



POSGRADOS

MAESTRÍA EN RECURSOS NATURALES RENOVABLES CON MENCIÓN EN REMEDIACIÓN Y RESTAURACIÓN

RPC-SO-17-NO.363-2020

OPCIÓN DE TITULACIÓN:
INFORMES DE INVESTIGACIÓN

TEMA:
INFLUENCIA DE LA COMPOSICIÓN
DEL HÁBITAT EN EL ENSAMBLE DE LA
COMUNIDAD DE AVES DE PÁRAMO
EN LAS ESTRIBACIONES ORIENTALES
Y OCCIDENTALES DE LOS ANDES
SUR DE ECUADOR

AUTOR:
JIMMY SANTIAGO BARROS QUITO

DIRECTOR:
MANUEL ERNESTO DELGADO FERNÁNDEZ

CUENCA – ECUADOR
2023

Autor:**Jimmy Santiago Barros Quito**

Biólogo.

Candidato a Magíster en Recursos Naturales Renovables con Mención en Remediación y Restauración por la Universidad Politécnica Salesiana – Sede Cuenca.

jsanty.b1@gmail.com

Dirigido por:**Manuel Ernesto Delgado Fernández**

Licenciado en Ciencias de la Educación en la Especialidad de Química, Biología y Ciencias Naturales.

Magíster en Tecnologías para el Aprovechamiento de Recursos Naturales no Tradicionales.

Dottore di Ricerca in Ecologia Sperimentale e Geobotanica.

mdelgado@ups.edu.ec

Todos los derechos reservados.

Queda prohibida, salvo excepción prevista en la Ley, cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública y transformación de esta obra para fines comerciales, sin contar con autorización de los titulares de propiedad intelectual. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual. Se permite la libre difusión de este texto con fines académicos investigativos por cualquier medio, con la debida notificación a los autores.

DERECHOS RESERVADOS

2023 © Universidad Politécnica Salesiana.

CUENCA – ECUADOR – SUDAMÉRICA

JIMMY SANTIAGO BARROS QUITO

Influencia de la composición del hábitat en el ensamble de la comunidad de aves de páramo en las estribaciones orientales y occidentales de los andes sur de Ecuador

DEDICATORIA

A Dios, por su mano fiel que ha guiado mi camino. A mi amada esposa, Anita, por su amor, comprensión y apoyo a lo largo de este camino; ella ha sido un pilar fundamental que me ha mantenido firme, este logro también es suyo.

A mis hijos, Valentina y Mateo, que son mi motivación para seguir adelante cada día, gracias por llenarme de amor y sonrisas en todo momento.

A mi mamá y hermana, Julieta y Vanessa, gracias por creer en mí y apoyarme incondicionalmente. Ustedes han formado parte esencial de cada logro que he obtenido en mi vida.

AGRADECIMIENTO

Agradezco a mi tutor el Dr. Ernesto Delgado por su colaboración durante este trabajo. Mi agradecimiento especial a mi mentor y gran amigo Dr. Pedro Astudillo Webster por el aporte de sus conocimientos y apoyo constante e incondicional a lo largo de esta investigación. A la Universidad del Azuay por el apoyo y financiamiento. A los revisores por su asesoría y sugerencias. Y, finalmente a todas la personas y amigos que colaboraron en el trabajo de campo durante esta investigación.

TABLA DE CONTENIDO

Resumen	10
Abstract	11
1. Introducción	12
2. Determinación del Problema.....	15
2.1 Objetivos.....	16
2.1.1 Objetivo General.....	16
2.1.2 Objetivos Específicos	16
2.2 Hipotesis.....	17
3. Marco teórico referencial.....	18
3.1 El ecosistema de páramo en Ecuador	18
3.2 Ecosistemas de páramos en los flancos occidentales y orientales de la Biosfera Macizo del Cajas	19
3.3 Biodiversidad del páramo.....	21
3.4 Importancia de la avifauna en el ecosistema de páramo	21
3.5 Influencia del hábitat en las aves de páramo.....	22
3.6 Diversidad Beta.....	23
4. Materiales y metodología.....	24
4.1 Descripción del área de estudio	24
4.2 Métodos para el censo de aves	27
4.3 Métodos para la caracterización del hábitat.....	28
4.4 Métodos para el análisis de datos	29
5. Resultados y discusión.....	33

5.1 Diversidad de aves	33
5.2 Caracterización del hábitat.....	37
5.3 Ordenación de la comunidad de aves en el flanco occidental y oriental	39
5.4 Cambios en la diversidad Beta (β) asociados a la estructura y composición del hábitat.....	42
6. Conclusiones.....	45
7. Referencias	47

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1 Coordenadas (corresponden al punto medio) de los 42 transectos evaluados en el ecosistema de páramo de los flancos occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador.....	26
Tabla 2 Valores Akaike para los ocho modelos utilizados para predecir a variación en la estructura de la comunidad de aves en el ecosistema de páramo de los flancos occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador. La inclusión de un predictor en el modelo se indica con un *. El modelo seleccionado se muestra en negrita y se marca con una cruz (+). La x representan una interacción entre variables.	32
Tabla 3 Riqueza y abundancia de aves registradas en el ecosistema de páramo del flanco oriental y occidental de la Biosfera Macizo del Cajas.	35
Tabla 4 Vectores propios del análisis de componentes principales (PCA) de cinco medidas de hábitat en el ecosistema de páramo de los flancos occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador.	37

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 . Perfil altitudinal de las comunidades vegetales del flanco occidental y oriental en el Parque Nacional Cajas. (Fuente: Minga et al., 2016)	20
Figura 2 Mapa del área de estudio y ubicación de los 42 transectos en el ecosistema de páramo de los flancos occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador. Los cuadrados azules representan los 21 transectos ubicados en el flanco oriental y los triángulos verdes representan los 21 transectos ubicados en el flanco occidental. La línea roja punteada representa la línea divisoria de aguas que delimita los flancos.....	25
Figura 3 Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, Solución 2D) de la comunidad de aves altoandinas basado en la distancia Bray-Curtis para los 42 transectos ubicados en el ecosistema de páramo del occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador. Los triángulos verdes representan los 21 transectos ubicados en el flanco occidental. Los cuadrados azules representan los 21 transectos ubicados en el flanco oriental. Para los códigos de las especies véase Tabla 4).	40
Figura 4 Cambios en el índice de similitud (Diversidad β) de la comunidad de aves altoandinas con respecto a la elevación, páramo más abierto y homogéneo (PCI), páramo heterogéneo más conservado (PCII), y, la interacción entre los flancos (occidental y oriental) y la abundancia de plantas ornitófilas a lo largo de los 42 transectos ubicados en el ecosistema de páramo del flanco occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador. Las líneas rojas representan las relaciones significativas ($P < 0,05$) Los triángulos verdes representan los 21 transectos ubicados en el flanco occidental. Los cuadrados azules representan los 21 transectos ubicados en el flanco oriental.	43

INFLUENCIA DE LA
COMPOSICIÓN DEL
HÁBITAT EN EL
ENSAMBLE DE LA
COMUNIDAD DE AVES
DE PÁRAMO EN LAS
ESTRIBACIONES
ORIENTALES Y
OCCIDENTALES DE LOS
ANDES SUR DE
ECUADOR

AUTOR:

JIMMY SANTIAGO BARROS QUITO

RESUMEN

En Ecuador, el páramo es un ecosistema característico de la región Andina que destaca por sus altos niveles de diversidad y endemismo. Hacia el sur del Ecuador está ubicada la depresión geográfica Girón-Paute, la cual presenta cordilleras de menor elevación, un valle interandino más estrecho y condiciones climáticas particulares. Aquí, la composición y estructura del hábitat de páramo está influenciado por la estacionalidad de las precipitaciones asociadas a la orientación de sus flancos. En adición, las modificaciones humanas en este ecosistema también promueven cambios en el hábitat de páramo. Por lo tanto, estas variaciones en el hábitat influyen en la diversidad de la fauna de estos ecosistemas. Particularmente, se ha demostrado que las aves son sensibles a los cambios en los hábitats. En este sentido, utilizamos la abundancia y diversidad de aves, registradas en transectos, para comparar la composición de la comunidad entre el flanco occidental y oriental en la Reserva de la Biósfera del Macizo del Cajas, un “hotspot” de diversidad y endemismo en los alto Andes al sur del Ecuador. La comunidad de aves vario su composición entre el flanco occidental y oriental, mientras que, la elevación explico un incremento en especies comunes en hábitats abiertos a mayor elevación. Por otro lado, los páramos más heterogéneos y menos disturbados tienden a albergar comunidades de aves más similares. Mientras que, cuando la abundancia de plantas ornitófilas incrementa hacia el flanco occidental las comunidades de aves tienden a ser menos similares. En conclusión, la orientación de los flacos asociada a la disponibilidad de hábitat, que a su vez esta influenciada por la variabilidad climática y la intervención, promueven variaciones en la comunidad de aves. Sin embargo, hábitats de páramo más heterogéneos pueden mantener comunidades más estables.

Palabras clave:

Reserva de la Biosfera Macizo del Cajas, Diversidad beta, Flancos, Vertientes, Valle Girón-Paute.

ABSTRACT

In Ecuador, the *páramo* is a characteristic ecosystem that stands out for its high levels of diversity and endemism. The Girón-Paute geographic depression in southern Ecuador has lower elevation mountain ranges, a narrower inter-Andean valley and particular climatic conditions. Here, the composition and structure of the *páramo* habitat is influenced by the seasonality of precipitation associated with the orientation of its flanks. In addition, human modifications to this ecosystem also promote changes in the *páramo* habitat. These habitat variations influence the faunal diversity of these ecosystems. In general, it has been shown that birds are sensitive to habitat changes. In this sense, we used the abundance and diversity of birds recorded in transects to compare community composition between the western and eastern flank of the Cajas Massif Biosphere Reserve, a “hotspot” of diversity and endemism in the high Andes of southern Ecuador. The bird community varied in composition between the western and eastern flank, while elevation explained an increase in species common to open habitats at higher elevations. On the other hand, more heterogeneous and less disturbed *páramos* tended to harbor more similar bird communities. Whereas, while the abundance of ornithophilous plants increases towards the western flank, bird communities tend to be less similar. In conclusion, flank orientation, associated with habitat availability, which in turn is influenced by climatic variability and intervention, promote variations in the bird community. However, more heterogeneous *páramo* habitats may maintain more stable communities.

Key words:

Macizo del Cajas Biosphere Reserve, Beta diversity, , Flanks, Slopes, Girón-Paute Valley.

1. INTRODUCCIÓN

Los Andes tropicales es uno de los “hotspot” con mayor riqueza biológica (Madriñán et al., 2013; Myers et al. 2000; Stattersfield et al. 1998). Así, los Andes tropicales contienen el 1/6 de la diversidad de plantas terrestres en menos del 1% de la superficie global (Myers et al. 2000). El paisaje de páramo, en los altos Andes, es un ecosistema destacado por sus niveles de diversidad y endemismo (Hofstede & Llambí, 2020). Este ecosistema se localiza en los altos Andes del norte de Sudamérica y se distribuye a través de Venezuela, Colombia, Ecuador y norte de Perú, así también con distribución fragmentadas en las altas montañas de Costa Rica y Panamá (Hofstede & Llambí, 2020; Jiménez-Rivillas et al., 2018).

Factores como la topografía irregular, aislamiento de los hábitats de mayor altura (i.e., el páramo es la frontera más alta de vegetación de los Andes), fluctuaciones diarias de temperatura, altas tasas de radiación solar y mayor humedad han generado un enclave aislado de características ecológicas únicas (Hofstede & Llambí, 2020; Luteyn, 1999). En adición, el páramo provee servicios ambientales importantes de los que se destacan la regulación hídrica y el almacenamiento de carbono (e.g., Carrillo-Rojas et al., 2019; Lazo et al., 2019; Sarmiento, 2000). Lamentablemente, el paisaje de páramo es uno de los ecosistemas más amenazados de los altos-Andes tropicales (Herzog et al. 2011; Neill 1999), debido principalmente a la pérdida de hábitat asociada a la ampliación de la frontera agrícola y ganadera (Hofstede & Llambí, 2020; Sarmiento, 2000). Por tanto, el ecosistema de páramo es una región prioritaria para el monitoreo biológico, manejo de recursos naturales y conservación.

En los Andes al sur del Ecuador, específicamente en la depresión geográfica Girón - Paute, las cordilleras occidental y oriental presenta menores elevaciones y un valle interandino más estrecho (Quintana et al., 2016; 2017). En cada cordillera se distinguen dos estribaciones la occidental (orientada hacia el oeste) y la oriental

(orientada hacia el este) que abarcan toda la gradiente de elevación andina desde los ecosistemas de bosque a menores elevaciones hasta el ecosistema de páramo a elevaciones mayores. En este sentido, para ser más específicos al ecosistema de páramo, de aquí en adelante a las estribaciones asociadas a este ecosistema de altura se les denominara flancos occidentales y orientales.

