevarse a cabo.

Al mismo tiempo, el equipo de RUFLE buscó transferir el conocimiento científico ganado en el curso de la investigación a las instituciones y estudiantes locales. Además del contacto informal durante toda la duración del programa y el apoyo a un tesista (licenciatura) de la facultad de Biología de la Universidad Central del Ecuador, fue para el mencionado objetivo específico que tuvo lugar el Seminario-Taller RUFLE - Límite Superior del Bosque organizado

en Quito en el 2006 conjuntamente con la Pontificia Universidad Católica del Ecuador. En este caso, el equipo de investigadores de RUFLE presentó los primeros resultados de la investigación a sus colegas locales y otros interesados (individuos e instituciones) tanto del Ecuador como del extranjero. Además, la información práctica acerca de la metodología de investigación desarrollada y usada hasta ese momento fue compartida para su uso futuro por los colegas locales. Al mismo tiempo, los colegas locales presentaron información relevante para nuestro programa de investigación en base a sus propias experiencias. Todo esto conllevó a una discusión fructífera que por un lado aseguró una transferencia de ideas y métodos del equipo de RUFLE a sus colegas locales a un estadio inicial del proyecto, mientras que por otro lado pudo proveer un foro importante para los colegas locales y así poder dirigir el curso científico subsiguiente del programa de investigación RUFLE.

Los resultados finales del programa serán presentados a los colegas locales de RUFLE, y otros interesados durante la Conferencia Paramundi en Loja en junio del 2009. En esta ocasión, este informe final será oficialmente presentado al Ministerio del Ambiente especialmente en persona a la Ministra Dra. Marcela Aguiñaga Vallejo. Asimismo, el informe y todas las publicaciones científicas resultantes de RUFLE serán puestas a disposición a todos nuestros colaboradores locales, así como una guía para la implementación local de la metodología desarrollada a lo largo de nuestro programa. El conocimiento de base desarrollado en el programa de investigación será usado también para propósitos pedagógicos en el programa de Maestría en Ecología Tropical de la Universidad de Amsterdam que atrae a muchos estudiantes sudamericanos cada año, y de allí asegurará su contribución posterior para el fortalecimiento de la capacitación local.

El equipo de investigadores de RUFLE quisiera aprovechar esta oportunidad para agradecer a todos sus colegas por su ayuda indispensable durante el proyecto de investigación.

Referencias bibliográficas

- Castaño C. (Ed.), 2002. Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición hotspot y global climatic tensor. Bogotá: IDEAM.
- Di Pasquale et al. 2008. *Palaeogeogr. Palaeoecol.* 259: 17-34.
- Hofstede et al. 2002. *Mount. Res. Dev.* 22: 159-167.
- Laegaard, S., 1992. In: H. Balslev and J.L. Luteyn (Eds.), *Páramo an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, London, pp. 151-170.
- Myers, N., 1988. *Environmentalist* 8, 187-208.
- Price M., 1999. *Global Change in the Mountains*. New York: Parthenon.
- Wille et al., 2002. *J. Trop. Ecol.* 18, 409-440.

Capítulo 2

Resultados del subproyecto 1: Cambios ambientales durante el Holoceno en los altos Andes del Ecuador

El presente proyecto tuvo con objetivo el reconstruir la posición altitudinal natural del límite superior del bosque (UFL) en los Andes Ecuatorianos, ecotono que tiene una importancia determinante a nivel ecológico y social. Para ello se realizó en primer lugar un análisis de la vegetación actual, como base para una segunda fase palinológica, que implicó el análisis del polen fósil de turberas y suelos y así como del polen actual.

Los patrones de composición de las especies vegetales de los páramos de la Cordillera Oriental en el Norte del Ecuador fueron estudiados en la Reserva Biológica Guandera y la Reserva Ecológica El Angel. La primera representa un área relativamente poco perturbada y la segunda un área con severa alteración. Análogamente, se estudiaron los remanentes de bosque en ambas reservas y sus alrededores. El análisis realizado implicó un estudio de campo de acuerdo al método de levantamientos según el enfoque de Braun-Blanquet. Buscamos discernir zonas altitudinales o comunidades particulares mediante nuestro análisis así como huellas de la influencia humana en ellas. Examinamos 100 parcelas de páramo zonal y azonal ubicadas entre 3400 y 4000 m de altitud. Asimismo, 33 parcelas de bosque fueron muestreadas entre 3300 and 3700 m de altitud a lo largo de dos transectos que cruzan el límite superior del bosque (UFL).

