



**UNIVERSIDAD
DEL AZUAY**

**UNIVERSIDAD DEL AZUAY
FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA
ESCUELA DE BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y GESTIÓN**

**Evaluación de áreas prioritarias para la conservación bajo el
enfoque de modelos de distribución de especies**

**TRABAJO DE GRADUACIÓN PREVIO A LA OBTENCIÓN DEL TÍTULO:
BIÓLOGO CON MENCIÓN EN ECOLOGÍA Y GESTIÓN**

Autor:

FERNANDO ROBERTO VILLEGAS LITUMA

Director:

PREDO XAVIER ASTUDILLO WEBSTER

CUENCA, ECUADOR

2021

DEDICATORIA

Cuando era pequeño, nuestra casa estaba llena de monstruos. Vivían en los armarios, debajo de la cama, en el desván, en el sótano y —cuando oscurecía— en todas partes. Dedico este trabajo a mi padre, que me mantuvo a salvo de todos ellos.

Gary Larson,
The Far Side Gallery 4
(1990 – 1992)

AGRADECIMIENTOS

Agradezco infinitamente el apoyo de mi familia, mi madre María Lituma, mi hermana Carina Villegas y mi hermano Bruno Villegas, que me han brindado la oportunidad de estudiar y el apoyo para salir adelante. Para mí, siempre serán un apoyo fundamental para crecer no sólo académicamente, sino como persona.

De especial forma al Dr. Pedro Astudillo Webster por brindarme su apoyo constante y asesoría durante este proceso. Al tribunal por brindar su disponibilidad y aportar comentarios y sugerencias Mgst. Omar delgado y Mgst. David Siddons.

A mis grandes amigos y amigas Jorge, Poleth, Doménica, Tania, Freddy, Daniela, Edison, que han hecho de esta etapa una de las mejores en mi vida y han estado ahí en los momentos más difíciles o alegres.

Por último, agradezco a los docentes que han logrado compartir esa pasión y amor por la Biología en el transcurso de la carrera.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA.....	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE DE CONTENIDOS	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	v
ÍNDICE DE TABLAS	v
ÍNDICE DE ANEXOS	vi
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I: MATERIALES Y MÉTODOS	4
1.1 Área de estudio:.....	4
1.2 Modelos de distribución de especies:.....	5
CAPÍTULO II: RESULTADOS	10
CAPÍTULO III: DISCUSIONES	14
CONCLUSIONES.....	18
BIBLIOGRAFÍA.....	20
ANEXOS	31

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del área de estudio y extensión del ecosistema páramo conjuntamente con las áreas protegidas Parque Nacional Cajas y el Área Nacional de Recreación Quimsacocha, en el Macizo del Cajas en elevaciones altas de los Andes en el Sur del Ecuador	7
Figura 2. Mapas de distribución potencial (método Maxent) para las 18 especies de aves (basados en el décimo percentil), mapa de riqueza (concentración de especies) y mapa de ocurrencia de los registros de aves en el Macizo del Cajas, Ecuador	12
Figura 3. Modelo consolidado que refleja la concentración de áreas de distribución potencial (método Maxent) que coinciden para todas las 18 especies de aves en el Macizo del Cajas, Ecuador	13

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Lista de aves para la realización de los modelos de distribución de especies (método Maxent), código de aves, número de registros asociados, rango de elevación, categoría de amenaza a escala nacional y global, centro de endemismo, afinidad de hábitat en el ecosistema páramo, Macizo del Cajas, Ecuador	8
Tabla 2. Variables predictoras empleadas para la realización de los modelos de distribución de especies (método Maxent) en el Macizo del Cajas, Ecuador.	9
Tabla 3. Valores resultantes del análisis del área bajo la curva (AUC) en los modelos de distribución potencial (Método Máxent), área en hectáreas de los modelos de distribución, porcentaje del área de distribución predicha dentro de las áreas protegidas, aporte de las tres variables más importantes con mayor contribución para los modelos de 18 especies de aves en el Macizo del Cajas, Ecuador	11

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Generación de modelos de distribución potencial por especie en el Macizo del Cajas, Ecuador. En (a) mapa de distribución de la ocurrencia de los registros. En (b) modelo Maxent con salida logística (incremento a 1 representa mayor conveniencia de hábitat). En (c) mapa de distribución potencial en base al décimo percentil**31**

**Evaluación de áreas prioritarias para la conservación bajo el enfoque de
modelos de distribución de especies**

RESUMEN

La identificación y priorización de áreas para la conservación es fundamental en regiones con importantes niveles de diversidad, endemismo y alta concentración de especies amenazadas. Mediante la aplicación de modelos de distribución de especies, se evaluó zonas prioritarias para la conservación de aves en el ecosistema páramo, un centro de diversidad regional, la Reserva de la Biosfera Macizo del Cajas, Ecuador. Los resultados evidenciaron zonas asociadas a las áreas protegidas del Parque Nacional Cajas y Área Nacional de Recreación Quimsacocha como sitios prioritarios, como así también territorios fuera del sistema nacional de áreas protegidas de Ecuador. Estas localidades son propensas a actividades humanas que modifican y fragmentan el paisaje natural. Por lo tanto, deberían ser consideradas dentro de planes de conservación y manejo más formales.

Palabras clave: aves altoandinas, áreas protegidas, modelos de distribución, páramo, Reserva de la Biosfera Macizo del Cajas.



Dr. Pedro Xavier Astudillo Webster

Director del trabajo de titulación



Dr. Antonio Crespo Ampudia

Coordinador de Escuela

Fernando Villegas

**Evaluation of priority areas for conservation under the species distribution
models approach**

ABSTRACT

The identification and prioritization of areas for conservation are fundamental in regions with important levels of diversity, endemism, and high concentrations of threatened species. Through the application of species distribution models, priority areas for bird conservation in the "páramo" ecosystem were evaluated for a regional center of diversity, the Macizo del Cajas Biosphere Reserve, Ecuador. The results showed zones associated with the protected areas, Cajas National Park and Quimsacocha National Recreation Area, as priority sites, as well as territories outside Ecuador's national system of protected areas. These localities are subject to human activities that modify and fragment the natural landscape. Therefore, they should be considered within more formal conservation and management plans.

Keywords: high Andean birds, protected areas, species distribution models, "páramo", Macizo del Cajas Biosphere Reserve.



Dr. Pedro Xavier Astudillo Webster

Thesis director



Dr. Antonio Crespo Ampudia

Faculty Coordinador

Translated by



Fernando Roberto Villegas Lituma



Villegas Lituma Fernando Roberto

Trabajo de titulación

Astudillo Webster Pedro Xavier, PhD

2021

Evaluación de áreas prioritarias para la conservación bajo el enfoque de modelos de distribución de especies.