En esta zona altoandina (> 3500 m s.n.m), las condiciones climáticas propias, promueven hábitats de páramo con una composición y estructura particular que alberga importantes niveles de diversidad y endemismo, como en la Reserva de la Biosfera Macizo del Cajas (BMC; Jiménez-Rivillas et al., 2018). En este sentido, Los páramos de la BMC muestran una fuerte influencia de las diferencias en la estacionalidad climática que se presenta entre los flancos occidentales y orientales.

En general, el flanco occidental, presenta una mayor estacionalidad con un patrón bimodal de precipitación que promueven páramos menos húmedos, con una mayor cobertura de plantas leñosas, y una menor cobertura de páramo herbáceo y almohadilladas (Barros et al. 2020; Koenen 2000; Neill 1999). En contraste, en el flanco oriental, existe una menor estacionalidad con un patrón unimodal de precipitación que promueve páramos más húmedos con una mayor cobertura de páramo herbáceo en asociación almohadillas, y menor presencia de plantas leñosas (Barros et al. 2020; Sklenár & Ramsay, 2001).

No obstante, estos ecosistemas no solo experimentan variaciones naturales, también están sujetos a procesos de cambio de uso de suelo por actividades humanas, principalmente el ganado cimarrón, la quema de pajonales y plantaciones con especies exóticas (Astudillo et al. 2018; Hofstede et al. 2002; Matson & Bart 2013; Ross et al., 2017;). Por tanto, fenómenos naturales y antrópicos influyen en la composición y estructura de la vegetación del páramo, que consecuentemente, influye en la diversidad de fauna que depende de estos hábitats (e.g., Astudillo et al., 2019; 2020; Barros et al; 2020; Wallis et al., 2021).

Estudios recientes han destacado que los páramos son ecosistemas diversos, caracterizados por una estructura y composición vegetal compleja (e.g., Ansaloni et

al., 2022; Minga & Verdugo 2007; Minga et al., 2016; Suarez & Medina 2001). Esta complejidad resulta en una relación positiva entre la composición y estructura del hábitat y la diversidad de aves (e.g., Ausprey et al 2023; Astudillo et al. 2019; Barros et al. 2020). Las aves son organismos sensibles a los cambios en los hábitats naturales (Astudillo et al. 2014; 2018; Callaghan et al., 2019). Por lo tanto, las aves de páramo son un grupo de especies prioritarias para el monitoreo biológico y son un mecanismo para entender los efectos del cambio en la estructura y composición de los hábitats (e.g., Astudillo et al. 2020; Barros et al., 2020; Callaghan et al., 2019; Tinoco et al. 2009). Sin embargo, la mayoría de esfuerzos se han enfocado en el efecto de las presiones antrópicas, asociadas a cambios de uso de suelo, sobre las especies que integran las comunidades de aves (e.g., Astudillo et al. 2014; Mills et al., 2023); no obstante, las posibles variaciones en la comunidad debido a factores naturales como la orientación geográfica, siguen aun sin comprenderse.

En este contexto, la diversidad Beta es una métrica comúnmente utilizada a nivel de comunidad para cuantificar la tasa de cambio en la composición de especies en la comunidad a lo largo de un gradiente ambiental (Jankowski et al., 2009). Estas medidas son aplicables para entender los cambios en la composición a través del paisaje (Baselga, 2010; Legendre et al., 2005; Socolar et al., 2016; Tuomisto, 2010). En consecuencia, distintos paisajes relacionados a diferentes orientaciones geográficas (e.g., flancos de montaña) pueden ser evaluados desde la perspectiva de la diversidad beta. El páramo del Macizo del Cajas, en los Andes sur de Ecuador, muestra diferencias naturales en la vegetación de los flancos occidentales y orientales (Minga et al., 2016). No obstante, ninguna investigación, ha evaluado los cambios de la comunidad de aves de páramo entre los paisajes de los flancos occidentales y orientales del Macizo del Cajas.

2. DETERMINACIÓN DEL PROBLEMA

El ecosistema páramo ofrece una amplia variedad de servicios ambientales, entre los que destacan la regulación hídrica y almacenamiento de carbono, ambos servicios asociados a características únicas de diversidad de flora y fauna (Chuncho & Chuncho, 2019; Hofstede & Llambí, 2020; Jiménez-Rivillas et al., 2018). El páramo es una región prioritaria para la conservación (Bax & Francesconi, 2019; Myers et al., 2000); por ejemplo, es uno de los “hotspot” de diversidad y endemismo con mayor concentración de especies amenazadas a la extinción (Herzog & Kattan, 2011; Myers et al., 2000; Stattersfield et al., 1998), debido principalmente a la pérdida de hábitat a través de los cambios en el uso del suelo (Sarmiento, 2000; Sarmiento & Frolich, 2002).

Además, actualmente, el cambio climático también es un impulsor de la pérdida de hábitat en el páramo, ya que en las altas montañas climas más extremos resultan en cambios en las comunidades biológicas en donde solo las especies que pueden adaptarse a estas condiciones van a dominar las comunidades (Barnett et al., 2005; Foster, 2001; Larsen et al., 2011; Young et al., 2011).

Por otro lado, las variaciones naturales en el páramo, asociadas a factores ambientales, promueven diferentes asociaciones vegetales con un ensamble específico de especies (Hofstede & Llambí, 2020). Por ejemplo, en Ecuador, particularmente hacia el sur, el páramo está influenciado por la orientación geográfica (Emck et al., 2006) en donde los flancos (e.g., occidental y oriental) presentan condiciones climáticas diferentes, que resultan en diferencias significativas en la estructura y composición de los páramos (Aguirre et al., 2015; Bader et al., 2007; Hofstede et al., 2014; Llambí et al., 2014;).

En este contexto, los ecosistemas de páramo son fuertemente influenciados por condiciones naturales y antrópicas, las cuales afectan a la biodiversidad en general. Por tal motivo, es importante conocer las dinámicas naturales de la biodiversidad

dentro de los ecosistemas de páramo, con la finalidad de poder entender cómo las comunidades biológicas están influenciadas por los cambios en el entorno. Dentro de este marco, las aves son un grupo muy importante para analizar los efectos y las respuestas frente a cambios en el paisaje (Astudillo et al., 2018; 2019; Mills et al., 2023; Ramirez-Villegas et al., 2014; Tinoco et al., 2018). Por ejemplo, especies generalistas están vinculadas a escenarios de pérdida de hábitat; mientras que, especies especializadas (e.g., especialistas de bosque) responden positivamente a hábitats menos disturbados (Astudillo et al., 2014; 2018; Barros et al., 2020).

En este contexto, las aves son parte integral de los ecosistemas, y el monitoreo de las aves de páramo a través de distintas zonas o regiones geográficas (e.g., flancos occidental y oriental) puede ayudar a entender cómo diferentes condiciones ambientales se relacionan con hábitats particulares y explican cambios en la composición de la comunidad de aves. Por lo tanto, la presente investigación busca describir a la comunidad de aves en los dos flancos de los páramos del sur del Ecuador, en un punto crítico de conservación como la Reserva Biosfera Macizo del Cajas, y evaluar los posibles factores que promueva variaciones en la comunidad.

2.1 OBJETIVOS

2.1.1 Objetivo General

Determinar las variaciones de la comunidad de aves de páramo en las estribaciones orientales y occidentales de los Andes sur del Ecuador.

2.1.2 Objetivos Específicos

- Determinar patrones de diversidad de aves de páramo mediante el censo de transectos establecidos en las estribaciones orientales y occidentales.
- Caracterizar la estructura y composición de la vegetación de páramo presente en transectos establecidos en las estribaciones orientales y occidentales.
- Identificar la comunidad de aves de páramo presente en las estribaciones orientales y occidentales.

- Determinar variaciones en la población de las especies registradas entre las estribaciones orientales y occidentales.
- Evaluar la relación entre los cambios de la comunidad de aves de páramo y la composición del hábitat presente las estribaciones orientales y occidentales.

2.2 HIPOTESIS

La composición y estructura de la comunidad de aves de páramo es diferente entre la estribación oriental y occidental, estas diferencias son explicadas por las variaciones naturales en la configuración de la vegetación.

3. MARCO TEÓRICO REFERENCIAL

En el Neotrópico, la región alto Andina se muestra como un sistema natural con relaciones ecológicas muy complejas y diversas influenciadas por factores biogeográficos, evolutivos y modificaciones de origen antrópico (Hofstede et al. 2014). El ecosistema páramo es característico de los altos Andes, está distribuido entre Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela, con remanentes hasta Costa Rica y Panamá (Hofstede & Llambí, 2020). El páramo es un ecosistema que encuentra restringido a las partes altas de las montañas sobre los 3400 m s.n.m.; su límite inferior es la línea de bosque, mientras que su límite superior son las cumbres de las montañas (~ 4500 m s.n.m.) o los glaciares (~ 5000 m s.n.m.) (Hofstede et al., 2003; Jorgensen & Leon-Yanez, 1999; 2014; Morales & Estévez, 2006). Este bioma presenta condiciones climáticas únicas como alta humedad, elevadas temperaturas diurnas y bajas nocturnas, fuertes vientos y una alta radiación solar (Luteyn, 1999); condiciones que han promovido un alto grado de diversificación y endemismo (Madriñán et al., 2013), por lo cual este ecosistema es considerado un “hotspot” de biodiversidad (Myers et al., 2000).

3.1 EL ECOSISTEMA DE PÁRAMO EN ECUADOR

En el Ecuador, el ecosistema de páramo se distribuye en un hábitat continuo sobre la línea de bosque que se ubica sobre los 3700 m s.n.m. en la cordillera oriental y los 3400 m s.n.m. en la cordillera occidental (Ministerio del Ambiente, 2013). Cubre alrededor del 7% del territorio nacional (Carrillo-Rojas et al., 2019) y se distinguen dos subtipos: los páramos del Norte y los páramos Centro-Sur del Ecuador (Díaz-Acevedo et al., 2020; Jiménez-Rivillas et al. 2018). La topografía de la región es irregular con fuertes pendientes, valles en forma de U y algunos herbazales casi planos (Rodríguez - Girón et al., 2014). Los suelos son de origen volcánico con una diferenciación pobre de sus horizontes (Podwojewski, 1999), alto contenido de carbono orgánico, baja densidad aparente y una alta porosidad; estos suelos debido

a su estructura tienen una alta capacidad de retención de agua (Buytaert et al., 2006; Mosquera et al., 2015).

El páramo es un ecosistema prioritario para el manejo y conservación. Brinda una gama de servicios ambientales importantes asociados a una biodiversidad única (Lazo et al., 2019; Vásconez & Hofstede, 2006). Destacan servicios como el almacenamiento de carbono, regulación hídrica, calidad de paisaje (heterogeneidad espacial) asociado a niveles importante de endemismo, especies de rango restringido y con amenaza a la extinción (Carrillo-Rojas et al., 2019; Lazo et al., 2019; Ochoa-Sánchez et al., 2018; Vásconez & Hofstede, 2006).

No obstante, el páramo no está exento de amenazas por actividades humanas, alrededor del 50% del área total de este ecosistema se encuentran intervenidos (Hofstede et al., 2002). Por ejemplo, en la cordillera occidental los páramos están sometido a fuertes presiones como el ganado cimarrón, plantaciones de especies exóticas, expansión de la frontera agrícola, minería ilegal e infraestructura de carreteras; las cuales han promovido cambios en los hábitats de páramo alertando la funcionalidad de este ecosistema (Astudillo et al., 2014; 2018; Coppus et al., 2001; Hofstede, 1995; Vásconez & Hofstede, 2006;). Dentro de este marco, el páramo es un hábitat frágil y de poca resiliencia (Hofstede et al., 2002); lo que implica que, los impactos negativos generados por actividades humanas sean muy difíciles de remediar.

3.2 ECOSISTEMAS DE PÁRAMOS EN LOS FLANCOS OCCIDENTALES Y ORIENTALES DE LA BIOSFERA MACIZO DEL CAJAS

La Reserva Biosfera Macizo del Cajas está situada en la cordillera altoandina al sur del Ecuador, en las provincias de Azuay y Cañar; cubre un área de 976,600 ha y sobre los 3500 m s.n.m., el 17% del área pertenecen al ecosistema de páramo (Barros et al., 2020). Estos páramos han sido clasificados como un distrito biogeográfico particular dentro de la provincia biogeográfica de páramo de los Andes del norte

(Jiménez-Rivillas et al. 2018) con altos niveles de diversidad y particularmente de endemismo. Aquí la composición y estructura del hábitat de páramo está fuertemente influenciada por la estacionalidad climática de los flancos occidentales y orientales, considerando rangos de elevación similar (Ballari et al., 2018; Campozano et al., 2016;). En el flanco occidental, orientado hacia la cuenca del Pacífico, la franja de páramo es más estrecha (Llambí et al., 2012) (Figura 1), presenta una estacionalidad con un régimen de precipitación bimodal, la precipitación media anual es relativamente más baja que su homólogo oriental (Ballari et al., 2018; Campozano et al., 2016), lo que conduce a hábitats de páramo menos húmedos, con una mayor cobertura de plantas leñosas, y una menor cobertura de páramo herbáceo y almohadilladas (Barros et al., 2020; Koenen, 2000; Neill, 1999). Mientras que, en el flanco oriental el páramo es más extenso (Llambí et al., 2012) (Figura 1), está influenciado principalmente por las corrientes cálidas y húmedas de los vientos amazónicos, presenta una menor estacionalidad con un régimen de precipitación unimodal (Ballari et al., 2018; Campozano et al., 2016), que resulta en mayores precipitaciones en relación a la zona occidental, lo que conduce a hábitats de páramo más húmedos con una mayor cobertura de páramo herbáceo en asociación almohadillas, y menor presencia de plantas leñosas (Barros et al., 2020; Sklenár y Ramsay, 2001).