La clasificación fitosociológica por medio de TWINSpan reveló siete comunidades de páramo a nivel de asociación (tres para páramo propiamente dicho y tres para pantanos azonales), las cuales se agruparon cada una en dos alianzas y un orden zonal en base a la composición florística y el porcentaje de cobertura. En el caso de bosques, dicha clasificación permitió revelar dos comunidades para Guandera y cinco para El Angel siempre en base a la composición florística y al porcentaje de cobertura. El nuevo orden fitosociológico descrito *Espeletio pycnophyllae-Calamagrostietalia effusae* unifica todos los pajonales de páramo de Guandera y El Angel. Para Guandera describimos dos comunidades peculiares de páramo zonal: un parche de bambúes e islas de páramo en Bosque Altoandino.

Para el caso de los bosques, el patrón de distribución de las comunidades forestales halladas corresponde claramente a un gradiente de humedad que declina del Este al Oeste, de Guandera a El Angel. Las zonas de bosque altoandino y bosque andino en Guandera no fueron diferenciadas florísticamente a nivel de comunidad por medio de nuestro análisis. Los parches de bosque en el páramo de Guandera (3550-3700 m) son similares en términos de estructura y composición florística al bosque altoandino bajo el UFL (3600-3620 m), difiriendo solo a nivel de variantes. Esto indica que la separación de los parches de bosque tuvo lugar en un tiempo relativamente reciente o que fueron fácilmente colonizados por influencia directa del bosque altoandino localizado a alrededor de 50 m de distancia. No se halló afinidad florística entre los tipos de bosque identificados en nuestro estudio y 14 otros sitios boscosos de Colombia y Ecuador.

En cuanto al UFL actual en Guandera (a 3640 m), estimamos que lo abrupto y marcado de este límite es probablemente una consecuencia de frecuentes y extensos incendios. Esto sugiere que el UFL natural estuvo a una altitud ligeramente superior en condiciones de

ausencia de perturbación y sería también la razón por la cual la comunidad de subpáramo no fue detectada estructuralmente en el área de estudio.

En El Angel, la composición florística de la subasociación paspaletosum bonplandiani (pajonal de páramo a 3430-3550 m) de la asociación Gynoxyo-Calamagrostietum sugiere que estuvo probablemente localizada en un área que fue anteriormente boscosa, como lo evidencia la desaparición del bosque altoandino y de la parte superior del bosque andino combinada con la presencia de varias especies de maleza nativa como exótica. La presencia de taxa distintivos en la subasociación de *Paspalum bonplandianum* constituye una respuesta innegable a la alteración del habitat inducida por actividades humanas.

En El Angel, el UFL natural así como el bosque altoandino han desaparecido por la tala, conduciendo a un proceso de “paramización”. Por ello, los parches boscosos aislados de Asteráceas que existen a 3740 m de altitud no pueden ser comparados con el bosque altoandino. Los remanentes de bosque andino en las cercanías de la Reserva El Angel son objeto de extracción forestal continua y se van degradando poco a poco.

Otra parte de nuestro estudio consistió en investigar la lluvia de polen actual en los mismos transectos antes mencionados. La representación del polen fue estimada comparando la presencia de los taxa de plantas resultantes del análisis de vegetación con los registros de polen derivados de las trampas de polen y las muestras de musgos (trampas naturales de polen). Para el caso de Guandera, un total de 72 taxa de polen fueron identificados en los registros polínicos de 27 levantamientos. Los espectros polínicos de los levantamientos de bosque, páramo y áreas de cultivo fueron bien separados a lo largo de los ejes principales de un Análisis de Correspondencia Rectificado (o DCA, Detrended Correspondence Analysis), mostrando el potencial que existe para distinguir estos tipos de vegetación en los registros polínicos.

Tanto en páramo como en bosque, los taxa de polen con síndromes de polinización de dispersión por el viento estuvieron sobrerrepresentados. *Clusia*, *Ilex* y *Weinmannia* (sólo con altos porcentajes) fueron las mejores especies para inferir la presencia local de bosques en el área de Guandera, mientras que *Puya*, Apiaceae, Poaceae (sólo con altos porcentajes) y Cyperaceae se revelaron como los mejores candidatos para inferir la vegetación local de páramo.

Los análisis de polen fósil, por su parte, implicaron el muestreo de 4 turberas (2 en Guandera y 2 en El Angel) así como de varios monolitos de suelo. A continuación detallamos los resultados más importantes.