INTRODUCCIÓN:

Las áreas protegidas constituyen una de las principales estrategias para la conservación de la biodiversidad, hábitats y servicios ecosistémicos. Sin embargo, en las últimas décadas han surgido algunos cuestionamientos acerca de la efectividad de las mismas (Sierra et al., 2002; Latta et al., 2011; Fajardo et al., 2014; Cuesta et al., 2017; López-Rodríguez & Rosado, 2017), debido a que las decisiones para la planificación y establecimiento de reservas naturales generalmente se basan o están influenciadas por decisiones políticas, recursos disponibles o simplemente son improvisadas, sin que la importancia biológica tenga un rol destacado (Pressey & Tully, 1994; Pressey et al., 1994; Sierra et al., 2002; Fajardo et al., 2014). En consecuencia, la ubicación y cobertura de la red de áreas protegidas no mantienen una representatividad adecuada para la biodiversidad ignorando zonas que pueden ser prioritarias para la conservación (Sierra et al., 2002). Por lo tanto, son propensas a los constantes efectos de las actividades humanas (Margules & Pressey, 2000; Cuesta et al., 2017).

En base a estas limitaciones, estudios que aborden la importancia biológica de zonas sin una protección formal (e.g., parques nacionales, reservas) constituyen una herramienta valiosa para mejorar la planificación de la conservación y de la gestión del territorio (Fajardo et al., 2014). Aunque generalmente para identificar áreas adecuadas para la conservación, se debe considerar parámetros como la riqueza (i.e., número de especies), el endemismo, la amenaza a la extinción, el tamaño de los sistemas de áreas protegidas. Últimamente, la distribución geográfica de las especies de interés ha cobrado especial relevancia en regiones diversas (Groves et al., 2002; Rodrigues et al., 2004; Cuesta et al., 2017).

En los Andes tropicales, el ecosistema páramo está distribuido en regiones de alta elevación a lo largo de la cordillera, y es considerado una prioridad de conservación debido a su alta concentración de especies de aves con distribución restringida y amenazadas (Fjeldså y Krabbe 1990; Myers et al., 2000; Stattersfield et al., 1998). Esto se debe a la influencia de la topografía fragmentada y el aumento de las condiciones ambientales hostiles en elevaciones altas, lo que resulta en poblaciones más dispersas y aisladas, aumentando procesos de especiación (Graves, 1985, 1988; Herzog & Kattan, 2014). En los Andes al sur del Ecuador, las dos únicas áreas protegidas dentro de la Reserva de la Biosfera Macizo del Cajas son vitales para la conservación de especies y ecosistemas de la región (Latta et al., 2011; Astudillo et al., 2019; Tinoco et al., 2019). Zonas fuera de los límites de estas reservas, con igual importancia para la biodiversidad, a menudo se ven afectadas por actividades como la quema, la deforestación, cultivos de especies exóticas o construcción de infraestructura antrópica; actividades que continúan siendo las principales causas de la pérdida y fragmentación del hábitat en la región (Ellis et al., 2010; Latta et al., 2011; Curatola Fernández et al., 2015; Bare & Ashton, 2016).

El uso de algoritmos que incluyen modelos de distribución espacial de especies indicadoras dentro de una región, y a su vez proponen nuevas áreas que aseguran los objetivos de conservación a una escala integral a través del paisaje, representan una buena aproximación a los rangos de distribución de las especies y sus hábitats (Margules & Pressey, 2000; Wilson et al., 2005; Carvalho et al., 2010). En este contexto, los registros de ocurrencia a menudo son los principales indicios acerca de la distribución de especies, los cuales en su mayoría se almacenan en colecciones de historia natural de fácil acceso (Soberón & Peterson, 2004; Rondinini et al., 2006; Lessmann et al., 2016). Sin embargo, en países tropicales la información basada en la distribución de especies suele ser escasa, incompleta y espacialmente sesgada (Rondinini et al., 2006; Feeley & Silman, 2011; Van Proosdij et al., 2016). Por lo tanto, los modelos de distribución de especies (MDE) han constituido una herramienta ampliamente usada en la biología de la conservación. Por ejemplo, los MDE han sido empleados para generar aproximaciones a los rangos de distribución de especies o comunidades (Marini et al., 2010; Bateman et al., 2012; Fajardo et al., 2014; Norberg et al., 2019), especies en categoría de amenaza (Peralvo et al., 2005; Tinoco et al., 2009; Naveda-Rodríguez et al., 2016), especies invasoras (Beaumont et al., 2009; Herborg et al., 2009; Barbet-Massin et al., 2018), patrones de diversidad (Ferrier & Guisan, 2006; Hortal, 2008), diseño de reservas (Margules & Pressey, 2000; Lessmann et al., 2014; Cuesta et al., 2017; Koch et al., 2017),

entre otras. Esto se debe a que los MDE son usados como representaciones de la idoneidad de hábitat que resultan en la distribución potencial de una especie, que se define como la relación estadística entre la distribución conocida de una especie (variable dependiente) en función de variables predictoras que pueden ser geológicas, topográficas o climáticas (variable independiente) (Mateo et al., 2011).

Por lo tanto, el objetivo de este estudio es evaluar, a través de MDE aplicados a aves indicadoras (i.e., especialistas de hábitat, endémicas y amenazadas), zonas prioritarias para la conservación de aves altoandinas. En concreto, se espera que exista una concentración (mayor riqueza de especies indicadoras) en áreas fuera de las áreas protegidas (i.e., Parque Nacional Cajas, y Área Nacional de Recreación Quimsacocha) que resultan en áreas emergentes y prioritarias para la conservación.

CAPÍTULO I

MATERIALES Y MÉTODOS

1.1 Área de estudio:

El área de estudio se encuentra en la Reserva de la Biosfera Macizo del Cajas ubicada en la estribación occidental de los Andes en el sur del Ecuador. El macizo cubre una extensión de 976601 ha de las cuales 892162 ha pertenecen a territorio continental, delimitando al norte por el río Cañar y al sur por el río Jubones. Posee un rango de elevación que va desde los 0 m en el Golfo de Guayaquil hasta los 4500 m a nivel del Parque Nacional Cajas (Rodríguez et al. 2014). El ecosistema páramo (>3500 m snm) ocupa aproximadamente un 17% de territorio a escala del macizo (Fig. 1), y está conformado por una compleja combinación de gramíneas nativas, humedales, gran variedad de lagos, turberas, arbustos nativos y bosques fragmentados de especies de *Polylepis* (Rosaceae) (Minga & Verdugo 2007; Minga et al. 2016). Áreas asociadas al pastoreo e incendios para promover la regeneración del pasto, suelen presentar una reducción de la vegetación leñosa; mientras que en áreas irregulares con pendientes pronunciadas e inaccesibles la vegetación es más compleja y heterogénea (Harden y Borrero, 2005; Delgado et al., 2006; Matson & Bart, 2013; Benham & Witt, 2016; Astudillo et al., 2018). La temperatura media mensual varía entre 5 a 12 °C, la precipitación media anual varía entre los 1200 y 1500 mm con una primera temporada de lluvias entre los meses de marzo y abril, una segunda temporada, con menor intensidad, entre los meses septiembre y febrero; mientras que la temporada seca se da entre los meses de junio y agosto (Celleri et al., 2007). La radiación solar y velocidad de viento anual media es de 123.31 W/m² y 4.85 m/s respectivamente (Rodríguez et al. 2014).