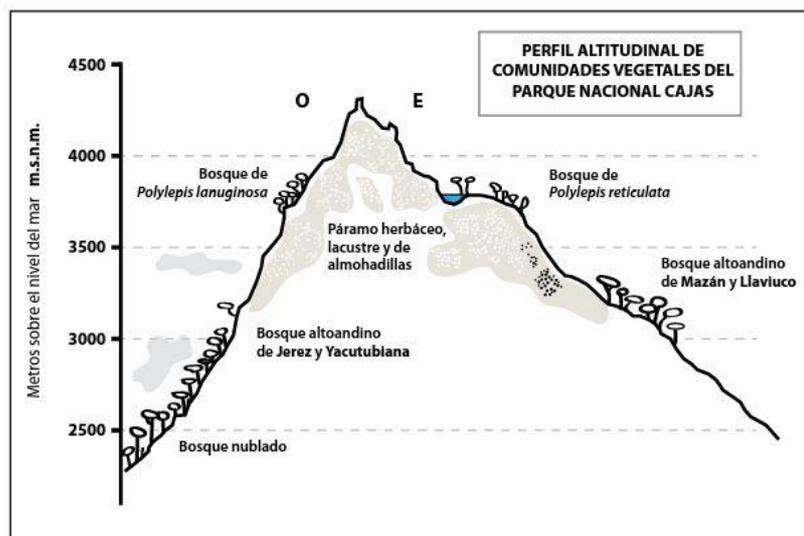


Figura 1 . Perfil altitudinal de las comunidades vegetales del flanco occidental y oriental en el Parque Nacional Cajas. (Fuente: Minga et al., 2016)

3.3 BIODIVERSIDAD DEL PÁRAMO

El páramo es uno de los ecosistemas con patrones de diversidad biológica únicos, en especial asociados al alto grado de endemismo (Fjeldsa & Krabbe, 1990; Madriñán et al., 2013; Ridgely & Greenfield, 2001; Stattersfield et al., 1998). Por ejemplo, el área protegida Parque Nacional Cajas, ubicado al sur del Ecuador, ha sido declarada como “Área de importancia mundial para la conservación de aves” (Devenish, 2009) y “Humedal Ramsar” (Ramsar Convention, 2023), dado que, en estos páramos se han registrado un gran número de especies de aves endémicas y migratorias en relación con su pequeña área (Ramsar Convention, 2023; Tinoco & Astudillo, 2007;). En este sentido, la biodiversidad es un componente esencial en la funcionalidad de los ecosistemas. Por ejemplo, los cambios que se produzcan en las comunidades bióticas podrían afectar a procesos ecosistémicos: la polinización, la dispersión de semillas, secuestro de carbono, regulación del clima, ciclo de nutrientes y ciclos hidrológicos (Carrillo-Rojas et al., 2019; Ramón-Reinozo et al., 2019; Sekercioglu, 2006). En consecuencia, la biodiversidad se ha convertido en una variable de respuesta ante perturbaciones en el entorno del páramo (e.g., Astudillo et al., 2014; 2018; 2019; Barros et al., 2020; Mills et al., 2023).

3.4 IMPORTANCIA DE LA AVIFAUNA EN EL ECOSISTEMA DE PÁRAMO

Las aves son parte integral de los ecosistemas y cumplen diferentes roles ecológicos (e.g., polinización, dispersión de semillas, control de plagas) (Sekercioglu, 2006, Whelan et al., 2008). Por lo tanto, forman parte activa del ecosistema ayudando a mantener la estabilidad y funcionalidad de este. Así mismo, ocupan diferentes nichos dentro de los hábitats en las que muchas especies son especialistas (i.e., no se encuentran en otro tipo de hábitat) (Astudillo et al., 2014; 2018).

En consecuencia, las dinámicas con el ecosistema y las variaciones de las poblaciones de aves dentro del entorno, da una idea de qué cambios se están produciendo en el mismo; debido a que las aves son muy susceptibles a los cambios

que se producen en su entorno, los cuales podrían estar afectando sus patrones de distribución y abundancia (Astudillo et al., 2020; Callaghan et al., 2019). Por lo tanto, su presencia o ausencia está ligada directamente con el estado de los hábitats. Estas características sumadas a su taxonomía bien conocida y la facilidad de monitoreo han llevado a que este grupo sea ampliamente utilizado como indicadores de los cambios que se producen por impactos causados natural o artificialmente dentro de los páramos de la región (Astudillo et al., 2014; 2018; Barros et al., 2020; Mills et al., 2023).

3.5 INFLUENCIA DEL HÁBITAT EN LAS AVES DE PÁRAMO

Varios estudios liderados en los últimos años han demostrado la complejidad y la heterogeneidad del ecosistema páramo al sur del Ecuador (eg., Ansaloni et al., 2022; García et al., 2020; León-Yanez, 2011; Ramsay, 1992). En general, el páramo es un ambiente heterogéneo dominado por herbáceas, que a menor escala presenta varias estructuras, muchas de ellas leñosas y arbustivas que promueven un rol importante para las aves; en este sentido, podemos decir que existe una relación positiva entre la estructura y composición del hábitat y los patrones de diversidad de aves (Astudillo et al., 2018; Barros et al., 2020; Sevillano-Ríos et al., 2018).

No obstante, las actividades humanas en el páramo promueven el cambio de uso del suelo modificando la configuración del paisaje de páramo (Hofstede et al. 2002; Matson & Bart 2013). En concreto, disminuyen la heterogeneidad de la estructura y composición de hábitat de páramo, promoviendo un hábitat más homogéneo causando efectos negativos sobre las aves, particularmente sobre las especies especialistas (Astudillo et al. 2014; 2018; 2019; Barros et al., 2020). Por ejemplo, la presencia de ganadería extensiva es un factor que altera la cobertura vegetal y simplifica su estructura vertical (Matson & Bart, 2013). De este modo, el páramo, se transforma en un hábitat de menor complejidad con menor capacidad de contener nichos (Barzan et al., 2021; Neilly & Schwarzkopf, 2018).

En este contexto, la heterogeneidad del ecosistema de páramo influye positivamente en la estabilidad de la comunidad de aves (vía mayor diversificación de nichos), mientras que los páramos que tienden a ser homogéneos favorecen la presencia de especies más tolerantes a disturbios (i.e., generalistas), particularmente sus patrones de abundancia tienden a ser mayores (Astudillo et al., 2014; 2018; Barros et al., 2020).

3.6 DIVERSIDAD BETA

La diversidad Beta es una medida a escala de comunidad ampliamente utilizada para evaluar la magnitud de recambio en la composición y estructura de especies en una comunidad a lo largo de un gradiente medioambiental (Baselga, 2010; Legendre, et al., 2005; Socolar et al., 2016; Tuomisto, 2010). Las medidas de diversidad beta pueden solamente considerar datos de presencia – ausencia en donde se evalúan las tasas de cambio o rotación de especies, es decir, el remplazo de las especies que conforman una comunidad en un ecosistema particular por otras especies, estos cambios podrían estar asociados a variaciones temporales o espaciales (e.g., Baselga, 2010; De Deus et al., 2020; Podani & Schmera, 2011; Ruhí et al., 2017). No obstante, ciertos índices (e.g., Jaccard cuantitativo) incluye los pesos de las abundancias relativas, ayudándonos a tener una visión de la distribución de las abundancias de las especies que integran una comunidad homogénea (Baselga, 2017; Calderón-Patrón & Moreno, 2019).

El enfoque cuantitativo mide el grado de variación integral (i.e., tasa de cambio de especies en base a las diferencias en la riqueza y abundancia) dentro de las comunidades. Por lo tanto, analizar los cambios en la composición de especies a lo largo del espacio o tiempo se presenta como un enfoque valioso para comprender las respuestas de las comunidades biológicas a factores ambientales y perturbaciones (Mori et al., 2018). En este marco, el conocimiento de los patrones diversidad beta y los factores que promueven modificaciones, es un acercamiento al conocimiento de la diversidad regional con la finalidad de ayudar a establecer planes integrales de conservación (Socolar et al., 2016).

4. MATERIALES Y METODOLOGÍA

4.1 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El estudio fue realizado en la Reserva de la Biosfera del Macizo del Cajas, en las provincias de Azuay y Cañar, altos Andes del sur de Ecuador, dentro del ecosistema de páramo (Mapa 1; Tabla 1). El Macizo del Cajas cubre un área de 976,600 ha y sobre los 3500 m s.n.m., el 17% del área pertenecen al ecosistema de páramo. Aquí el paisaje está caracterizado por una topografía irregular con valles glaciares en forma de U y pendientes pronunciadas (Delgado et al., 2006; Rodríguez - Girón et al., 2014). La precipitación media anual varía de 1200 a 1500 mm y la temperatura media mensual es de 5 a 12 °C. Las estaciones lluviosas presentan un modelo bimodal, con un pico intenso de precipitaciones en los meses de marzo a mayo y un segundo pico menos intenso entre octubre y febrero, mientras que el periodo más seco se sitúa entre junio y agosto (Celleri et al. 2007).

El área de estudio presenta rangos de elevación que van desde los 3500 m a los 4400 m. Los páramos del Macizo del Cajas están divididos por flancos este (cuenca amazónica) y flancos oeste (cuenca pacífica) (Mapa 1). Estos flancos fueron definidos como: flanco occidental, en el cual sus aguas se dirigen hacia el oeste y desembocan en el océano Pacífico; y, el flanco oriental, en el cual sus aguas se dirigen hacia el este y desembocan en el Amazonas.

La vegetación predominante es el páramo herbáceo que representa cerca del 90% de la vegetación (Baquero et al. 2004; Neill 1999). El páramo se caracteriza por ser un hábitat abierto dominado por plantas herbáceas de diferentes especies agregadas en penachos y, en áreas más húmedas, las especies de plantas forman almohadillas (Minga & Verdugo 2007). En adición, en menor proporción el páramo herbáceo presenta asociaciones con formaciones arbustivas de baja altura y fragmentos de bosque de *Polylepis*; (Astudillo et al. 2020; Montaña-Centellas et al.

2023). Sin embargo, la configuración del paisaje presenta ciertas variaciones entre el flanco occidental y oriental. Así en el flanco occidental los páramos son menos húmedos, con una mayor cobertura de plantas leñosas, y una menor cobertura de páramo herbáceo y almohadilladas (Barros et al., 2020; Koenen, 2000; Neill, 1999); mientras que, en el flanco oriental, el hábitat de páramo es más húmedo con una mayor cobertura de herbazales en asociación con almohadillas, y menor presencia de plantas leñosas (Barros et al. 2020; Sklenár y Ramsay, 2001).

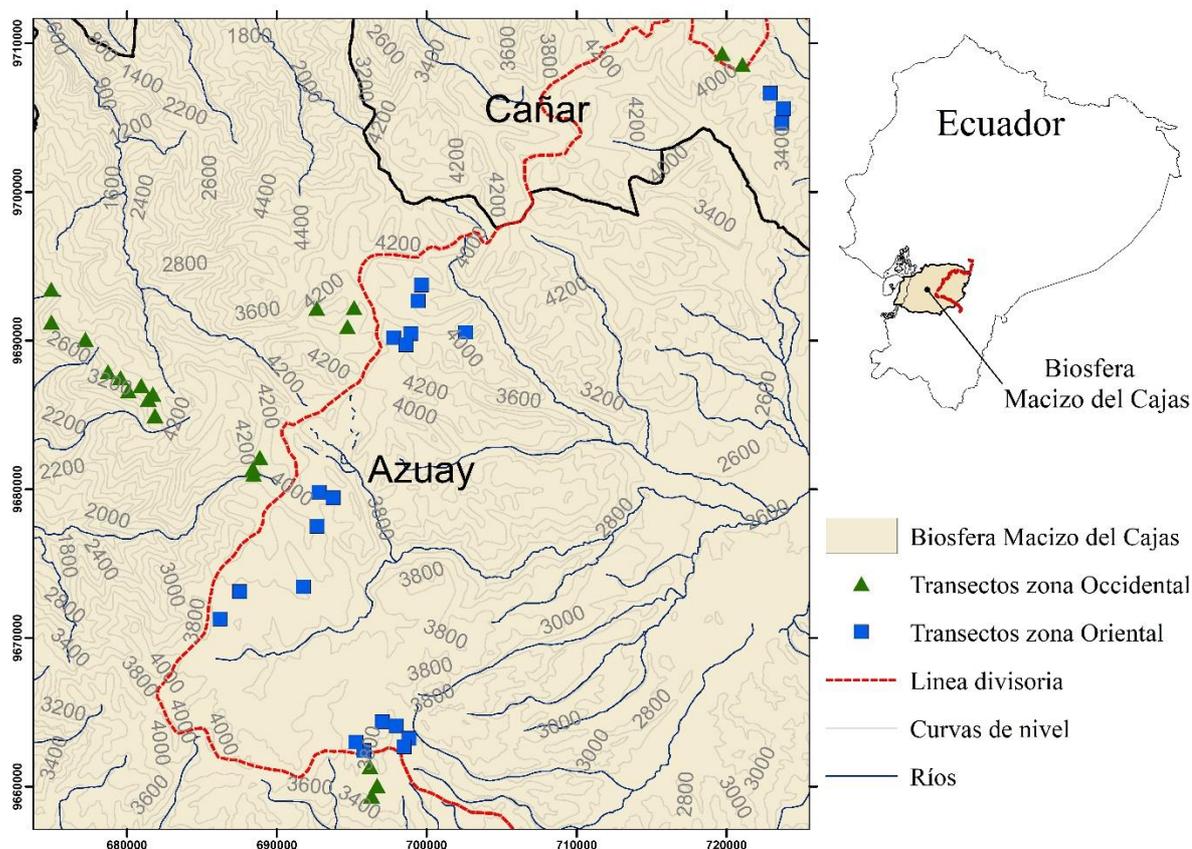


Figura 2 Mapa del área de estudio y ubicación de los 42 transectos en el ecosistema de páramo de los flancos occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador. Los cuadrados azules representan los 21 transectos ubicados en el flanco oriental y los triángulos verdes representan los 21 transectos ubicados en el flanco occidental. La línea roja punteada representa la línea divisoria de aguas que delimita los flancos.