El testigo G15-II de 90 cm fue extraído de una pequeña turbera a 3400 m en la Reserva Biológica Guandera y muestra el registro fósil de los cambios altitudinales del UFL durante 7 intervalos: (1) de 7150 a 6240 cal.yr BP, el UFL estuvo localizado a 3100–3200 m y las condiciones climáticas fueron frías; (2) de 6240 a 5320 cal. yr, BP el UFL subió a 3600 m y el bosque andino rodeó la turbera; (3) de 5320 a 2160 cal. yr BP, el UFL estuvo a 3600–3650 m de elevación y el bosque consistió principalmente de *Hedyosmum*, *Weinmannia*, Melastomataceae, *Ilex*, Scrophulariaceae y *Symplocos*; (4) de 2160 a 910 cal. yr BP, el UFL se movió hacia abajo a 3350 m y la turbera estuvo localizada en la parte inferior del páramo; (5) de 910 a 520 cal. yr BP condiciones climáticas más frías predominaron y el UFL estuvo a 3250-3300 m; (6) desde 520 cal. yr BP, el UFL se movió hacia arriba a 3600 m. Durante este periodo, la presencia de malezas (*Rumex*) y la evidencia de drenaje y disturbio en la turbera

indican que las actividades agrícolas se expandieron y casi alcanzaron el área de la reserva; (7) durante los últimos 150 cal. yr el disturbio se incrementó.

El testigo analizado G8-I de 170 cm fue extraído de una turbera a 3800 m en la Reserva Biológica Guandera y muestra los cambios en la vegetación ocurridos durante los últimos 3000 años. En base a 10 dataciones radiocarbónicas, se pudo discernir 5 intervalos, de los cuales vale la pena mencionar los tres más recientes que empiezan a alrededor de 540 cal yr BP (hasta el presente), pues es cuando ocurren el más importante movimiento hacia arriba del UFL así como el inicio de las actividades humanas. Esta evidencia confirma lo encontrado en el registro fósil G15-II y en el testigo A-11 (pantano El Voladero en la Reserva Ecológica El Angel). El testigo G8-I muestra una extensión máxima del UFL hasta 3650 m de elevación (que corresponde a la actual altitud del UFL) y claramente demuestra que durante la última parte del holoceno el bosque andino nunca predominó en las alturas donde actualmente prevalece la vegetación de páramo. Esta evidencia coincide con los resultados de investigaciones previas en los Andes del norte y apoya la hipótesis de que el páramo por encima de 3700 m de altitud representa un ecosistema natural. Por tanto, el plantar árboles (especies exóticas en particular) por encima de la mencionada elevación contribuiría a la degradación de un ecosistema natural.

Capítulo 3

Resultados del subproyecto 2: Un enfoque novedoso de los biomarcadores para reconstruir la dinámica de los patrones de vegetación

Presentamos resultados de un proyecto de investigación que tiene por objetivo reconstruir la historia del límite superior del bosque (UFL) en los Andes Ecuatorianos. Usando una combinación de avanzadas técnicas analíticas, químicas y de modelización, mostramos que las especies dominantes de la vegetación actual contienen combinaciones de lípidos que son específicas a ciertas plantas y que son preservadas en los registros de suelos, la señal lipídica de los cuales puede ser desentrañada en la combinación más probable de biomarcadores y por lo tanto en la vegetación histórica.

Como fue descrito en la introducción general, las partes más altas de los Andes tropicales del Ecuador albergan frágiles ecosistemas caracterizados por pajonales de páramo y bosques húmedos montanos. El cambio climático natural y la interferencia humana (es decir quema y tala) son, se cree, los factores que han originado el descenso del UFL en el área, pero su posición natural exacta en ausencia de disturbio es incierta. Esto ha impedido nuestra comprensión de la respuesta del UFL al cambio climático global y ha dificultado una estrategia correcta para reforestar áreas en el marco de las actividades conducidas por el protocolo de Kyoto para fijar el dióxido de carbono.

Una causa importante de la incertidumbre a este respecto es que el método tradicional de análisis polínico de turba o sedimento por sí solo no es suficiente para reconstruir los cambios en el UFL. Las razones son la incertidumbre espacial causada por la dispersión del polen por el viento y la disponibilidad limitada de depósitos de turba o sedimentos a todas las altitudes de interés. El programa RUFLE aspiró justamente a abordar este problema combinando los análisis tradicionales de polen y vegetación con un novedoso enfoque de biomarcadores el cual fue el foco del presente proyecto.

En el enfoque de biomarcadores, las especies de plantas típicas de zonas de vegetación específicas son examinadas para determinar la presencia de biomarcadores, definidos como (combinaciones de) componentes químicos orgánicos específicos de ciertas plantas. Los candidatos más probables para su utilización como biomarcadores fueron los *n*-alcanos, *n*-alcoholes y los *n*-ácidos grasos en el rango de número de carbonos de C₂₀-C₃₆ que ocurren únicamente en las capas cerosas de las hojas y en las raíces de las plantas superiores en variadas combinaciones.