El Macizo del Cajas presenta dos áreas núcleo, El Parque Nacional Cajas (PNC) y el Área Nacional de Recreación Quimsacocha (ARQ), que ocupan las áreas de mayor elevación de la reserva y en su mayoría están dominadas por el páramo herbáceo. Están consideradas dentro del sistema nacional de áreas protegidas (Fig.1), representan un 3% del Macizo del Cajas y cubren un 19% de la extensión del páramo. Particularmente, el PNC ha sido el centro de estudios de conservación y si bien no ha sufrido grandes cambios en su cobertura, áreas limitantes y zonas de amortiguamiento han sido afectadas por décadas de disturbios humanos, en donde actividades como la quema para promover la silvicultura y el pastoreo son los principales factores que conjuntamente con procesos

naturales, modifican y fragmentan el hábitat (Harden, 2007; Latta et al., 2011; Astudillo et al., 2018; Barros et al., 2020). Incluso el ARQ a pesar de formar parte de la zona núcleo de la reserva, se encuentra bajo los continuos efectos de estas actividades debido a que el control en esta área no es tan estricto como en el PNC (Astudillo et al., 2018).

1.2 Modelos de distribución de especies:

La selección de especies estuvo basada en aquellas que ocupan hábitats de páramo (i.e., páramo herbáceo, páramo arbustivo, páramo de almohadillas y bosques de *Polylepis*) sobre los 3500 m de elevación. Los registros fueron descargados a escala del Macizo del Cajas, de la plataforma del fondo mundial para la información sobre la biodiversidad (GBIF; por sus siglas en inglés). En total se escogieron 18 especies (Tabla 1). Para cada especie se incluyó al menos 40 registros, dentro de un periodo de tres años (2017 – 2020).

Las variables ambientales se dividen en dos: las climáticas y las topográficas (Tabla 2). Las variables topográficas de elevación y pendiente fueron generadas desde polígonos que representan curvas de nivel. Mientras que, las variables climáticas fueron obtenidas de imágenes raster de alta resolución para las áreas de superficie terrestre (CHELSA) (Karger et al., 2017). CHELSA se caracteriza por reducir el problema asociado al sesgo en la distribución espacial y temporal de las estaciones meteorológicas por lo tanto, representa una mejora significativa especialmente para zonas de montaña (Karger et al., 2017). Todas las variables ambientales tienen una resolución de 1km². Las variables ambientales fueron seleccionadas en función de aquellas que previamente han sido empleadas para la generación de los MDE y han tenido un buen desempeño para aves altoandinas a escala del área de estudio (Tinoco et al., 2009; Astudillo et al., 2016; Naveda-Rodríguez et al., 2016). Finalmente, ocho variables ambientales fueron incluidas, seis climáticas y dos topográficas (Tabla 2).

Para la generación de los MDE se usó el algoritmo de máxima entropía Maxent (versión 3.4.1; Phillips et al., 2017), se aplicó una única corrida del algoritmo para las 18 especies de aves. Con el fin de obtener una predicción acertada, se ajustó algunos parámetros en función de las recomendaciones de Elith et al. (2006); Phillips et al. (2006); Peterson et al. (2008); y Phillips & Dudík. (2008). Todos los registros dobles por grilla fueron removidos. Se usó el 25% de una muestra aleatoria de los registros como puntos de prueba, con este umbral se evaluó el desempeño

del modelo mediante el área bajo la curva (AUC). Este método implica comparar la curva de sensibilidad de verdaderos positivos (proporción de observaciones predichas con observaciones reales), con la curva de sensibilidad de falsos positivos (proporción de ausencias predichas con observaciones reales) (Phillips et al., 2006; Peterson et al., 2008; Astudillo et al., 2016). Valores menores a 0.5 indican que el desempeño del modelo es pobre, 0.5 representa un modelo con predicciones aleatorias y valores próximos a 1 revelan que el modelo tiene un buen desempeño y pondera los verdaderos positivos. Una vez evaluado cada modelo con los valores AUC se procedió a la depuración de los mapas utilizando el décimo percentil de la salida logística (1 representa hábitats más idóneos) (Anexo 1) (Phillips et al., 2006). Finalmente, se usó a la unidad como valor del parámetro multiplicador de regularización para dar el mismo peso de ajuste a los límites de distribución para todas las especies (Phillips & Dudík, 2008).

Las imágenes raster de distribución potencial obtenidas para cada especie, fueron procesadas en ArcMap 10.3 para realizar cortes a escala del área de estudio. Posteriormente se integraron los 18 MDE y se obtuvo el mapa de riqueza y mapa consolidado. El mapa de riqueza representa regiones en donde se concentran un número dado de especies modeladas. Mientras que el mapa consolidado se basa en reclasificar los valores de predicción por encima del décimo percentil; se asigna valores de 1 en donde se distribuye la especie y 0 cuando esta fuera del modelo predicho. El mapa consolidado asume la sumatoria de los píxeles a través de las 18 especies modeladas, de esta forma, sólo se visualiza las regiones en donde los píxeles de todas las especies coinciden.