Tabla 1 Coordenadas (corresponden al punto medio) de los 42 transectos evaluados en el ecosistema de páramo de los flacos occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador.

Punto	UTM-WGS84		Flanco
	X	Y	
1	681336	9686069	Occidental
2	681885	9684954	Occidental
3	680103	9686611	Occidental
4	677233	9690097	Occidental
5	678743	9687900	Occidental
6	681735	9686403	Occidental
7	679586	9687512	Occidental
8	680961	9686986	Occidental
9	688404	9681389	Occidental
10	688877	9682149	Occidental
11	688450	9681001	Occidental
12	674970	9691148	Occidental
13	674954	9693457	Occidental
14	692667	9692180	Occidental
15	695767	9692328	Occidental
16	694726	9690934	Occidental
17	721067	9708575	Occidental
18	719709	9709319	Occidental
19	696704	9660075	Occidental
20	696227	9661332	Occidental
21	696331	9659364	Occidental
22	697119	9664303	Oriental
23	695812	9662417	Oriental
24	695308	9662916	Oriental
25	722932	9706637	Oriental
26	723692	9704622	Oriental
27	723814	9705600	Oriental
28	686195	9671158	Oriental
29	687540	9673111	Oriental
30	691781	9673440	Oriental
31	698947	9690473	Oriental
32	697794	9690201	Oriental
33	698625	9689720	Oriental
34	697966	9664086	Oriental
35	698829	9663245	Oriental
36	698494	9662684	Oriental
37	699398	9692523	Oriental
38	699561	9693708	Oriental
39	702712	9690568	Oriental
40	692910	9679730	Oriental

41	693751	9679431	Oriental
42	692675	9677607	Oriental

4.2 MÉTODOS PARA EL CENSO DE AVES

Para el levantamiento de información se utilizó el método de transecto en franjas fijas descrito por Ralph et al. (1996) y utilizado ampliamente en los páramos de la región (e.g., Astudillo et al., 2014; 2018; Barros et al., 2020;2023). En los transectos el observador registra todas las aves vistas o escuchadas mientras camina a una velocidad constante ($\sim 0.5 \text{ km h}^{-1}$). Esta técnica es muy útil para el monitoreo de aves terrestres en hábitat abiertos tales como el páramo, pues el observador puede prestar total atención en detectar las aves que se levantan a su paso mientras camina (Astudillo et al., 2014; 2018; Barros et al., 2020;2023).

En total, se instalaron 42 transectos (1 km de largo x 100 m de ancho), de los cuales 21 fueron ubicados en el flanco occidental y 21 en el flanco oriental. Todos los transectos fueron instalados en el ecosistema de páramo de manera aleatoria y estaban separados por al menos 350 m entre sí para asegurar la independencia de los datos. El rango de elevación es de 3500 m a 4100 m (Mapa 1). Cada transecto fue evaluado por seis ocasiones entre febrero de 2016 y noviembre de 2019. Los censos fueron dirigidos por un solo observador, mientras que un segundo observador caminaba a lo largo y ancho del transecto para levantar las aves del suelo y asegurar así su detección (Astudillo et al. 2014).

Todos los conteos empezaron 15 minutos después de la salida del sol y el orden en que se ejecutaron fue aleatorio. Para la identificación de las especies se utilizaron las guías de campo de Ridgely & Greenfield (2001). La revisión taxonómica de las especies es acorde a South American Classification Committee (Remsen et al. 2023).

4.3 MÉTODOS PARA LA CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT

Para la caracterización del hábitat se siguió el protocolo utilizado por Astudillo et al. (2018) y Barros et al. (2020) en los ecosistemas de páramo de la región. Así, a lo largo de cada transecto de 1 km, se establecieron 10 parcelas circulares con un diámetro de 24 m, separada cada una por 100 m. En cada parcela circular se estableció cuatro sub-transectos de 12 metros de largo, orientados en dirección a los cuatro puntos cardinales. En los sub-transectos, cada tres metros se estimó el perfil de la vegetación; para lo cual se utilizó una vara marcada con intervalos de 0.5 m, donde cada intervalo fue contado siempre que estuviera en contacto con la vegetación. Para evaluar la diversidad de plantas leñosas, en cada sub-transecto, un observador con los brazos abiertos contó e identificó la vegetación leñosa con la cual hacía contacto mientras caminaba; los arbustos se identificaron como aquellos individuos que tenían un diámetro a la altura del pecho (DAP) inferior a 3 cm y los árboles con un DAP que supere los 3 cm.

Posteriormente, usando la información del perfil de la vegetación y los conteos de plantas leñosas, se calculó el índice de diversidad de Shannon, este es un índice de equidad que refleja la heterogeneidad de una comunidad (Pla, 2006). En donde, comunidades más heterogéneas tendrán una mayor diversidad de Shannon ya que la distribución de las abundancias por especies es más equitativa. En tal sentido, el índice de equidad de Shannon fue calculado para determinar la diversidad de plantas leñosas, basado en el conteo de árboles y arbustos.

Así mismo, el índice de Shannon fue calculado para la complejidad vertical de la vegetación basado en los intervalos de la altura, estos intervalos fueron considerados como las especies y el total de contactos, de la vegetación, con cada intervalo se consideró como la abundancia a través de las 10 parcelas circulares. Perfiles más heterogéneos (complejidad vertical) son aquellos que tienen una distribución más equitativa a través de los contactos en los intervalos de altura.

Finalmente, en cada parcela circular se estimó la proporción de cobertura de tres tipos de hábitat:

- 1) Páramo herbáceo, hábitat abierto dominado por penachos de paja de las especies del género *Calamagrostis* y asociado con especies en forma de cojines como *Plantago rigida* y *Oreobolus ecuadorensis* (Minga et al., 2016; Minga & Verdugo 2007).
- 2) Páramo arbustivo, hábitat semiabierto con un mayor perfil de la vegetación caracterizado por plantas leñosas nativas del género *Gynoxys*, *Chuquiraga*, *Diplostephium*, *Brachyotum*, *Miconia* y *Polylepis* (Minga et al. 2016; Minga & Verdugo 2007).
- 3) Hábitat intervenido, caracterizado por la presencia de especies de plantas exóticas (e.g., *Pinus patula*), suelo erosionado y evidencia de actividad ganadera (i.e., heces).

Finalmente, en los sub-transectos dentro de las parcelas circulares para la vegetación, se cuantificaron a las especies de plantas leñosas ornitófilas (cuyas características morfológicas muestran adaptaciones para la polinización por aves) (Martínez-Meneses & Torres-González, 2020) con la finalidad de evaluar los recursos florísticos disponibles. Todas las plantas ornitófilas fueron contabilizadas para cada parcela circular.

4.4 MÉTODOS PARA EL ANÁLISIS DE DATOS

Para evaluar la variación espacial en la composición y estructura de la comunidad de aves a través de los flancos occidental y oriental, se aplicó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Este es un análisis de ordenación basado en una matriz de disimilitud usando la distancia de Bray & Curtis (Palacio et al., 2020). Para el cálculo de las distancias se empleó una matriz de la abundancia total de cada especie por transecto. El NMDS genera una solución 2D (proyección en un espacio bidimensional), representando agrupaciones de las especies que integran una comunidad. Este análisis, al ser un método no métrico,

agrupar especies en función de la disimilaridad (distancia Bray & Curtis) de cada muestra (i.e., transectos); en este sentido, muestras más agrupadas representan comunidades menos disímiles.

Posteriormente, para explicar los cambios observados en la composición de la comunidad de aves, se ajustó linealmente el factor flancos (i.e., occidental y oriental) y elevación; ninguna de estas variables estuvo correlacionadas (Valor $r = 0.04$; Valor $P = 0.8$). La elevación dentro del ajuste lineal fue incluida para controlar la homogenización natural que se produce en el páramo herbáceo a mayores elevaciones del terreno (Barros et al. 2020). La significancia del ajuste lineal fue evaluada en base a 1000 permutaciones aleatorias.

Finalmente, para entender los factores de hábitat que promueven posibles cambios en la composición de la comunidad de aves entre los flancos occidental y oriental, usamos una medida multivariante de diversidad beta basadas en comparaciones por pares. Esta es una medida resumida de la diversidad beta, la cual es útil para identificar variaciones ambientales que puedan influir en la estructura de la comunidad (Anderson et al., 2011). Utilizamos el índice de similitud Jaccard basado en abundancia (Legendre y De Cáceres 2013), usando una matriz de abundancia de especies por cada transecto y repetición. Una vez obtenida la matriz de similitud, se promedió los valores de obtenidos a través de todos los pares de transectos ($n = 21$) (Legendre y De Cáceres 2013). El índice de Jaccard presenta valores de 0 (cuando el conjunto de especies es completamente diferente) y 1 (cuando no existe ninguna diferencia en la composición de especies).

En modelos lineales generalizados (GLM), el valor de Jaccard promedio fue usado como variable dependiente, los dos componentes de la vegetación (i.e., PCI, PCII), elevación y el factor flancos oriental y occidental con interacciones a través de la abundancia de plantas ornitófilas fueron usados como variables independientes. En este sentido, el modelo fue definido por la siguiente ecuación:

$$\text{Beta diversidad} \sim \text{PCI} + \text{PCII} + \text{Elevación} + \text{Flanco} * \text{plantas ornitófilas}$$

Al evaluar potenciales correlaciones entre las variables independientes, el primer componente de la vegetación (PCI) está negativamente correlacionado con la abundancia de plantas ornitófilas (p -valor = 0.003; $R = -0.44$). Para el efecto, se realizó un modelo lineal simple (LM) utilizando a PCI (incremento de la proporción de páramo herbáceo) como variable independiente (explicativa) y a la abundancia de plantas ornitófilas como variable dependiente (de respuesta); se extrajo los residuos del LM para obtener una aproximación de la abundancia de plantas ornitófilas independiente de PCI. Todas las variables no presentan correlación (rango de r -valores 0 - 0.29).

Para evaluar el modelo más parsimonioso, se simplificó el GLM global para mantener un modelo mínimo suficiente que incluya solo la combinación de predictores más probables que expliquen las variaciones observadas (Whittingham et al., 2006). Cada modelo incluyó todas las combinaciones probables de las variables predictoras del modelo global y utilizamos el criterio de información Akaike para muestras de tamaño pequeño (AICc), estimando así la probabilidad de ajuste de cada modelo dentro del conjunto total de modelos. El modelo con el AICc más bajo fue elegido como el modelo más adecuado (parsimonioso) para predecir las variaciones de la estructura de la comunidad de aves entre el flanco occidental y oriental (Akaike, 1974; Tabla 2).

Tabla 2 Valores Akaike para los ocho modelos utilizados para predecir a variación en la estructura de la comunidad de aves en el ecosistema de páramo de los flancos occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador. La inclusión de un predictor en el modelo se indica con un *. El modelo seleccionado se muestra en negrita y se marca con una cruz (+). La x representan una interacción entre variables.