Los primeros pasos en nuestra investigación fueron hallar i) si dichos componentes ocurren en combinaciones específicas a ciertas plantas en aquellas que son responsables de la biomasa dominante incorporada a los suelos del área de estudios y ii) si esos componentes fueron suficientemente bien preservados en la materia orgánica del suelo (SOM) de dichos suelos en orden cronológico. Además, puesto que son combinaciones únicas de los que de otro modo serían omnipresentes *n*-alcanos, *n*-alcoholes y *n*-ácidos grasos de varias longitudes de cadenas de carbono que constituyen biomarcadores potenciales de plantas, el desentrañar la señal mezclada de varias plantas acumuladas en el suelo a través del tiempo fue otro gran reto. Por tanto, para sobrepasar los obstáculos antes mencionados, usamos una combinación de química analítica orgánica avanzada con técnicas de modelización

computarizada para probar biomarcadores potenciales en plantas y suelos, y desentrañar la señal mezclada en éstos últimos para evaluar el potencial del enfoque de biomarcadores para ayudar a la reconstrucción del UFL histórico en los Andes Ecuatorianos.

El área de estudio consistió de transectos altitudinales que abarcan el actual UFL en la cordillera oriental y en la cordillera occidental en el norte del Ecuador como fue descrito en la introducción general. En ambas áreas, las plantas responsables de la biomasa dominante incorporada a los suelos fueron muestreadas y varios monolitos de suelo intacto fueron colectados a lo largo de los transectos. Los lípidos de las muestras de plantas y suelos fueron extraídos y analizados con una combinación de Extracción Acelerada con Solventes (ASE) y cromatografía de gases - espectrometría de masas (GC/MS) optimizada para este propósito. Los lípidos de las plantas fueron tratados buscando la presencia de biomarcadores, por ejemplo combinaciones únicas de *n*-alcanos, *n*-alcoholes y *n*-ácidos grasos a través de análisis cluster usando el método de Ward. Para desentrañar la señal mezclada de lípidos en el suelo, un modelo discreto lineal (VERHIB) que describe la acumulación de lípidos en el suelo fue desarrollado. Por inversión, la composición más probable de la vegetación que conduce a la señal mezclada en el suelo fue derivada.

Nuestros resultados son muy prometedores e indicaron que los biomarcadores efectivamente ocurren en la vegetación dominante actual en el área de estudio del Ecuador en la forma de combinaciones únicas de *n*-alcanos y *n*-alcoholes. Además, estos biomarcadores fueron hallados reconociblemente preservados en los suelos muestreados y en los depósitos de turba en orden cronológico a una gran profundidad y edad (>6000 ¹⁴C años AP). Luego de ensayos rigurosos con datos artificiales, aplicamos el modelo VERHIB para reconstruir patrones de vegetación en el área, incluyendo el UFL, a partir de depósitos de turba y suelo. Hallamos que este nuevo método para proporcionar una reconstrucción de la vegetación local con un alto nivel de resolución espacial y un alto nivel de separación, en varias instancias a nivel de especie, produciendo información que es ampliamente complementaria con la información regional obtenida a través del análisis de polen del mismo núcleo.

De este proyecto concluimos que la combinación de la química analítica y la modelización matemática puede ser aplicada con éxito para ayudar a reconstruir la composición de la vegetación histórica, incluyendo el UFL en los Andes Ecuatorianos, especialmente cuando se aplica en combinación con proxies existentes como el análisis de polen. Esto es un avance significativo desde el punto de vista paleoecológico. Asimismo, se trata de un resultado muy prometedor desde el punto de vista aplicativo ya que la información ganada ayudará al gobierno ecuatoriano en sus decisiones estratégicas referentes a la reforestación de áreas naturales posiblemente degradadas.

Capítulo 4

Resultados del subproyecto 3: Suelos de ceniza volcánica en ecosistemas andinos - desentrañando la distribución y estabilización de la materia orgánica

Los Andes Ecuatorianos alojan frágiles ecosistemas tropicales montañosos de bosque y pastizales (páramo) de excepcional biodiversidad, los cuales están amenazados por cambios del uso de la tierra, por ejemplo la deforestación, el pastoreo y la quema. Estos cambios podrían hacer que los suelos de ceniza volcánica – el tipo de suelo más abundante en esta región – pasen a ser ya no un depósito de dióxido de carbono sino una fuente de éste hacia la atmósfera. De esta forma afecta al ciclo global del carbono. Para determinar los incrementos o las pérdidas de carbono orgánico en los suelos debido a los cambios del uso de la tierra, urge tener un conocimiento más detallado de los procesos que influyen en la distribución vertical y la estabilización de la materia orgánica del suelo (SOM). Mientras tanto la reforestación y recuperación de áreas degradadas de forma ecológicamente sustentable se ven severamente limitadas, porque la posición altitudinal del límite superior de bosque (UFL) en ausencia de interferencia humana es aún objeto de debate. Para mejorar el entendimiento de la dinámica del UFL, es prometedora la investigación del registro fósil contenido en los suelos de ceniza volcánica. Sin embargo, para una interpretación correcta de esos registros fósiles es necesario un conocimiento de los procesos que influyen en la distribución vertical de la materia orgánica del suelo (SOM).