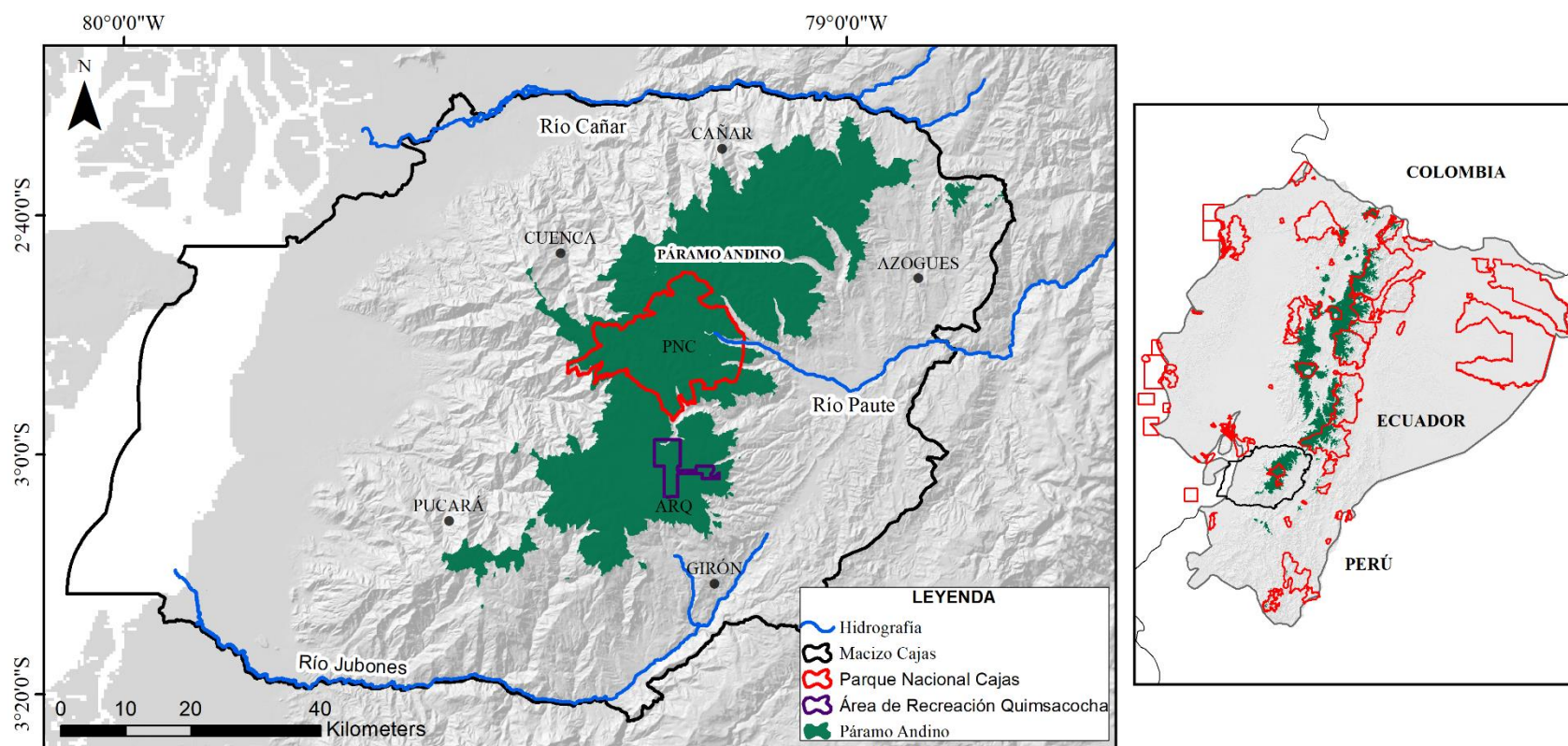


Figura 1. Mapa del área de estudio y extensión del ecosistema páramo conjuntamente con las áreas protegidas Parque Nacional Cajas y el Área Nacional de Recreación Quimsacocha, en el Macizo del Cajas en elevaciones altas de los Andes en el Sur del Ecuador. En el cuadro hacia la derecha se representa la extensión del páramo a lo largo del Ecuador y los polígonos en rojo representan otras áreas protegidas.

Tabla 1. Lista de aves para la realización de los modelos de distribución de especies (método Maxent), código de aves, número de registros asociados, rango de elevación, categoría de amenaza a escala nacional (Freile et al., 2019) y global (UICN, 2020), centro de endemismo (Stattersfield et al., 1998), afinidad de hábitat en el ecosistema páramo (Astudillo et al., 2015), en el Macizo del Cajas, Ecuador. Los códigos para las categorías de amenaza son: LC= Preocupación menor, NT= Casi amenazado, VU= Vulnerable, EN= En peligro. Para la afinidad de hábitat: P= Páramo, Pa= Páramo arbustivo, BP= Bosque de *Polylepis*. Los nombres científicos siguen el orden del Comité de Clasificación Sudamericano (Remsen et al., 2020).

Especie	Códigos de aves	Número de registros	Rango de elevación (m)	Amenaza Nacional	Amenaza Global	Endemismo	Afinidad de hábitat
<i>Oreotrochilus chimborazo</i>	ORCH	144	3609 - 4229	LC	LC		P
<i>Chalcostigma stanleyi</i>	CHST	190	3606 - 4240	VU	LC		P, BP
<i>Metallura Baroni</i>	MEBA	137	3512 - 4121	EN	EN	Páramo central andino	P, BP
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	AGCU	68	3512 - 4095	LC	LC		P, Pa
<i>Grallaria quitensis</i>	GRQU	263	3534 - 4040	LC	LC		P, BP
<i>Cinclodes albidiventris</i>	CIAL	266	3586 - 4172	LC	LC		P
<i>Cinclodes excelsior</i>	CIEX	101	3568 - 4154	LC	LC	Páramo central andino	P
<i>Leptasthenura andicola</i>	LEAN	126	3568 - 4172	LC	LC		P, BP
<i>Asthenes flammulata</i>	ASFL	175	3568 - 4121	LC	LC		P, Pa
<i>Asthenes griseomurina</i>	SCGR	48	3512 - 3980	NT	LC	Páramo central andino	P, BP
<i>Ochthoeca fumicolor</i>	OCFU	210	3533 - 3985	LC	LC		P, BP
<i>Muscisaxicola alpinus</i>	MUAL	51	3677 - 4017	LC	LC		P
<i>Cnemarchus erythropygius</i>	CNER	59	3568 - 3980	NT	LC		P, BP
<i>Agriornis montanus</i>	AGMO	112	3534 - 4017	LC	LC		P
<i>Cistothorus platensis</i>	CIPL	132	3534 - 4017	LC	LC		P
<i>Anthus bogotensis</i>	ANBO	61	3628 - 4017	LC	LC		P
<i>Catamenia inornata</i>	CAIN	73	3568 - 3963	LC	LC		P
<i>Xenodacnis parina</i>	XEPA	233	3606 - 4173	EN	EN		P, BP

Tabla 2. Variables predictoras empleadas para la realización de los modelos de distribución de especies (método Maxent) en el Macizo del Cajas, Ecuador.

Variable
Elevación (m snm)
Estacionalidad de precipitación (Coeficiente de variación)
Estacionalidad de temperatura (Desviación estándar x 100)
Isotermalidad (Rango diario medio de temperatura/rango anual de temperatura) (x100)
Pendiente (°)
Precipitación del trimestre más cálido (mm)
Precipitación del trimestre más húmedo (mm)
Temperatura media del trimestre más húmedo (°C)

CAPÍTULO II

RESULTADOS

Para las 18 aves modeladas se obtuvo un total de 2449 registros (media= 136). La especie con mayor número de registros es *Cinclodes albidiventris* con 266, mientras que *Asthenes griseomurina* es la especie con menor número de registros para el área de estudio con 48 (Tabla 3).

El rango de los valores AUC para las 18 especies van desde 0.996 a 0.999. Por lo tanto, los modelos de distribución potencial presentaron un buen desempeño. Las variables de elevación (rango: 50 – 63; promedio= 59), estacionalidad de la precipitación (rango: 11.7 – 21.9; promedio= 17) e isothermalidad (rango: 11.4 – 15.6; promedio= 13.3) explicaron mayormente la distribución potencial de las 18 especies de aves modeladas (Tabla 3).