	PCI	PCII	Plantas Ornitófilas	Elevación	Flanco	Flanco x Plantas Ornitófilas	Número de parámetros	LogLike	AICc	Delta AICc	Peso modelo	R ²	Desviación del modelo
Modelo 7⁺	*	*		*		*	7	62,84	-108,38	0	0,58	0.42	0.058
Modelo 6	*	*				*	6	60,95	-107,49	0,89	0,37	0.38	0.060
Modelo 2	*	*		*			5	56,71	-101,76	6,63	0,02	0.27	0.065
Modelo 1	*	*					4	54,83	-100,59	7,79	0,01	0.22	0.068
Modelo 3	*	*			*		5	55,05	-98,44	9,94	0	0.21	0.069
Modelo 4			*	*			4	53,39	-97,7	10,68	0	0.16	0.070
Modelo 5						*	4	53,34	-97,61	10,78	0	0.16	0.071

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 DIVERSIDAD DE AVES

En total se registraron 7109 individuos asociados a 45 especies y 19 familias (Tabla 4). Las especies más abundantes fueron *Asthenes flammulata* (17.47% de los registros), *Cinclodes albidiventris* (10.73% de los registros), *Grallaria quitensis* (10.72% de los registros) y *Geospizopsis unicolor* (10.16% de los registros). Mientras que las menos abundantes fueron *Ampelion rubrocristatus* (0.06% de los registros), *Cyanolyca turcosa*, *Scytalopus latrans* y *Anisognathus igniventris* (0.06% de los registros para cada una; Tabla 3).

Los patrones de diversidad observados durante el presente estudio fueron muy similares a los reportados previamente en estudios realizados en los páramos de la región (Astudillo et al., 2015, 2018, 2019; Barros et al., 2020). De la misma forma, las especies que fueron reportadas como las más abundantes a lo largo del estudio concuerdan los con los resultados obtenidos por Astudillo et al. (2015, 2018). Esto sugiere que, durante este estudio se pudo capturar una muestra representativa de la diversidad de aves de la región.

En el flanco occidental se registraron 3820 individuos asociados a 44 especies. Las especies más abundantes fueron *Asthenes flammulata* (15.71% de los registros), *Geospizopsis unicolor* (10.65% de los registros), *Grallaria quitensis* (10.21% de los registros) y *Cistothorus platensis* (9.45% de los registros). Mientras que las menos abundantes fueron *Vanellus resplendens*, *Synallaxis azarae*, *Scytalopus latrans* (0.05% de los registros para cada una) y *Patagona gigas* (0.03% de los registros; Tabla 3).

Por otro lado, en el flanco oriental se registraron 3289 individuos asociados a 36 especies. Las especies más abundantes fueron *Asthenes flammulata* (19.52% de los registros), *Cinclodes albidiventris* (12.95% de los registros), *Grallaria quitensis* (11.31% de los registros) y *Geospizopsis unicolor* (9.58% de los registros). Mientras que las menos abundantes fueron *Nothoprocta curvirostris*, *Lesbia victoriae* (0.06% de los registros para cada una), *Scytalopus latrans* y *Asthenes griseomurina* (0.03% de los registros para cada una; Tabla 3).

Los resultados muestran que la riqueza y abundancia de las especies fue mayor en el flanco occidental que en el oriental. Esta variación, probablemente, está asociada a la alta dependencia de las aves a la composición y estructura del hábitat (Astudillo et al., 2018; 2019; Barros et al., 2020), pues el flanco occidental puede presentar una mayor riqueza de especies leñosas en relación al flanco oriental (Llambí et al., 2014). Esta mayor heterogeneidad del hábitat (páramo herbáceo con mayor presencia de plantas arbustiva) resulta en mayor diversidad de aves especialistas (Astudillo et al., 2014; 2018; Barros et al., 2020). Dado que, la presencia de plantas arbustivas provee de nichos que pueden ser utilizados por especies especialistas de hábitat, tales como los nectarívoros (e.g., *Diglossa cyanea*; *Aglaeactis cupripennis*; *Colibri coruscans* y *Heliangelus viola*).

Tabla 3 Riqueza y abundancia de aves registradas en el ecosistema de páramo del flanco oriental y occidental de la Biosfera Macizo del Cajas.

Familia	Especie	Código	Flanco		Total
			Occidental	Oriental	
Charadriidae	<i>Vanellus resplendens</i>	VARE	2	13	15
Corvidae	<i>Cyanolyca turcosa</i>	CYTU	3	-	3
Cotingidae	<i>Ampelion rubrocristatus</i>	AMRU	4	-	4
Emberizidae	<i>Catamenia homochroa</i>	CAHO	37	25	62
	<i>Catamenia inornata</i>	CAIN	83	51	134
Falconidae	<i>Phalcoboenus carunculatus</i>	PHCA	7	14	21
Formicariidae	<i>Grallaria quitensis</i>	GRQU	390	372	762
Fringillidae	<i>Spinus magellanicus</i>	SPMA	32	16	48
	<i>Asthenes flammulata</i>	ASFL	600	642	1242
	<i>Asthenes griseomurina</i>	ASGR	7	1	8
	<i>Cinclodes albidiventris</i>	CIAL	337	426	763
	<i>Cinclodes excelsior</i>	CIEX	28	17	45
Furnariidae	<i>Leptasthenura andicola</i>	LEAN	100	158	258
	<i>Synallaxis azarae</i>	SYAZ	2	13	15
	<i>Anthus bogotensis</i>	ANBO	147	282	429
Motacillidae	<i>Anthus bogotensis</i>	ANBO	147	282	429
Parulidae	<i>Myioborus melanocephalus</i>	MYME	-	6	6
Passerellidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	ZOCA	51	5	56
Rhinocryptidae	<i>Scytalopus latrans</i>	SCLA	2	1	3
Scolopacidae	<i>Gallinago jamesoni</i>	GAJA	26	30	56
	<i>Anisognathus igniventris</i>	ANIG	3	-	3
	<i>Conirostrum binghami</i>	COBI	9	11	20
	<i>Conirostrum cinereum</i>	COCI	24	9	33
Thraupidae	<i>Diglossa cyanea</i>	DICY	5	-	5
	<i>Diglossa humeralis</i>	DIHU	58	18	76
	<i>Geospizopsis unicolor</i>	GEUN	407	315	722
	<i>Xenodacnis parina</i>	XEPA	151	35	186
Tinamidae	<i>Nothoprocta curvirostris</i>	NOCU	5	2	7
Trochilidae	<i>Aglaeactis cupripennis</i>	AGCU	126	-	126
	<i>Chalcostigma stanleyi</i>	CHST	103	107	210

	<i>Colibri coruscans</i>	COCO	50	-	50
	<i>Heliangelus viola</i>	HEVI	20	-	20
	<i>Lesbia nuna</i>	LENU	8	-	8
	<i>Lesbia victoriae</i>	LEVI	51	2	53
	<i>Metallura baroni</i>	MEBA	22	20	42
	<i>Metallura tyrianthina</i>	METY	6	-	6
	<i>Oreotrochilus chimborazo</i>	ORCH	61	33	94
	<i>Patagona gigas</i>	PAGI	1	4	5
Troglodytidae	<i>Cistothorus platensis</i>	CIPL	361	291	652
Turdidae	<i>Turdus fuscater</i>	TUFU	99	49	148
	<i>Agriornis montanus</i>	AGMO	104	134	238
	<i>Anairetes parulus</i>	ANPA	33	12	45
Tyrannidae	<i>Cnemarchus erythropygius</i>	CNER	30	20	50
	<i>Mecocerculus leucophrys</i>	MELE	20	8	28
	<i>Muscisaxicola alpinus</i>	MUAL	59	30	89
	<i>Ochthoeca fumicolor</i>	OCFU	146	117	263

5.2 CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT

Se capturo la mayor variabilidad del hábitat de páramo evaluado (varianza total explicada=79%) en dos nuevos componentes derivados del PCA. El primer componente (PCI= 51%) refleja una gradiente de cambio en el hábitat de páramo desde una menor proporción de páramo herbáceo, una mayor proporción de páramo arbustivo y una mayor complejidad vertical, hacia una proporción creciente de páramo herbáceo, menor proporción de páramo arbustivo y una menor complejidad vertical (Tabla 4). Mientras que, el segundo componente (PCII= 28%) representa una gradiente de cambio en el hábitat de páramo desde una mayor proporción de hábitat intervenido con una menor diversidad de árboles y arbustos, hacia una disminución del hábitat intervenido y una mayor diversidad de árboles y arbustos (Tabla 4). Por lo tanto, se considera al PCI como un hábitat de páramo más abierto y homogéneo con un incremento del páramo herbáceo con menor proporción de árboles y arbustos así también con una menor complejidad vertical. Y, el PCII, es considerado como un hábitat de páramo heterogéneo sin mayor intervención que resulta en un incremento en la diversidad de árboles y arbustos.

Tabla 4 Vectores propios del análisis de componentes principales (PCA) de cinco medidas de hábitat en el ecosistema de páramo de los flancos occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador.

Variable de hábitat	PCI (51%)	PCII (28%)
Páramo herbáceo	0,571	0,325
Páramo arbustivo	-0,484	0,299
Hábitat intervenido	-0,373	-0,627
Complejidad vertical de la vegetación	-0,49	0,265
Diversidad de plantas leñosas	-0,247	0,584

En relación a las plantas ornitófilas, el flanco occidental presento una mayor abundancia con 1193 individuos registrados. Mientras que el falco oriental presento un aligera disminución con 879 individuos registrados. Probablemente estas variaciones en la abundancia estén asociadas a la influencia de la zona de transición bosque – páramo.

De este modo, mientras más cerca se encuentran el páramo de esta zona tendrán una mayor influencia de plantas leñosas (Llambí et al., 2014; Hofstede et al., 2014).

En este contexto, el flanco occidental presenta una topografía irregular con pendientes pronunciadas lo que promueve que el bosque cerrado tenga más contacto con el páramo (Llambí et al., 2014). Por otro lado, el flanco oriental presenta una topografía irregular con pendientes moderadas, valles y terrenos casi planos (Llambí et al., 2014), debido a esto el páramo es más extenso y por lo tanto tiene menor contacto con el bosque cerrado. Probablemente estos fenómenos podrían explicar esta variación en la abundancia de plantas ornitófilas entre los flacos evaluados.

5.3 ORDENACIÓN DE LA COMUNIDAD DE AVES EN EL FLANCO OCCIDENTAL Y ORIENTAL

El análisis de comunidad a través del NMDS mostró una tendencia en separar la composición de la comunidad de aves de páramo entre el flanco occidental y oriental (solución 2D; estrés=0.15; $R^2= 0.11$; $P= 0.009$). Los transectos del flanco occidental se ubicaron en la zona central hacia la parte izquierda de la ordenación; mientras que, los transectos del flanco oriental se ubicaron en la zona central hacia la parte derecha de la ordenación. La elevación ($R^2= 0.32$; $P< 0.001$) influyeron significativamente en la ordenación de la comunidad. Dentro de este marco, especies como *Metallura tyrianthina*, *Heliangelus viola*, *Lesbia nuna*, *Colibri coruscans*, *Aglaeactis cupripennis*, *Conirostrum cinereum*, *Anairetes parulus*, *Synallaxis azarae*, *Myioborus melanocephalus* y *Mecocerculus leucophrys* están presentes hacia el flanco occidental. En cambio, especies como *Chalcostigma stanleyi*, *Cinclodes albidiventris*, *Cinclodes excelsior*, *Leptasthenura andicola*, *Metallura baroni*, *Muscisaxicola alpinus*, *Gallinago jamesoni*, *Oreotrochilus Chimborazo* y *Asthenes flammulata* están presentes, en su mayoría, hacia el flanco oriental y aumentan a lo largo de una gradiente de incremento en la elevación (Figura 3).

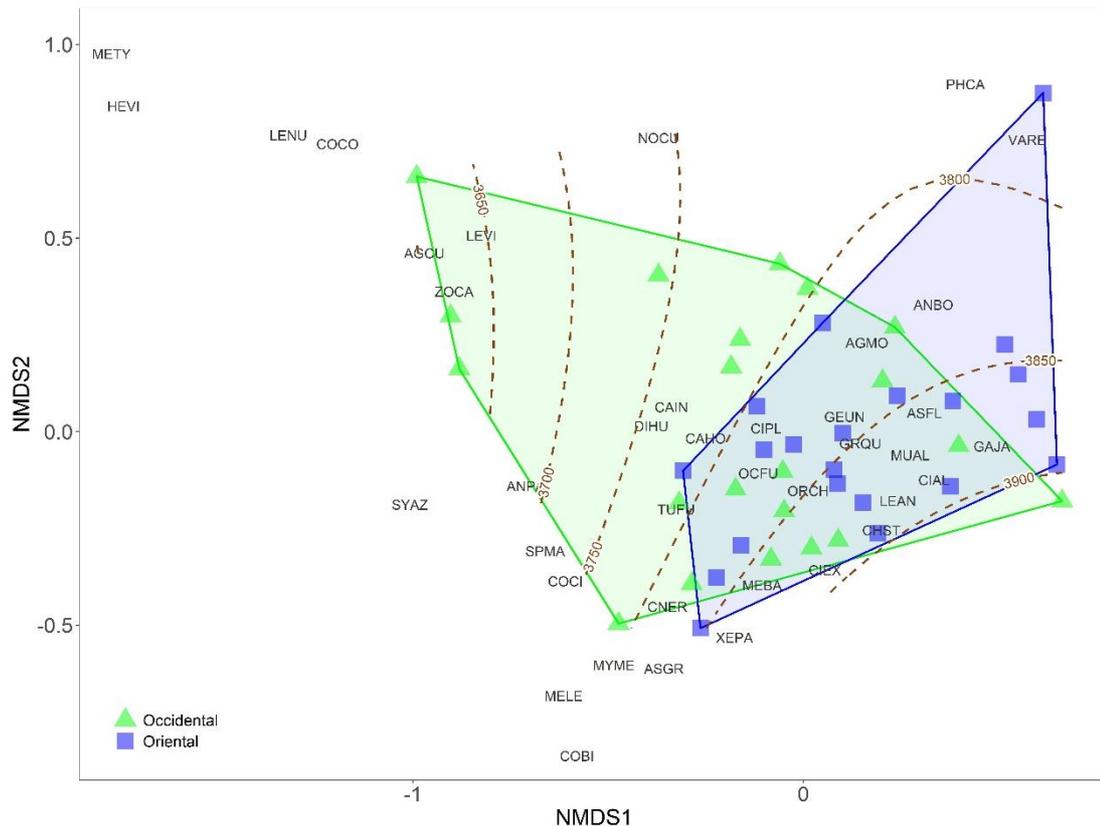


Figura 3 Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, Solución 2D) de la comunidad de ave altoandinas basado en la distancia Bray-Curtis para los 42 transectos ubicados en el ecosistema de páramo del occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador. Los triángulos verdes representan los 21 transectos ubicados en el flanco occidental. Los cuadrados azules representan los 21 transectos ubicados en el flanco oriental. Para los códigos de las especies véase Tabla 4).