En los suelos de ceniza volcánica, las condiciones básicas para la distribución vertical de la SOM están determinadas por los procesos geogenéticos, específicamente la cantidad y el momento de deposición de la tefra. Sin embargo, la distribución vertical de la SOM actual depende de los siguientes procesos pedogenéticos: la entrada de la SOM por hojarasca y raíces, la descomposición de la SOM, la bioturbación y la lixiviación. La acumulación de la SOM en los suelos de ceniza volcánica en general está relacionada con la formación de complejos órgano minerales y/o órgano metálicos, que protegen la SOM contra la descomposición por mecanismos que son aún objeto de debate. El objetivo principal de esta tesis doctoral ha sido por lo tanto: el obtener más conocimiento acerca de los procesos que influyen en la distribución vertical y la estabilización de la SOM en los suelos de ceniza volcánica en los ecosistemas de bosque y de páramo en el norte de los Andes Ecuatorianos, mediante el estudio de la influencia de procesos geogenéticos y pedogenéticos. De esta forma esta tesis contribuye al manejo sustentable de los suelos de ceniza volcánica como depósitos de carbono orgánico y ayuda a la reconstrucción de la posición altitudinal natural del UFL, que es necesaria para lograr la reforestación y la recuperación de áreas degradadas de forma ecológicamente sustentable.

Para mejorar el entendimiento de los procesos que influyen en la distribución vertical de la SOM en los suelos de ceniza volcánica, y en particular su ordenamiento cronológico, es necesario datar la SOM por radiocarbono (^{14}C). La interpretación de dataciones ^{14}C de la SOM no es simple, porque éstas son influenciadas por procesos pedogenéticos. Datar fracciones de SOM por extracción álcali ácido es prometedor, pero qué fracción inmóvil (ácido húmico o humina) dará las dataciones ^{14}C más precisas es aún objeto de debate. Para determinar qué fracción debe ser usada para datar por ^{14}C los suelos de ceniza volcánica y para evaluar si la cronoestratigrafía de la SOM es apropiada para la investigación

paleoecológica, datamos ambas fracciones y relacionamos las edades calibradas con profundidades de suelo. Comparamos los intervalos de tiempo cubiertos por los suelos estudiados con aquellos de secciones de turberas cercanas para obtener evidencia independiente. La edad del ácido húmico (HA) fue significativamente mayor que la de la humina, excepto para las muestras de suelo mineral justo debajo de un suelo de bosque (horizontes ectorgánicos), donde se presenta la situación opuesta. En secciones de turbera las edades ^{14}C del HA y humina fueron igual de precisas. En los suelos, las edades calibradas aumentan de manera significativa con la profundidad. No se ha observado inversiones de edad u homogenización en los intervalos de muestreo aplicados. En conclusión, datar el HA en suelos de ceniza volcánica sin horizonte orgánico grueso da resultados más precisos, ya que la humina fue contaminada por raíces. Contrariamente a esto, en muestras de suelo mineral tomadas justo por debajo de horizontes ectorgánicos, las edades de la humina fueron más precisas, porque en este caso el HA fue contaminado por HA más joven iluviado desde horizontes ectorgánicos que apenas contienen metales (Al y Fe). En general, la cronoestratigrafía de la SOM resulta apropiada para investigaciones paleoecológicas.

Subsiguientemente fue investigada la influencia de los procesos geogenéticos en la distribución vertical de la SOM por dilucidación de la estratigrafía de las tefras de los suelos ceniza volcánica estudiados. Combinamos los proxies usados tradicionalmente en estudios estratigráficos (asociaciones de minerales, distribuciones granulométricas y proporciones de elementos químicos) con contenidos de SOM y dataciones ^{14}C , ambos con una alta resolución vertical. Nuestros resultados indican que cada uno de estos suelos se ha formado en tres distintos depósitos de tefra. Aunque estos depósitos contenían una asociación similar de minerales, fue posible diferenciar entre depósitos debido a su característica distribución vertical de carbono orgánico, su granulometría, y la proporción típica de SrO a Na_2O , CaO o Al_2O_3 cristalino. El dilucidar la estratigrafía de las tefras mejoró la comprensión de la distribución vertical del SOM, incluidos los proxies paleoecológicos, en los suelos estudiados. Además, concluimos que probablemente la bioturbación juega un papel importante en la pedogénesis actual, resultando en superposición (fusión, mezcla) del paleosuelo. Es sorprendente ver que, a pesar de la bioturbación, existe una relación lineal entre edad y profundidad, lo que conduce a la hipótesis de que la zona de la bioturbación se movió hacia arriba durante la formación del suelo. Por lo tanto, concluimos provisionalmente que los proxies paleoecológicos se presentan estratificados en nuestros suelos, aunque en cierto modo más toscamente que en las turberas o los sedimentos lacustres.