Las áreas predichas van desde 82397 ha – 174193 ha (promedio= 125194 ha). La contribución de las áreas protegidas varía en función de las áreas predichas para las especies. Mientras mayor es el área de distribución potencial de una especie, la porción contenida dentro de los límites de las dos áreas protegidas es menor. Las tres especies con mayor área y, por lo tanto, poco representadas dentro de las áreas protegidas fueron *Aglaeactis cupripennis* con un 18.6%, seguida por *Catamenia inornata* con un 18.9%, y *Asthenes griseomurina* con un 20.3% del área de distribución predicha dentro del PNC y ARQ. Mientras que, las especies con menor área de distribución y, consecuentemente, mayormente representadas de las áreas protegidas fueron *Cinclodes albidiventris* con un 34%, seguida por *Metallura baroni* con un 31% y *Xenodacnis parina* con un 30% dentro de PNC y ARQ (Tabla 3).

El mapa de riqueza muestra que, en su mayoría, las 18 especies modeladas se encuentran en la parte occidental de región altoandina en el sur del Ecuador en áreas superiores a los 3550 m snm (Fig. 2).

Finalmente, el Modelo consolidado (sumatoria de las áreas predichas coincidentes para las 18 especies de aves) se extiende desde el norte, en Cañar, siguiendo las tierras altas de la cordillera occidental hasta el centro – sur del área de estudio en los límites al sur de ARQ (Fig. 3). El área del modelo consolidado posee una extensión de 74459 ha, de la cual un 36.6% coincide dentro de las áreas protegidas (PNC Y ARQ).

Tabla 3. Valores resultantes del análisis del área bajo la curva (AUC) en los modelos de distribución potencial (método Maxent), área de los modelos de distribución, porcentaje del área de distribución predicha dentro de las áreas protegidas (SNAP), aporte de las tres variables con mayor contribución para los modelos de 18 especies de aves en el Macizo del Cajas, Ecuador. Los valores del décimo percentil fueron empleados para la generación del área de distribución predicha. Los nombres científicos siguen el orden del Comité de Clasificación Sudamericano (Rensen et al., 2020).

Especie	Valor AUC	Área de distribución (ha)	Territorio dentro del SNAP (%)	Contribución de las tres variables ambientales más importantes (%)			Décimo percentil
<i>Oreotrochilus chimborazo</i>	0.997	108276	27.11	Elevación = 53.7	Bio15 = 19.9	Bio3 = 12.4	0.291
<i>Chalcostigma stanleyi</i>	0.997	134324	22.49	Elevación = 59.7	Bio15 = 16.7	Bio3 = 12.4	0.296
<i>Metallura Baroni</i>	0.998	100670	31.07	Elevación = 53.8	Bio15 = 20.7	Bio3 = 14	0.358
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	0.998	174193	18.66	Elevación = 50.7	Bio15 = 17.4	Bio3 = 15.6	0.201
<i>Grallaria quitensis</i>	0.996	118176	26.20	Elevación = 52.2	Bio15 = 18.1	Bio3 = 13.2	0.329
<i>Cinclodes albidiventris</i>	0.996	82397	34.08	Elevación = 55.9	Bio15 = 21.9	Bio3 = 11.4	0.371
<i>Cinclodes excelsior</i>	0.998	125867	24.79	Elevación = 56.6	Bio15 = 14.8	Bio3 = 12.9	0.289
<i>Leptasthenura andicola</i>	0.999	111183	26.91	Elevación = 63.2	Bio15 = 14.4	Bio3 = 12.6	0.471
<i>Asthenes flammulata</i>	0.998	114592	25.80	Elevación = 59.6	Bio15 = 16.1	Bio3 = 14.1	0.413
<i>Asthenes griseomurina</i>	0.999	157623	20.38	Elevación = 52.7	Bio8= 17	Bio3 = 14.5	0.243
<i>Ochthoeca fumicolor</i>	0.998	141492	20.72	Elevación = 51.2	Bio15 = 17.7	Bio3 = 15.1	0.314
<i>Muscisaxicola alpinus</i>	0.996	120479	23.77	Bio8 = 72.8	Bio15 = 11.7	Bio3 = 11.4	0.324
<i>Cnemarchus erythropygius</i>	0.996	137049	23.23	Bio8 = 70.1	Bio3 = 12.4	Bio16 = 7.7	0.336
<i>Agriornis montanus</i>	0.996	101361	26.21	Elevación = 56	Bio15 = 14.7	Bio3 = 12.7	0.433
<i>Cistothorus platensis</i>	0.997	125265	24.34	Elevación = 51.7	Bio15 = 16.8	Bio3 = 13.7	0.383
<i>Anthus bogotensis</i>	0.996	136362	22.85	Elevación = 55.4	Bio15 = 17.8	Bio3 = 14.1	0.321
<i>Catamenia inornata</i>	0.998	172228	18.93	Elevación = 57.2	Bio15 = 16.1	Bio3 = 14.8	0.373
<i>Xenodacnis parina</i>	0.997	91967	30.88	Elevación = 57	Bio15 = 19	Bio3 = 11.9	0.328