Nuestros hallazgos mostraron que la composición y estructura de la comunidad de aves fue significativamente diferente entre los páramos del flanco occidental y oriental en los Andes sur del Ecuador.

Las aves son altamente dependientes a la estructura y composición de los hábitats (Astudillo et al. 2018; 2019; Barros et al., 2020; Sevillano-Ríos et al., 2018). En este sentido, estos resultados podrían estar estrechamente relacionados con las variaciones en el hábitat, principalmente en las asociaciones de la vegetación diferenciadas a cada flanco del área de estudio (Barros et al., 2020; Koenen, 2000; Llambí et al., 2014; Minga et al., 2016; Neill, 1999; Sklenár & Ramsay, 2001). En general, los páramos del flanco occidental son menos extensos y presentan una mayor cantidad de plantas leñosas (Barros et al., 2020; Koenen, 2000; Neill, 1999)

que se relaciona con un régimen climático más estacional y una menor precipitación anual promedio (Lazo et al., 2019; Ochoa-Sánchez et al., 2018; Sklenár & Ramsay, 2001).

Estas características probablemente puedan explicar la presencia de especies que prefieren hábitats semiabiertos con mayor presencia de árboles y arbustos (e.g., *Metallura tyrianthina*, *Heliangelus viola*, *Anairetes parulus*, *Synallaxis azarae*) (Astudillo et al., 2015; Ridgely & Greenfield, 2001). En este sentido, los resultados ponen en evidencia que una mayor presencia de especies nectarívoras (e.g., *Lesbia nuna*, *Colibri coruscans*, *Aglaeactis cupripenni*), hacia este flanco, podría estar asociado con la cantidad de plantas arbustivas y árboles que puede ser usado como recurso por estas aves (Crespo et al., 2022; Gonzalez & Loiselle, 2016; Tinoco et al., 2018). En adición, nuestros hallazgos también muestran que especies insectívoras (eg., *Conirostrum cinereum*, *Anairetes parulus*, *Myioborus melanocephalus*) igualmente se benefician de estos recursos, particularmente de los insectos que son atraídos por las flores o que se encuentran en la corteza de los árboles y arbustos (Barros et al., 2020).

Por otro lado, los flancos hacia el este son más extensos y más húmedos (Hofstede et al., 2014; Llambí et al., 2012; 2014; Minga et al., 2016). Ya que están influenciados por los vientos húmedos dominantes desde la Amazonía, que resulta en una mayor cobertura de plantas herbáceas en áreas más húmedas con menor presencia de plantas leñosas (Lazo et al., 2019; Ochoa-Sánchez et al., 2018; Sklenár and Ramsay, 2001). En este flanco se ha evidenciado una menor riqueza de plantas leñosas pero mayor endemismo de herbáceas (Llambí et al. 2014).

Por otra parte, también es importante considerar que generalmente a mayores elevaciones existe una pérdida de especies arbustiva y se produce una homogenización natural del páramo (Astudillo et al., 2018; Barros et al., 2020). Todas estas características, particulares de los páramos del flanco oriental, pueden explicar la presencia de especies que prefieren hábitats más abiertos a mayor

elevación como el páramo herbáceo (e.g., *Muscisaxicola alpinus*, *Gallinago jamesoni*, *Oreotrochilus Chimborazo* y *Asthenes flammulata*) (Astudillo et al., 2015; Ridgely & Greenfield, 2001).

5.4 CAMBIOS EN LA DIVERSIDAD BETA (β) ASOCIADOS A LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL HÁBITAT

EL páramo herbáceo con menor cobertura de plantas arbustivas y menor perfil de la vegetación (PCI; $t = -0.74$; $P = 0.47$) y la elevación ($t = 1.84$; $P = 0.07$) no influyen en la diversidad beta (i.e., Beta diversidad total -Jaccard) (Figura 4). Por otra parte, la diversidad beta de la comunidad incrementa significativamente a través de un páramo con mayor influencia de plantas arbustivas y menor evidencia de intervención (PCII; $t = 3.53$; $P = 0.001$). La interacción de la abundancia de las plantas ornitófilas con los flancos occidental y oriental, también explican variaciones en la diversidad beta. La similitud de la comunidad disminuyó significativamente (valor $t = -3.49$; $P = 0.001$) en el flanco occidental en presencia del aumento de la abundancia de las plantas ornitófilas; en el flanco oriental la interacción con plantas ornitófilas no influye significativamente en la diversidad beta ($t = -0.1$; $P = 0.92$) (Figura 4).

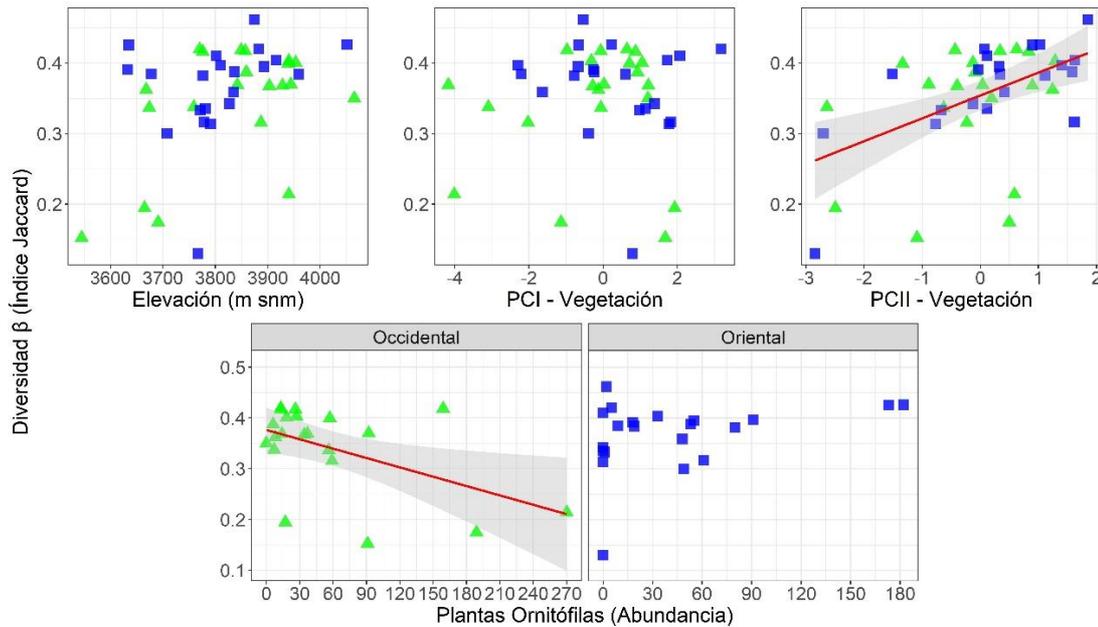


Figura 4 Cambios en el índice de similitud (Diversidad β) de la comunidad de aves altoandinas con respecto a la elevación, páramo más abierto y homogéneo (PCI), páramo heterogéneo más conservado (PCII), y, la interacción entre los flancos (occidental y oriental) y la abundancia de plantas ornitófilas a lo largo de los 42 transectos ubicados en el ecosistema de páramo del flanco occidental y oriental de la Biosfera Macizo del Cajas, Andes sur del Ecuador. Las líneas rojas representan las relaciones significativas ($P < 0,05$) Los triángulos verdes representan los 21 transectos ubicados en el flanco occidental. Los cuadrados azules representan los 21 transectos ubicados en el flanco oriental.

La vegetación de páramo muestra una heterogeneidad natural, formando una compleja cobertura vegetal, asociada con plantas arbustivas, que presenta una mayor estructura y diversidad florística (Ansaloni et al., 2022; Minga et al., 2016; Suarez & Medina 2001). Las asociaciones de la vegetación en el páramo tienen una fuerte correlación con la diversidad de aves (Astudillo et al., 2019; Barros et al., 2020; Gareca et al., 2010; Jankowski et al., 2012). De este modo, un hábitat más conservado con una mayor complejidad estructural y botánica, proporcionan una mayor disponibilidad de nichos que pueden ser usados por las aves (Stein et al., 2014).

De esta forma, los resultados del estudio muestran que la comunidad de aves de páramo tiende a ser más similar (vía Jaccard cuantitativo) cuando el páramo es más heterogéneo. Varios estudios han demostrado que este tipo de hábitats desempeña un papel fundamental en la conservación y restauración de la diversidad de aves (Gareca et al. 2010; Haslem & Bennett, 2008). En general, cuando existe una mayor

similitud entre hábitats de páramo, estos suelen estar más conectados (Astudillo et al. 2018, 2019), promoviendo así, asociaciones espaciales de especies especialistas de hábitat a través del paisaje del páramo (Barros et al. 2020). Sin embargo, hacia el flanco occidental, el páramo heterogéneo, tiene un mayor contacto con la línea de bosque, principalmente debido a su topografía, aquí la transición bosque - páramo es gradual (Suárez, 2014). Las aves podrían proporcionar una constante dispersión de semillas y polen desde la línea de bosque hacia el páramo, lo que favorece la colonización de plantas de bosque (Wille et al., 2002). Este fenómeno podría explicar la mayor abundancia de plantas leñosas, particularmente de plantas ornitófilas, en este flanco.

En consecuencia, el cambio en la composición y estructura vegetal conduce a una disminución en la similitud de la comunidad de aves. Dichas variaciones, probablemente, están asociados a la facilidad con la que las aves de bosque pueden realizar migraciones altitudinales hacia el páramo debido a la disponibilidad de recursos (Altamirano et al., 2020; Lloyd et al., 2012), contribuyendo así al incremento de la riqueza de aves particularmente en el flanco occidental.

6. CONCLUSIONES

La composición de aves en los ecosistemas de páramo estuvo fuertemente influenciada por la orientación de los flancos. Como era de esperar, las diferencias en la composición y estructura de la comunidad de aves, entre el flanco oriental y occidental, son una respuesta a la disponibilidad de hábitat que está influenciado por la variabilidad climática y topográfica de cada flanco. De esta manera, el flanco occidental tuvo una mayor presencia de especies afines a bosque y zonas arbustivas, influenciadas por un incremento en la abundancia de plantas ornitófilas. Mientras que, en el flanco oriental, fueron más representativas las especies afines a páramo herbáceo por su condición más húmeda.

Por otro lado, la heterogeneidad del hábitat de páramo promueve una mayor similitud en la composición y estructura de la comunidad de aves en ambas laderas. La similitud de la comunidad a escalas espaciales puede ser interpretada como una comunidad estable, lo que sugiere que este tipo de hábitats heterogéneos y más conservados contienen mayor oportunidad de nichos especializados para las aves.

Sin embargo, hacia el flanco occidental, en donde existe una mayor abundancia de plantas leñosas ornitófilas asociadas con una menor proporción de plantas herbáceas, la comunidad de aves tiende a ser diferente. En general, hay menor disponibilidad de hábitats abiertos y herbazales que resulta en una menor abundancia de aves dependientes de sistemas herbáceos. Esto es de vital importancia, ya que el ecosistema de páramo, debido al cambio climático, experimentan cambios de temperatura más rápidos que los ecosistemas situados a menores elevaciones (Pepin et al., 2015). Esta variación en la temperatura es uno de los principales factores que influyen en el establecimiento de plantas de límites inferiores (e.g., de la línea de bosque) en el páramo (Körner & Paulsen 2004). Así, el cambio en el hábitat asociado a una mayor estacionalidad climática estaría promoviendo un avance de la línea de bosque más allá de su posición actual (Harsch

et al., 2009). En este contexto, el ascenso de la línea de bosque a mayores elevaciones puede promover una pérdida de la vegetación natural de páramo y consecuentemente pérdida de especies especialistas de este ecosistema.