Para mejorar el entendimiento de los procesos que influyen en la distribución vertical de los proxies paleoecológicos de los suelos, fue investigado el impacto de la bioturbación por la fauna de suelos (bioturbación) en la distribución vertical de la SOM. Muchas veces se ha referido a la bioturbación como el principal proceso que influye en la distribución vertical de la SOM. Esta influencia es muy compleja porque es el resultado de la interacción entre diferentes grupos de especies de fauna del suelo que redistribuyen la SOM de maneras distintas a través del perfil del suelo. Realizamos un análisis micromorfológico semicuantitativo de los rasgos edafológicos de la fauna del suelo y relacionamos su presencia con la distribución vertical de la SOM y las dataciones ^{14}C de alta resolución. Los datos de suelo de páramo sugieren que la bioturbación es ampliamente responsable de la distribución vertical de la SOM, mientras que la lixiviación y entrada de raíces fueron de menor importancia. La bioturbación fue causada por especies endogeicas, que mezclan el

suelo típicamente sólo por cortas distancias verticales. La mezcla vertical de corta distancia fue aparentemente realizada por el desplazamiento hacia arriba de la zona de la bioturbación como resultado del engrosamiento del suelo debido a la acumulación de la SOM. Un cambio de vegetación de páramo a bosque fue acompañado por un cambio de especies endogeicas a especies epigeicas. Estas últimas no redistribuyen material verticalmente, lo que origina eventualmente la formación de gruesos horizontes ectorgánicos en el bosque.

Además los stocks de carbono orgánico del suelo fueron cuantificados y los mecanismos de estabilización del SOM fueron examinados. Para aclarar el papel químico y físico de los mecanismos de estabilización en los suelos de ceniza volcánica estudiados, aplicamos técnicas de extracción selectiva, llevamos a cabo análisis de difracción con rayos X de la fracción arcillosa y estimamos la distribución del tamaño de poros. Nuestros resultados muestran que los stocks de carbono orgánico fueron excepcionalmente elevados bajo ambos tipos de vegetación, duplicando aproximadamente el promedio global reportado para los suelos de ceniza volcánica. Los mecanismos de estabilización de SOM involucrados son 1) estabilización directa de la SOM en complejos órgano metálicos (Al humus); 2) protección indirecta de la SOM a través de un pH bajo del suelo y de niveles tóxicos de Al y 3) la protección física de la SOM causada por una microporosidad muy alta. Además, en el caso de suelos de bosque, la resistencia inherente de la SOM fue responsable de una acumulación sustancial en los horizontes ectorgánicos. Ambos tipos de vegetación contribuyeron a la acidificación del suelo, incrementando así la acumulación de la SOM e induciendo a un retorno positivo. La mayoría de los cambios del uso de la tierra que involucran a los ecosistemas de bosque y páramo andino resultarán en una pérdida considerable e inmediata de carbono orgánico del suelo hacia la atmósfera.

Los procesos que influyen en la distribución vertical de la SOM fueron estudiados en un modelo preliminar, integrando el conocimiento obtenido en los capítulos previos y con un énfasis especial en el impacto del cambio del volumen de suelo debido a la incorporación de SOM. El impacto del cambio del volumen de suelo es frecuentemente desestimado, aunque podría influenciar los procesos que dependen de la profundidad de suelo como la bioturbación. Primero, determinamos la magnitud del cambio en volumen con un balance de masa geoquímica que involucra a los elementos químicos inmóviles. En seguida, probamos nuestra hipótesis de un desplazamiento hacia arriba de la zona de la bioturbación como resultado del engrosamiento del suelo en un modelo unidimensional basado en ecuaciones diferenciales en derivadas parciales. Nuestros resultados indican que el cambio en volumen de suelo es un proceso pedogenético principal en los suelos estudiados. La acumulación de SOM resultó en más de una triplicación del grueso inicial de suelo en menos de 4800 años, desde ~20 cm hacia 77 cm. Nuestro modelo confirmó que un desplazamiento hacia arriba de la zona de la bioturbación es ciertamente plausible como resultado del engrosamiento del suelo. Concluimos que no se pueden negar los cambios del volumen de suelo en los modelos de la dinámica del carbono orgánico que involucra a los suelos ricos en SOM como los suelos de ceniza volcánica.