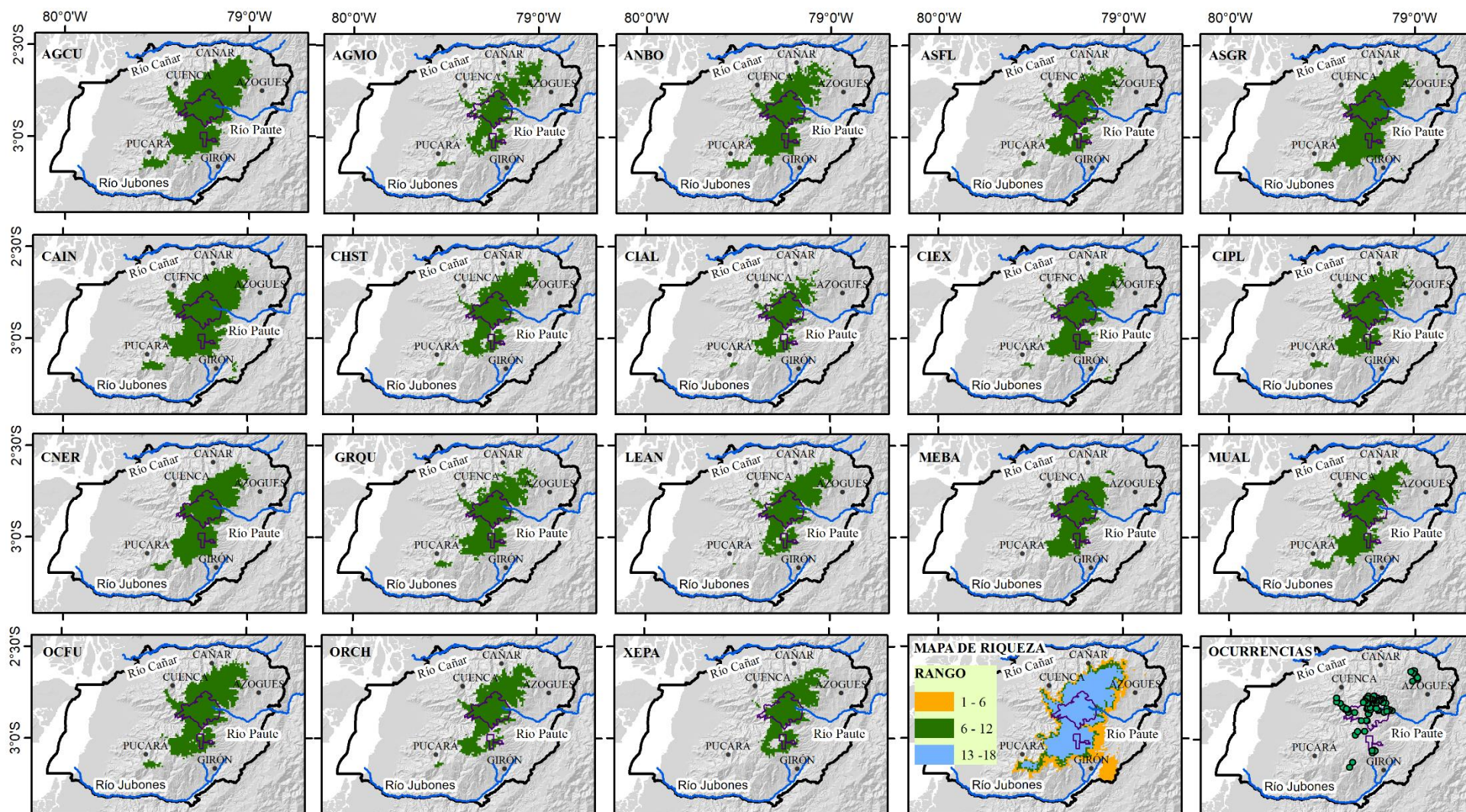


Figura 2. Mapas de distribución potencial (método Maxent) para las 18 especies de aves (basados en el décimo percentil, véase la tabla 3), mapa de riqueza (concentración de especies) y mapa de ocurrencia de los registros de aves en el Macizo del Cajas, Ecuador. Los códigos para las especies de aves se pueden ver en la tabla 2. Los polígonos en morado representan el sistema nacional de áreas protegidas del Ecuador.

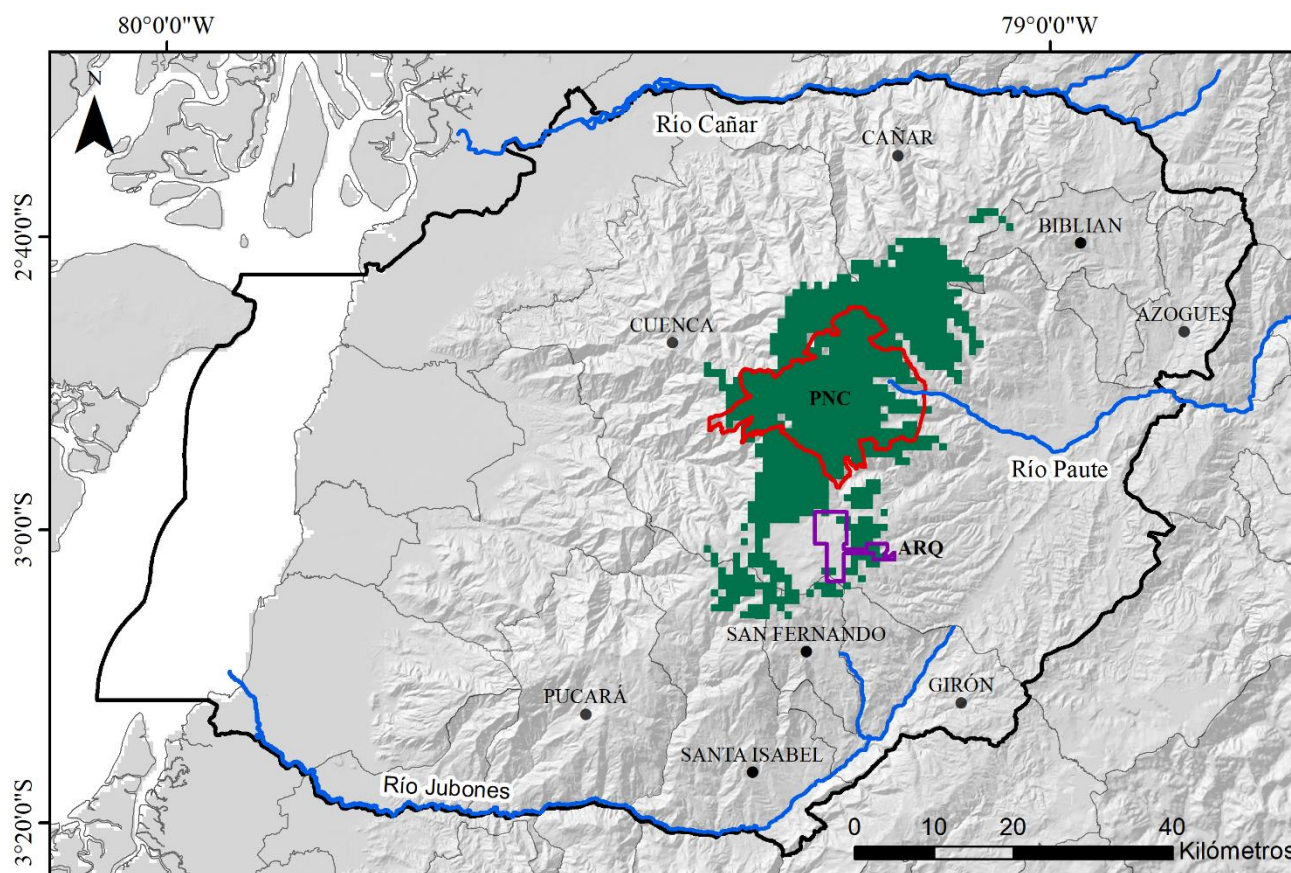


Figura 3. Modelo consolidado que refleja la concentración de áreas de distribución potencial (método Maxent) que coinciden para todas las 18 especies de aves en el Macizo del Cajas, Ecuador. Los valores para generar el mapa están basados en el décimo percentil de cada modelo (véase tabla 3). Para las áreas protegidas PNC representa el Parque Nacional Cajas, ARQ representa el Área Nacional de Recreación Quimsacocha.

CAPÍTULO III

DISCUSIONES

Los resultados obtenidos en el estudio, identificaron zonas adicionales a las áreas protegidas como sitios prioritarios para ser considerados dentro de una conservación más formal. En general, las especies de aves que poseen una afinidad a hábitats más complejos con cobertura leñosa y heterogénea se ven bien representadas dentro del Parque Nacional Cajas, pero no tanto dentro del Área Nacional de Recreación Quimsacocha y localidades ubicadas más al sur del macizo. Mientras que las especies que habitan áreas abiertas de páramo, bosque altoandino o prefieren un perfil más bajo de vegetación, se encuentran mejor representadas tanto dentro de las dos áreas protegidas, como en zonas aledañas a las mismas. De igual forma, el modelo consolidado revela que zonas afuera de los límites de las áreas protegidas, especialmente hacia el centro norte del área de estudio, poseen la misma riqueza de aves indicadoras que dentro de estas reservas.