Dentro de este marco, el conocimiento de las dinámicas y la estructura de las comunidades de aves dentro de hábitats naturales, influenciados por la orientación de las laderas, es muy importante. Los resultados ratifican a las aves como una herramienta de monitoreo de la calidad del hábitat y pueden ser utilizadas para entender la influencia del cambio climático y cambio de uso de suelo en los hábitats. En este sentido, nuestro estudio aporta al conocimiento invaluable sobre el estado actual de las comunidades de aves a través de los flancos occidentales y orientales; y, las diferencias que estas presentan a lo largo del paisaje de páramo en los Andes sur del Ecuador.

En adición, esta investigación ayuda a comprender mejor la ecología de la comunidad de aves, ayudando a sentar las bases para la formulación de planes de manejo diferenciados para el ecosistema de páramo en ambos flancos.

7. REFERENCIAS

- Aguirre N., Ojeda-Luna T., Eguiguren P., & Aguirre-Mendoza Z. (2015). Cambio climático y biodiversidad: Estudio de caso de los páramos del Parque Nacional Podocarpus, Ecuador. Programa de biodiversidad y Servicios Ecosistémicos. Universidad Nacional de Loja. Ecuador. 272 p.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification problem. *IEEE Trans. Autom. Control*, 19, 716
- Altamirano, T. A., de Zwaan, D. R., Ibarra, J. T., Wilson, S., & Martin, K. (2020). Treeline ecotones shape the distribution of avian species richness and functional diversity in south temperate mountains. *Scientific Reports*, 10(1), 18428.
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... & Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters*, 14(1), 19-28.
- Ansaloni, R., Sevillano, J. I., Vázquez, J. A., & Minga, D. (2022). Analysis of the páramo vascular flora in the Cajas National Park (Central Andes, Ecuador). *Mediterranean Botany*, 43, 23. <https://doi.org/10.5209/mbot.76491>
- Astudillo, P. X., Barros, S., Siddons, D. C., & Zárata, E. (2018). Influence of habitat modification by livestock on páramo bird abundance in southern Andes of Ecuador. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 53(1), 29-37.
- Astudillo, P. X., Grass, I., Siddons, D. C., Schabo, D. G., & Farwig, N. (2020). Centrality in species-habitat networks reveals the importance of habitat quality for high-Andean birds in *Polylepis* woodlands. *Ardeola*, 67(2), 307-324.
- Astudillo, P. X., Samaniego, G. M., Machado, P. J., Aguilar, J. M., Tinoco, B. A., Graham, C. H., ... & Farwig, N. (2014). The impact of roads on the avifauna of páramo grasslands in Cajas National Park, Ecuador. *Studies on neotropical fauna and environment*, 49(3), 204-212.
- Astudillo, P. X., Schabo, D. G., Siddons, D. C., & Farwig, N. (2019). Patch-matrix movements of birds in the páramo landscape of the southern Andes of Ecuador. *Emu-Austral Ornithology*, 119(1), 53-60.

- Astudillo, P. X., Tinoco, B. A., & Siddons, D. C. (2015). The avifauna of Cajas National Park and Mazán Reserve, southern Ecuador, with notes on new records. *Cotinga*, 37, 1-11.
- Ausprey, I. J., Newell, F. L., & Robinson, S. K. (2023). Sensitivity of tropical montane birds to anthropogenic disturbance and management strategies for their conservation in agricultural landscapes. *Conservation Biology*, e14136.
- Bader, M. Y., Rietkerk, M., & Bregt, A. K. (2007). Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(3), 353-364.
- Ballari, D., Giraldo, R., Campozano, L., & Samaniego, E. (2018). Spatial functional data analysis for regionalizing precipitation seasonality and intensity in a sparsely monitored region: Unveiling the spatio-temporal dependencies of precipitation in Ecuador. *International Journal of Climatology*, 38(8), 3337–3354. <https://doi.org/10.1002/joc.5504>.
- Baquero, F., R. Sierra, L. Ordóñez, M. Tipán, L. Espinosa, M. Rivera, and P. Soria. (2004). *La Vegetación De Los Andes Del Ecuador*. EcoCiencia, CESLA, Corporación EcoPar, MAG SIGAGRO, CDC Jatun Sacha, División Geográfica-IGM. Quito, Ecuador.
- Barnett, T. P., Adam, J. C., & Lettenmaier, D. P. (2005). Potential impacts of a warming climate on water availability in snow-dominated regions. *Nature*, 438(7066), 303–309. <https://doi.org/10.1038/nature04141>
- Barros, S., Astudillo, P. X., Landázuri, B. O., Porras, P., Siddons, D. C., & Latta, S. C. (2020). Habitat heterogeneity rather than the limits of protected areas influence bird communities in an Andean biosphere reserve. *Ecología Austral*, 30(3), 454-464.
- Barros, S., Porras, P., Landázuri, B., Siddons, D. C., Latta, S. C., & Astudillo, P. X. (2023). Community structure of raptors in the páramo landscape of the Ecuadorian Andes. *Revista de Biología Tropical*, 71(1).
- Barzan, F. R., Bellis, L. M., & Dardanelli, S. (2021). Livestock grazing constrains bird abundance and species richness: A global meta-analysis. *Basic and Applied Ecology*, 56, 289–298. doi:10.1016/j.baae.2021.08.007
- Baselga, A. (2010), Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>

- Baselga, A. (2017), Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. *Methods Ecol Evol*, 8: 799-808. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693>
- Bax, V., & Francesconi, W. (2019). Conservation gaps and priorities in the Tropical Andes biodiversity “hotspot”: Implications for the expansion of protected areas. *Journal of Environmental Management*, 232, 387–396. [doi:10.1016/j.jenvman.2018.11.086](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.086)
- Buytaert, Wouter, Rolando Célleri, Bert De Bièvre, Felipe Cisneros, Guido Wyseure, Jozef Deckers, and Robert Hofstede. (2006). “Human Impact on the Hydrology of the Andean Páramos.” *Environmental Sciences* 79: 53–72. <https://doi.org/10.1016/j.earscorev.2006.06.002>.
- Calderón-Patrón, J., & Moreno, C. (2019). Diversidad beta como disimilitud: su partición en componentes de recambio y diferencias en riqueza. *La biodiversidad en un mundo cambiante: fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*, 203-222.
- Callaghan, C. T., Bino, G., Major, R. E., Martin, J. M., Lyons, M. B., & Kingsford, R. T. (2019). Heterogeneous urban green areas are bird diversity “hotspot”s: insights using continental-scale citizen science data. *Landscape Ecology*, 34, 1231-1246.
- Campozano, L., Célleri, R., Trachte, K., Bendix, J., & Samaniego, E. (2016). Rainfall and Cloud Dynamics in the Andes: A Southern Ecuador Case Study. *Advances in Meteorology*, 2016, 1–15. <https://doi.org/10.1155/2016/3192765>
- Carrillo-Rojas, G., Silva, B., Rollenbeck, R., Célleri, R., & Bendix, J. (2019). The breathing of the Andean highlands: Net ecosystem exchange and evapotranspiration over the páramo of southern Ecuador. *Agricultural and Forest Meteorology*, 265(November 2018), 30–47. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.11.006>
- Celleri, R., Willems, P., Buytaert, W., & Feyen, J. (2007). Space–time rainfall variability in the Paute basin, Ecuadorian Andes. *Hydrological Processes*, 21(24), 3316–3327. <https://doi.org/10.1002/hyp.6575>
- Chuncho, M. C., & Chuncho, G. (2019). Páramos del Ecuador, importancia y afectaciones: Una revisión. *Bosques Latitud Cero*, 9(2), 71-83.
- Coppus, R., L. Endara, M. Nonhebel, V. Mera, S. León Yáñez, P. Mena Vásconez, J. Wolf & R.G.M. Hofstede. (2001). El estado de salud de algunos páramos del Ecuador:

- Una metodología de campo. Pp. 219-240 En: Mena, P., G. Medina y R.G.M. Hofstede (eds.). Los páramos del Ecuador. Proyecto Páramo y Abya Yala, Quito.
- Crespo, A., Aguilar, J. M., Pintado, K., & Tinoco, B. A. (2022). Key plant species to restore plant–hummingbird pollinator communities in the southern Andes of Ecuador. *Restoration Ecology*, 30(4), e13557.
- De Deus, F. F., Schuchmann, K.-L., Arieira, J., de Oliveira Tissiani, A. S., & Marques, M. I. (2020). Avian Beta Diversity in a Neotropical Wetland: the Effects of Flooding and Vegetation Structure. *Wetlands*. doi:10.1007/s13157-019-01240-0
- Delgado, O., F. López, M. Aguilar, and M. Cordero. 2006. Componente geomorfológica glaciario del Parque Nacional Cajas - Ecuador. In Press. Cuenca: Universidad del Azuay y Parque Nacional Cajas.
- Devenish C, Fernández DFD, Clay RP, Davidson IJ, Zabala ÍY, editors. (2009). Important Bird Areas – Priority sites for biodiversity conservation. BirdLife International, BirdLife Conservation Series No. 16, Quito, Ecuador.
- Díaz-Acevedo, C. J., Romero-Alarcon, L. V., & Miranda-Esquivel, D. R. (2020). Páramos neotropicales como unidades biogeográficas. *Revista de Biología Tropical*, 68(2), 508-516.
- Emck, P., Moreira-Muñoz, A., & Richter, M. (2006). El clima y sus efectos en la vegetación. *Botánica económica de los Andes Centrales*. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- Fjeldså J. and Krabbe N. (1990). *Birds of the high Andes*. Zoological Museum. Univ. of Copenhagen and Apollo Books, Svendborg, Denmark.
- Foster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55(1–2), 73–106. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(01\)00056-3](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(01)00056-3)
- García, V. J., Márquez, C. O., Rodríguez, M. V., Orozco, J. J., Aguilar, C. D., & Ríos, A. C. (2020). Páramo Ecosystems in Ecuador’s Southern Region: conservation state and restoration. *Agronomy*, 10(12), 1922. doi:10.3390/agronomy10121922
- Gareca, E. E., Hermy, M., Fjeldså, J., & Honnay, O. (2010). Polylepis woodland remnants as biodiversity islands in the Bolivian high Andes. *Biodiversity and conservation*, 19, 3327-3346.

- Gonzalez, O., & Loiselle, B. A. (2016). Species interactions in an Andean bird–flowering plant network: phenology is more important than abundance or morphology. *PeerJ*, 4, e2789.
- Harsch, M. A., Hulme, P. E., McGlone, M. S., & Duncan, R. P. (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, 12(10), 1040–1049. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x.
- Haslem, A., & Bennett, A. F. (2008). Birds in agricultural mosaics: the influence of landscape pattern and countryside heterogeneity. *Ecological Applications*, 18(1), 185-196.
- Herzog, S. K., & Kattan, G. H. (2011). Patterns of diversity and endemism in the birds of the tropical Andes. In: Herzog, S.K., Martínez, R., Jørgensen, P.M., Tiessen, H. (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research and Scientific Committee on Problems of the Environment, pp. 245–259.
- Herzog, S. K., R. Martinez, P. M. Jorgensen and H. Tiessen. (2011). *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*. Sao José dos Campos: Inter-American Institute for Global Change Research. Pp. 348.
- Hofstede, R. G. (1995). The effects of grazing and burning on soil and plant nutrient concentrations in Colombian páramo grasslands. *Plant and Soil*, 173, 111-132.
- Hofstede, R. G. M., & Llambí, L. D. (2020). Plant Diversity in Páramo—Neotropical High Mountain Humid Grasslands. In *Encyclopedia of the World’s Biomes* (Vols. 1–5, pp. 362–372). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11858-5>
- Hofstede, R. P., Segarra, P., & Mena, P. M. (2003). Los Páramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Paramos (p. 299). Global Peatland Initiative /NC-IUCN/ Ecociencia.
- Hofstede, R., Calles, J., López, V., Polanco, R., Torres, F., Ulloa, J., ... & Cerra, M. (2014). Los páramos andinos ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. UICN, Quito, Ecuador, 156.
- Hofstede, R.G.M., R. Coppus, P. Mena V., P. Segarra, J. Wolf & J. Sevink. (2002). El estado de conservación de los páramos de pajonal en el Ecuador. *Ecotropicos*, 15(1), 3-18.