Finalmente, las conclusiones fueron puestas en un marco más amplio y combinadas para definir implicaciones para 1) el manejo sustentable de los suelos de ceniza volcánica como depósitos de carbono orgánico y 2) el análisis paleoecológico sobre la posición natural del UFL que es necesario para la reforestación y recuperación de áreas degradadas de forma ecológicamente sustentable. Acerca del primer tema, los ecosistemas andinos deben ser

protegidos urgentemente de los cambios destructivos del uso de la tierra, no solamente con el propósito de preservar su gran biodiversidad, sino también por su función como depósito enorme de carbono. La mayoría de los cambios del uso de la tierra que involucran a los ecosistemas andinos resultarán en una pérdida considerable e inmediata de carbono orgánico del suelo hacia la atmósfera por un periodo largo. En el caso de los suelos de ceniza volcánica, los modelos de la dinámica del carbono orgánico pueden ser mejorados incorporando los ratios A_{lp}/A_{lo} en lugar del contenido de arcilla, tomando en cuenta el transporte vertical de la SOM por la bioturbación causada por diferentes grupos de fauna de suelo y explicando el cambio del volumen de suelo. Acerca del segundo tema, la mezcla vertical de la SOM se detiene tan pronto como un bosque coloniza un sitio y el ordenamiento cronológico sigue quedando intacto desde ese momento. Por el contrario, en el páramo la bioturbación afecta todo el suelo. Sin embargo, cierto orden cronoestratigráfico de la SOM sigue siendo conservado en estos suelos también, debido a la mezcla por cortas distancias verticales sobre intervalos < 5 cm (o ~ 500 años) combinada con un desplazamiento hacia arriba de la zona de la bioturbación. Si los proxies paleoecológicos son distribuidos en los suelos por los mismos procesos que la SOM, también tendrán un cierto orden cronoestratigráfico. Sin embargo, una consecuencia importante es también que cada muestra tomada de estos suelos produce inevitablemente una señal mezclada a una escala temporal de alta resolución.

Capítulo 5

Conclusiones generales del programa RUFLE

Dentro del programa RUFLE aplicamos un enfoque multi-proxy que combina el análisis de polen fósil y los biomarcadores preservados en las turberas y en los suelos de ceniza volcánica, conjuntamente con el análisis de la vegetación actual y de los procesos pedogenéticos que condujeron a la formación de los suelos de ceniza volcánica en el área de estudio. Los resultados muestran que dicha combinación de métodos permite la reconstrucción de la dinámica pasada de los patrones de vegetación con un nivel de detalle sin precedentes. La dinámica de la vegetación a la escala regional como suele ser reconstruida a partir del polen fósil y de los patrones de vegetación actual fue complementada con la información a escala local obtenida mediante el análisis de biomarcadores. El estudio de los procesos pedogenéticos permitió realizar una estimación de la resolución máxima obtenible para el polen fósil y los biomarcadores preservados en el suelo. Además, pudo proveer el marco temporal para las reconstrucciones de vegetación y sirvió de por sí como un proxy para la distinción entre vegetación de bosque y páramo en cuanto a su composición de materia orgánica. Concluimos que la metodología desarrollada dentro del marco de nuestro programa constituye una valiosa y nueva herramienta para reconstruir las posiciones pasadas del UFL dentro de áreas con suelos de ceniza volcánica donde su localización natural es incierta debido a la interferencia humana, al cambio climático o a ambos como es común que ocurra dentro del Ecuador.

Con respecto a la incertidumbre que gira entorno a si la vegetación de páramo actual existente entre 3600 m (actual UFL degradado) y cerca de 4000 m en la Estación Biológica Guandera tiene un origen natural o si es el resultado de la deforestación inducida por el hombre, concluimos lo siguiente:

En base a los resultados del enfoque multi-proxy del programa RUFLE, inferimos que durante los últimos 10,000 años el UFL en el área no alcanzó altitudes por encima de 3700 m. Por tanto confirmamos la hipótesis de que el UFL natural no alterado se situó por debajo de 3700 m y que la vegetación de páramo encima de 3600 m es un ecosistema natural en vez de un producto de la deforestación. Como consecuencia, las actividades de reforestación fomentadas por el protocolo de Kyoto en esta parte de los Andes ecuatorianos deben limitarse a máximo 3600 m de altitud. Por encima de esta elevación, la aforestación sobre todo con especies exóticas como *Eucalyptus* y pino mexicano (mayormente *Pinus patula* y *P. radiata*), debe ser fuertemente desaconsejada desde un punto de vista conservacionista. Al mismo tiempo, hay que tener en cuenta que las conclusiones se aplican únicamente a nuestra área de estudio. Cuando situaciones similares existen a través de los Andes del Ecuador, la localización natural del UFL en esas áreas debe ser estimada individualmente para poder guiar los esfuerzos locales en materia de reforestación. Para este propósito, la metodología desarrollada dentro del marco del programa RUFLE para detectar la posición natural del UFL en paisajes alterados será de gran valor. Los miembros del equipo de RUFLE permanecen disponibles para un asesoramiento posterior a los colegas locales en la aplicación de la metodología.