Los modelos de distribución potencial para la mayoría de aves, se extendieron exclusivamente a lo largo de la cordillera occidental de los Andes. Estos modelos están restringidos en el norte por la depresión del río Cañar y al sur por el cañón del río Jubones, al oeste existe una disminución de elevación hacia la región de la costa y, consecuentemente, una reducción del ecosistema páramo. Mientras que, al este se ubica el valle Girón Paute entre la Cordillera Occidental y Oriental de los Andes. Lo cual genera que la extensión del páramo se vea interrumpida por estas depresiones, por lo que el efecto de barrera ejercido por estos valles puede influir en la expansión de las áreas de distribución de aves que habitan el páramo dentro del área de estudio (Poulsen & Krabbe, 1998).

Las variables que más aportaron a los modelos de distribución potencial para la mayoría de especies de aves, pueden ayudar a entender su hábitat conveniente. En este caso, las variables de elevación, precipitación e isothermalidad fueron las más influyentes. Por ejemplo, la elevación es uno de los principales impulsores de los patrones climáticos en cadenas montañosas y, por lo tanto influye en las variables de precipitación y temperatura (Singh & Kumar, 1997; Marquínez et al., 2003; Røhr & Killingtveit, 2003; Celleri et al., 2007).

Para la fauna los efectos directos (limitaciones fisiológicas de las especies para mantener poblaciones en condiciones hostiles) o indirectos (recursos alimenticios) de la precipitación y temperatura, influyen directamente en su riqueza y distribución (O'Brien, 1993; Hawkins et al., 2003; Bhattarai et al., 2004; Krömer et al., 2005; Kluge et al., 2006; McCain, 2007, 2009). En el

caso de las aves, estos efectos limitan la expansión del rango de distribución a lo largo de la elevación en la vertical, y consecuentemente determinan los límites en la distribución de las aves (Terborgh & Weske, 1975; Terborgh, 1977; Root, 1988; Loiselle & Blake, 1991). En este sentido, las variables de elevación, precipitación y temperatura son variables que reflejan áreas de hábitat idóneo con una mayor ocurrencia de aves que en su mayoría ocupan los diversos hábitats que componen el ecosistema páramo.

En el área de estudio, localidades superiores a los 3500 m snm poseen un clima con una estacionalidad marcada de la precipitación, así como un cambio drástico de temperatura durante el día (Rodríguez et al., 2014). Particularmente, la región andina durante milenios ha contado con condiciones climáticas relativamente constantes en comparación con latitudes más altas (Gaston & Blackburn, 2000). Esto se debe a que mientras mayor sea la elevación existe una mayor exposición de viento, mayor estacionalidad climática y un mayor cambio diario de la meteorología. La combinación de estos factores ha promovido tasas elevadas de especiación y el desarrollo de una gran variedad de zonas ecológicas en el área de estudio, de las cuales sobresale el ecosistema páramo con vegetación única en el planeta (i.e., pajonales, arbustos en formaciones semiabiertas, humedales) (Balslev & Luteyn, 1992; Celleri et al., 2007). Y, a la par, ha propiciado la diversificación de una gran variedad de aves que han logrado adaptarse y sobrevivir a estas condiciones (Vuilleumier & Simberloff, 1980; Graves, 1985, 1988; Rahbek & Graves, 2001; Rahbek et al., 2007). Los resultados de esta investigación reflejan una mayor concentración de aves indicadoras en zonas de mayor elevación, con temperaturas y precipitaciones más estacionales. En adición, estas características de hábitat conveniente no solo resultan dentro del sistema nacional de áreas protegidas, también para zonas sin protección formal, evidenciando de tal manera, áreas prioritarias para la conservación.

Implicaciones para la conservación:

Los modelos de distribución potencial generados en este estudio permiten ubicar áreas o localidades que deben ser consideradas dentro de planes de conservación y manejo más formal (Astudillo et al., 2016). En ese sentido, los modelos reflejaron zonas de hábitat conveniente para aves indicadoras; tales como especialistas de hábitat, endémicas o amenazadas, que están fuera de los límites de las áreas protegidas.

Generalmente las áreas protegidas no suelen contener la totalidad de requerimientos para la persistencia de las especies, por lo que las zonas sin protección adyacentes a las reservas a menudo contienen remanentes de hábitat complementarios que son cruciales para los organismos que residen dentro de la región (Scott et al., 2001; Seabloom et al., 2002; Huston, 2005; Hansen & DeFries, 2007). Varios estudios han resaltado los vacíos existentes para la conservación en la región altoandina de los Andes Occidentales, en especial para especies amenazadas y de distribución restringida, evidenciando la existencia de áreas prioritarias para la biodiversidad en zonas no protegidas a escala nacional (Sierra et al., 2002; Cuesta - Camacho et al., 2006; Lessmann et al., 2014; Cuesta et al., 2017; Barros et al., 2020). Particularmente, los Andes tropicales son geológicamente jóvenes y la diversa avifauna de la región está experimentando constantes procesos de radiación y especiación desde el Mioceno (Fjeldså & Rahbek, 1997). Sin embargo, actividades antrópicas pueden alterar estos procesos (Herzog & Kattan, 2014). La información brindada en este estudio, permite focalizar áreas de interés para las especies de aves indicadoras, ya sea mediante los mapas de distribución potencial individuales o el mapa consolidado. Esta información cobra especial relevancia para la Reserva del Macizo del Cajas en donde sólo un 19% de la extensión del ecosistema páramo se encuentra bajo protección (Rodríguez et al., 2014).

Por lo tanto, los hallazgos de este trabajo pueden constituir un paso inicial sólido para cubrir los vacíos de conservación identificados dentro del área de estudio, en particular para las especies sensibles o endémicas como *Asthenes griseomurina*, *Metallura baroni*, *Oreotrochilus chimborazo* y *Xenodacnis parina*. Aunque, estos modelos reflejan en última instancia la idoneidad de hábitat, más no la probabilidad de presencia de especies en la región (Phillips et al., 2006; Tinoco et al., 2009), es necesario complementarlos con esfuerzos constantes de monitoreo que expliquen a escalas menores las relaciones entre los patrones de diversidad de las aves y las características del hábitat (e.g., estructura y composición). Dentro de este marco, criterios de conservación regional están basados en la importancia hídrica o concentración de especies amenazadas, y por lo tanto no toman en cuenta la totalidad de la biodiversidad en la región (Castaño-villa, 2006; Tinoco et al., 2009; Barros et al., 2020). Este estudio es la primera aproximación en revelar áreas prioritarias para la conservación utilizando a una comunidad de aves indicadoras. Estudios previos han demostrado que el enfoque de la conservación de la biodiversidad debe estar basado en mantener la complejidad del ecosistema páramo desde un enfoque a escala del paisaje (Astudillo et al., 2018, 2019, 2020; Tinoco et al., 2019; Barros et al., 2020). Por lo que, con este tipo de estudios que

trabajan en regiones amplias de territorio se espera aumentar la representatividad, no sólo de las especies de aves sino de la biodiversidad asociada a la misma, tanto dentro de las áreas protegidas como fuera de estas.