- Jackson, D. A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74:2204-2214. <https://doi.org/10.2307/1939574>.
- Jankowski, J. E., Ciecka, A. L., Meyer, N. Y., & Rabenold, K. N. (2009). Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *The Journal of Animal Ecology*, 78(2), 315–327. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01487.x>
- Jankowski, J. E., Merkord, C. L., Rios, W. F., Cabrera, K. G., Revilla, N. S., & Silman, M. R. (2012). The relationship of tropical bird communities to tree species composition and vegetation structure along an Andean elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 40(5), 950–962. doi:10.1111/jbi.12041
- Jiménez-Rivillas, C., García, J. J., Quijano-Abril, M. A., Daza, J. M., & Morrone, J. J. (2018). A new biogeographical regionalisation of the Páramo biogeographic province. *Australian Systematic Botany*, 31(4), 296. <https://doi.org/10.1071/SB18008>
- Jorgensen, P. M., & Leon-Yanez, S. (Eds.). (1999). *Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador* (Vol. 75, pp. 1-1181). Missouri: Missouri Botanical Garden.
- Koenen, M. (2000). Effects of fire on birds in Paramo habitat of northern Ecuador. *Ornitología Neotropical* 11(1986):155–163.
- Körner, C., & Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of biogeography*, 31(5), 713-732.
- Larsen, T. H., Brehm, G., Navarrete, H., Franco, P., Gomez, H., Mena, J. L., ... & Canhos, V. (2011). Range shifts and extinctions driven by climate change in the tropical Andes: synthesis and directions. In: Herzog, S.K., Martínez, R., Jørgensen, P.M., Tiessen, H. (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research and Scientific Committee on Problems of the Environment, pp. 47–67.
- Lazo, P. X., Mosquera, G. M., McDonnell, J. J., & Crespo, P. (2019). The role of vegetation, soils, and precipitation on water storage and hydrological services in Andean Páramo catchments. *Journal of Hydrology*, 572(March), 805–819. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2019.03.050>

- Legendre, P., & De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16(8), 951–963. doi:10.1111/ele.12141
- Legendre, P., Borcard, D., & Peres-Neto, P. R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75(4), 435–450. doi:10.1890/05-0549
- León-Yanez, S. (2011). La flora de los páramos ecuatorianos. En: P. Mena Vásconez, J. Campaña, A. Castillo, S. Flores, R. Hofstede, C. Josse, S. Lasso, G. Medina, N. Ochoa y D. Ortiz (Eds.). *Páramo. Paisaje estudiado, habitado, manejado e institucionalizado*. EcoCiencia/ Abya-Yala/ECOBONA. Quito.
- Llambí, L. D., Ramírez, L., & Schwarzkopf Kratzer, T. (2014). Patrones de distribución de plantas leñosas en el ecotono bosque-páramo de la Sierra Nevada de Mérida: ¿Qué nos sugieren sobre la dinámica del límite del bosque?.
- Llambí, L. D., Soto, A., Celleri, R., De Bievre, B., Ochoa, B., & Borja, P. (2012). *Ecología Hidrología y Suelos del Páramo, proyecto páramo andino*. Bogotá, Colombia: Universidad de Los Andes.
- Lloyd, H. U. W., Sevillano Rios, S., Marsden, S. J., & VALDÉS-VELÁSQUEZ, A. R. M. A. N. D. O. (2012). Bird community composition across an Andean tree-line ecotone. *Austral Ecology*, 37(4), 470-478.
- Luteyn, J. L. (1999). *Páramos: a Checklist of Plant Diversity, Geographic Distribution and Botanical Literature*. New York, NY: The New York Botanical Garden Press.
- Madriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics*, 4, 192
- Martínez-Meneses, A. L., & Torres-González, A. M. (2020). Polinización efectiva de flores ornitófilas en un bosque de niebla de Colombia. *Ciencia en Desarrollo*, 11(2), 53-63.
- Matson, E., & Bart, D. (2013). Interactions among fire legacies, grazing and topography predict shrub encroachment in post-agricultural páramo. *Landscape Ecology*, 28(9), 1829–1840. doi:10.1007/s10980-013-9926-5
- Mills, S. C., Sanchez, E. P., Socolar, J. B., Bousfield, C., Coffey, B., Barlow, J., ... & Edwards, D. P. (2023). Avian biodiversity losses from grazing of high Andean páramo. *Biological Conservation*, 286, 110298.

- Minga, D. & Verdugo A. 2007. Riqueza florística y endemismo del Parque Nacional Cajas. Herbario Azuay. Universidad del Azuay, Cuenca Ecuador.
- Minga, D., Ansaloni R., A. Verdugo y Ulloa C. (2016). Flora del páramo del Cajas, Ecuador. Universidad del Azuay. Imprenta Don Bosco- Centro Gráfico Salesiano. Cuenca.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2013). Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.
- Montaño-Centellas, F. A., Muñoz, J., Mangini, G. G., Ausprey, I. J., Newell, F. L., Jones, H. H., ... & Robinson, S. K. (2023). Network structure of avian mixed-species flocks decays with elevation and latitude across the Andes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 378(1878), 20220099.
- Morales, J.A. & Estévez, J.V. (2006). El Páramo: ¿Ecosistema En Vía De Extinción? *Rev. Luna Azul*, 22, 39–51.
- Mori, A. S., Isbell, F., & Seidl, R. (2018). β -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(7), 549–564. doi:10.1016/j.tree.2018.04.012
- Mosquera G.M., Lazo P.X., Célleri R., Wilcox B.P. & Crespo P. (2015). Runoff from tropical alpine grasslands increases with areal extent of wetlands. *Catena*. 125:120–128. doi:10.1016/j.catena.2014.10.010.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. doi: 10.1038/35002501
- Neill, D. A. (1999). Vegetación. Pp. 13-25 in P. M. Jørgensen and S. León-Yáñez (eds.). *Catalogue of Vascular plants of Ecuador*. Vol. 75. St. Louis (MO): Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- Neilly, H., & Schwarzkopf, L. (2018). The impact of cattle grazing regimes on tropical savanna bird assemblages. *Austral Ecology*. doi:10.1111/aec.12663
- Ochoa-Sánchez A, Crespo P, Célleri R. 2018. Quantification of rainfall interception in the high Andean tussock grasslands. *Ecohydrology*. 11(3):e1946. doi:10.1002/eco.1946. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/eco.1946>.
- Palacio, F. X., Apodaca, M. J., & Crisci, J. V. (2020). Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R.

- Pepin, N., Bradley, R. S., Diaz, H. F., Baraer, M., Caceres, E. B., Forsythe, N., ... & Yang, D. Q. (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nat Clim Chang* 5: 424–430.
- Pla, L. (2006). Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia*, 31(8), 583-590.
- Podani, J., & Schmera, D. (2011). A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence - absence data. *Oikos*, 120(11), 1625–1638. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x
- Podwojewski, P. (1999) *Los Suelos De Las Altas Tierras Andinas: Los Páramos del Ecuador*. Sociedad Ecuatoriana de la Ciencia del Suelo, SECS, Quito, Ecuador, 16 p.
- Quintana, C., Girardello, M., Barfod, A. S., & Balslev, H. (2016). Diversity patterns, environmental drivers and changes in vegetation composition in dry inter-Andean valleys. *Journal of Plant Ecology*, 10(3), 461-475.
- Quintana, C., Pennington, R. T., Ulloa, C. U., & Balslev, H. (2017) Biogeographic Barriers in the Andes: Is the Amotape—Huancabamba Zone a Dispersal Barrier for Dry Forest Plants?. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 102(3), 542-550. <https://doi.org/10.3417/D-17-00003A>
- Ralph, C. J. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres* (Vol. 159). US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station.
- Ramirez-Villegas, J., Cuesta, F., Devenish, C., Peralvo, M., Jarvis, A., & Arnillas, C. A. (2014). Using species distributions models for designing conservation strategies of Tropical Andean biodiversity under climate change. *Journal for Nature Conservation*, 22(5), 391–404. doi:10.1016/j.jnc.2014.03.007
- Ramón-Reinozo M, Ballari D, Cabrera JJ, Crespo P, Carrillo-Rojas G. (2019). Altitudinal and temporal evapotranspiration dynamics via remote sensing and vegetation index-based modelling over a scarce-monitored, high-altitudinal Andean páramo ecosystem of Southern Ecuador. *Environ Earth Sci.* 78(11):1–15. doi:10.1007/s12665-019-8337-6. <https://doi.org/10.1007/s12665-019-8337-6>.
- Ramsar Convention (2023) *The annotated Ramsar list: Ecuador*. www.ramsar.org (acceso 16 octubre 2023).

- Ramsay PM. 1992. The Paramo Vegetation of Ecuador : the Community Ecology , Dynamics and Productivity of Tropical Grasslands in the Andes. (December):1–272.
- Remsen, J. V., Jr., J. I. Areta, E. Bonaccorso, S. Claramunt, G. Del-Rio, A. Jaramillo, D. F. Lane, M. B. Robbins, F. G. Stiles, & K. J. Zimmer. (2023). A classification of the bird species of South America. Museum of Natural Science, Louisiana State University. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>
- Ridgely, R. S., & Greenfield, P. J. (2001). The Birds of Ecuador, Volume I: Status, Distribution, and Taxonomy. Cornell University Press.
- Rodríguez - Girón., S., F. Rodas, A. Schubert, and S. Vasco Tapia. (2014). Área de Biosfera Macizo del Cajas, Experiencias de Desarrollo Sostenible para el Buen Vivir (Cajas Massif Biosphere Area-Sustainable Development Experiences for Good Living). ETAPA EP, Municipio de Cuenca, Ministerio del Ambiente, SENPLADES, Ministerio de Relaciones Exteriores, Cooperación Alemana GIZ, Naturaleza y Cultura Internacional. Cuenca, Ecuador.
- Ross, C., Fildes, S., & Millington, A. C. (2017). Land-use and land-cover change in the Páramo of South-Central Ecuador, 1979–2014. *Land*, 6(3), 46.
- Ruhí, A., Datry, T., & Sabo, J. L. (2017). Interpreting beta-diversity components over time to conserve metacommunities in highly dynamic ecosystems. *Conservation Biology*, 31(6), 1459–1468. doi:10.1111/cobi.12906
- Sarmiento, F. O. (2000). Breaking Mountain Paradigms: Ecological Effects on Human Impacts in Man-aged Tropandean Landscapes. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29(7), 423–431. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.7.423>
- Sarmiento, F.O. & Frolich, L.M. 2002. Andean cloud forest tree lines. *Mountain Research and Development*. 22(3):278–287. doi:10.1659/0276-4741(2002)022[0278:ACFTL]2.0.CO;2.
- Sekercioglu, C. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(8), 464–471. doi:10.1016/j.tree.2006.05.007.
- Sevillano-Ríos, C. S., Rodewald, A. D., & Morales, L. V. (2018). Ecología y conservación de las aves asociadas con *Polylepis*: ¿ qué sabemos de esta comunidad cada vez más vulnerable?. *Ecología austral*, 28(1), 216-228.

- Sklenár P, Ramsay PM. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions* 7(3):113–124. <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1472-4642.2001.00101.x>.
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation?. *Trends in ecology & evolution*, 31(1), 67-80.
- Stattersfield AJ, Crosby MJ, Long AJ and Wege DC (1998) Endemic bird areas of the world: priorities for biodiversity conservation. (Cambridge, UK): BirdLife Conservation Series No. 7, BirdLife International.
- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters*, 17(7), 866-880.
- Suárez S., N. (2014). Diferencias entre la estructura de la comunidad de aves de alta montaña y comportamiento de los grupos tróficos en las vertientes oriental y occidental de la sierra nevada del cocuy, Colombia. [Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia]. Repositorio institucional de la Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/21918>
- Suarez, G. & Medina, E., (2001). Vegetation Structure and Soil Properties in Ecuadorian Páramo Grasslands with Different Histories of Burning and Grazing. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 33(2), pp.158–164.
- Tinoco, B. A., Santillán, V. E., & Graham, C. H. (2018). Land use change has stronger effects on functional diversity than taxonomic diversity in tropical Andean hummingbirds. *Ecology and evolution*, 8(6), 3478-3490.
- Tinoco, B., & Astudillo, P. (2007). Guía de campo de las aves del Parque Nacional Cajas. Cuenca, Ecuador): ETAPA.
- Tinoco, B.A., Astudillo, P., X., Latta, S., C., Graham, C., H. (2009). Distribution, ecology and conservation of an endangered Andean hummingbird: The Violet-throated Metaltail (*Mettallura baroni*). *Bird Conservation International* 19(1):63–76. <http://doi:10.1017/S0959270908007703>.
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33(1), 2–22. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x

- Vásconez P & Hofstede R. 2006. Los páramos ecuatorianos. Morales M, Øllgaard B, Vist LP, Borchsenius F, Balslev H, editors. *Botánica económica los Andes Cent.*:91–109. [http://www.beisa.dk/Publications/BEISA Book pdfer/Capitulo 06.pdf](http://www.beisa.dk/Publications/BEISA%20Book%20pdfer/Capitulo%2006.pdf).
- Wallis, C. I., Tiede, Y. C., Beck, E., Böhning-Gaese, K., Brandl, R., Donoso, D. A., ... & Bendix, J. (2021). Biodiversity and ecosystem functions depend on environmental conditions and resources rather than the geodiversity of a tropical biodiversity hotspot. *Scientific Reports*, 11(1), 24530.
- Whelan, C. J., Wenny, D. G., & Marquis, R. J. (2008). Ecosystem services provided by birds. *Annals of the New York academy of sciences*, 1134(1), 25-60.
- Whittingham, M. J., Stephens, P. A., Bradbury, R. B., & Freckleton, R. P. (2006). Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour?. *Journal of animal ecology*, 75(5), 1182-1189.
- Wille, M., Hooghiemstra, H., Hofstede, R., Fehse, J., & Sevink, J. (2002). Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology*, 18(3), 409-440.
- Young, B., Young, K.R., Josse, C., 2011. Vulnerability of tropical Andean ecosystems to climate change. In: Herzog, S.K., Martínez, R., Jørgensen, P.M., Tiessen, H. (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research and Scientific Committee on Problems of the Environment, pp. 170–181.