Finalmente, además de proveer información y herramientas para reconstruir el posicionamiento pasado del UFL, el programa RUFLE también contribuyó con nuevos conocimientos con respecto a la fijación de carbono y a su ciclo en suelos de ceniza volcánica en los Andes. Nuestra investigación muestra que los suelos en el área de estudio pueden fijar cantidades significativas de carbono, pero que la fijación depende en gran medida del tipo de vegetación. Esta información es de un valor crucial en el contexto de la acumulación de carbono en los suelos vinculada a las estrategias de mitigación del cambio climático y al intercambio asociado a los méritos del CO₂ bajo el protocolo de Kyoto. Dicha información forma la base de futuros esfuerzos de investigación en la región que se concentran en dilucidar los flujos y stocks de carbono en la zona de páramo andino.

Capítulo 6

Publicaciones científicas resultantes del programa RUFLE

A continuación presentamos una lista de publicaciones en revistas científicas internacionales que fueron el producto directo del programa RUFLE. Siguiendo a la lista incluimos un ejemplar completo de cada artículo científico que ya ha salido publicado.

1. F.H. Tonneijck, J. Van der Plicht, B. Jansen, J.M. Verstraten and H. Hooghiemstra, 2006. *Radiocarbon dating of soil organic matter fractions in Andosols in Northern Ecuador*, Radiocarbon, 48: 337-353.
2. B. Jansen, K.G.J. Nierop, J.A. Hageman, A.M. Cleef and J.M. Verstraten, 2006. *The straight-chain lipid biomarker composition of plant species responsible for the dominant biomass production along two altitudinal transects in the Ecuadorian Andes*, Organic Geochemistry, 37: 1514-1536.
3. B. Jansen, K.G.J. Nierop, F.H. Tonneijck, F.W. van der Wielen, and J.M. Verstraten, 2007. *Can isoprenoids in leaves and roots of plants along altitudinal gradients in the Ecuadorian Andes serve as biomarkers?*, Plant and Soil, 291: 181-198.
4. K.G.J. Nierop, B. Jansen, F.H. Tonneijck and J.M. Verstraten, 2007. *Organic matter in volcanic ash soils under forest and páramo along an Ecuadorian altitudinal transect*, Soil Science Society of America Journal, 71: 1119-1127.
5. J. Bakker, M. Moscol, H. Hooghiemstra, 2008. *Holocene environmental change at the upper forest line in northern Ecuador*, The Holocene 18, 877-893.
6. B. Jansen, N.S. Hausmann, F.H. Tonneijck, W.P. de Voogt and J.M. Verstraten, 2008. *Characteristic straight-chain lipid ratios as a quick method to assess past forest – páramo transistions in the Ecuadorian Andes*, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 262: 129-139.
7. F.H. Tonneijck, J.A. Hageman, J. Sevink, and J.M. Verstraten, 2008. *Tephra stratification of volcanic ash soils in Northern Ecuador*, Geoderma 144: 231-247.
8. F.H. Tonneijck and A.G. Jongmans, 2008. *The influence of bioturbation on the vertical distribution of soil organic matter in volcanic ash soils: a case study in Northern Ecuador*, European Journal of Soil Science 59, 1063-1075.
9. B. Jansen and K.G.J. Nierop, 2009. *Me-ketones in high altitude Ecuadorian andisols confirm excellent conservation of plant-specific n-alkane patterns*, Organic Geochemistry, 40: 61-69.
10. M.C. Moscol Olivera, A.M. Cleef, 2009. *A phytocoenological study of the páramo along two altitudinal transects in El Carchi province, northern Ecuador*, Phytocoenologia 39, 79-107.
11. M.C. Moscol Olivera, A.M. Cleef, 2009. *Vegetation composition and altitudinal distribution of montane rain forests in northern Ecuador*, Phytocoenologia (en prensa).

12. K.G.J. Nierop and B. Jansen, 2009. *Extensive transformation of organic matter and excellent lipid preservation at the upper, superhumid Guandera páramo*, Geoderma (en prensa).
13. B. Jansen, E.E. van Loon, H. Hooghiemstra and J.M. Verstraten, 2009. *Analysis of plant biomarkers greatly improves reconstruction of palaeo-environments*, Geology (enviado).
14. M.C. Moscol Olivera, Duivenvoorden y J.F., Hooghiemstra, H., 2009. *Pollen rain and pollen representation across a forest-páramo ecotone in northern Ecuador*. Review of Palaeobotany and Palynology (aceptado).
15. F.H. Tonneijck, B. Jansen, K.G.J. Nierop, J.M. Verstraten, J. Sevink and L. de Lange, 2009. *Carbon stocks and stabilization mechanisms in volcanic ash soils in natural Andean ecosystems of northern Ecuador*, European Journal of Soil Science (enviado).