.

CONCLUSIONES

En una región con altos niveles de diversidad y endemismo, en donde las actividades humanas transforman el hábitat cada vez más, surge una necesidad urgente de mejorar la comprensión de los patrones de distribución de la biodiversidad (Margules & Pressey, 2000; Fajardo et al., 2014). Sin embargo, la calidad de las colecciones e inventarios de datos de distribución no constituyen una opción factible en su uso dentro del área de estudio, debido a que los distintos esfuerzos de muestreo, recopilación de datos o tipo de almacenamiento suelen afectar la calidad de la información (Boakes et al., 2010; Ballesteros-Mejia et al., 2013; Yang et al., 2013; Beck et al., 2014). En ese sentido, el uso de algoritmos que emplean modelos de distribución de especies constituye una gran alternativa para llenar estos vacíos de conocimiento al modelar patrones de distribución espacial más amplios, en relación a la ubicación de los registros (Margules & Pressey, 2000; Soberón & Peterson, 2004). Consecuentemente, al mejorar la comprensión de los patrones de distribución espacial para especies indicadoras, no sólo se facilitará la toma de decisiones en el territorio, priorizando aquellas áreas que sean clave para especies sensibles o evidencien la concentración de especies, sino que también permitirá focalizar aquellas áreas que se superponen o están cerca de áreas destinadas a actividades extractivas o modificadoras del hábitat que pueden amenazar su integridad (Margules & Pressey, 2000).

A lo largo del país los ejercicios de priorización de áreas para la conservación actúan a escala local. Sin embargo, estos ejercicios cobran especial relevancia a una escala más regional, ya que un enfoque regional permite evaluar la factibilidad del establecimiento de planes de conservación o manejo del territorio, tomando en cuenta conflictos socioeconómicos o el interés en la conservación (Margules & Pressey, 2000). En ese contexto, a escala de la reserva de la Biosfera Macizo del Cajas, este trabajo es el primero que usa modelos de distribución de especies para un conjunto de aves que ocupan los hábitats que conforman el ecosistema páramo, evidenciando que áreas fuera del Parque Nacional Cajas y Área Nacional de Recreación Quimsacocha contienen los mismos niveles de concentración de especies que estas dos reservas. Por lo tanto, estas zonas pueden ser consideradas para expandir la cobertura de las áreas protegidas dentro del macizo.

Finalmente, los modelos de distribución y selección de sitios con gran importancia para la biodiversidad constituyen una pequeña parte dentro de las herramientas de planificación (Sarkar

et al., 2006). No obstante, la información obtenida en este estudio puede considerarse como un paso previo para planes de muestreo y monitoreo en la región e incluso replicar esta metodología con otros taxones (e.g., anfibios), así, se puede mejorar la representatividad de las áreas propuestas como prioritarias para la conservación. De esta forma, nuevos enfoques de conservación pueden ser socializados con las autoridades, ciudadanía y se puede llegar a contribuir a una protección eficiente de la biodiversidad dentro del macizo (Fajardo et al., 2014; Lessmann et al., 2014).

BIBLIOGRAFÍA:

- Astudillo, P. X., Barros, S., Siddons, D. C., & Zárate, 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. <https://doi.org/10.1080/01650521.2017.1382122>
- 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. <https://doi.org/10.13157/arla.67.2.2020.ra5>
- 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. <https://doi.org/10.1080/01584197.2018.1512371>
- Astudillo, P. X., Siddons, D. C., Barros, S., Orellana, J. A., & Latta, S. C. (2016). La distribución potencial del Cóndor Andino (*Vultur gryphus*) revela sitios prioritarios para la conservación en los Andes sur de Ecuador. *Hornero*, 31(2), 89–95.
- Balslev, H. & Luteyn, J.L. (eds) (1992) Páramo. An Andean ecosystem under human influence. *Academic Press*, London.
- Ballesteros-Mejia, L., Kitching, I. J., Jetz, W., Nagel, P., & Beck, J. (2013). Mapping the biodiversity of tropical insects: species richness and inventory completeness of African sphingid moths. *Global Ecology and Biogeography*, 22(5), 586–595. <https://doi.org/10.1111/geb.12039>
- Barbet-Massin, M., Rome, Q., Villemant, C., & Courchamp, F. (2018). Can species distribution models really predict the expansion of invasive species?. *PLOS ONE*, 13(3), e0193085. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193085>
- Bare, M. C., & Ashton, M. S. (2016). Growth of native tree species planted in montane reforestation projects in the Colombian and Ecuadorian Andes differs among site and species. *New Forests*, 47(3), 333–355. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9519-z>

- Bateman, B. L., VanDerWal, J., Williams, S. E., & Johnson, C. N. (2012). Biotic interactions influence the projected distribution of a specialist mammal under climate change. *Diversity and Distributions*, 18(9), 861–872. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00922.x>
- Beaumont, L. J., Gallagher, R. V., Thuiller, W., Downey, P. O., Leishman, M. R., & Hughes, L. (2009). Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions*, 15(3), 409–420. [https://doi.org/10.1111/J.1472-4642.2008.00547.X@10.1111/\(ISSN\)1472-4642](https://doi.org/10.1111/J.1472-4642.2008.00547.X@10.1111/(ISSN)1472-4642).
- Beck, J., Böller, M., Erhardt, A., & Schwanghart, W. (2014). Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species' geographic distributions. *Ecological Informatics*, 19, 10–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2013.11.002>
- Benham, P. M., & Witt, C. C. (2016). The dual role of Andean topography in primary divergence: Functional and neutral variation among populations of the hummingbird, *Metallura tyrianthina*. *BMC Evolutionary Biology*, 16(1), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0595-2>
- Bhattarai, K. R., Vetaas, O. R., & Grytnes, J. A. (2004). Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography*, 31(3), 389–400. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.01013.x>
- Boakes, E. H., McGowan, P. J. K., Fuller, R. A., Chang-qing, D., Clark, N. E., O'Connor, K., & Mace, G. M. (2010). Distorted Views of Biodiversity: Spatial and Temporal Bias in Species Occurrence Data. *PLoS Biol*, 8(6), e1000385. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000385>
- Carvalho, S. B., Brito, J. C., Pressey, R. L., Crespo, E., & Possingham, H. P. (2010). Simulating the effects of using different types of species distribution data in reserve selection. *Biological Conservation*, 143(2), 426–438. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.010>
- Castaño-Villa, G. J. (2005). Áreas protegidas, criterios para su selección y problemáticas en su conservación. *Boletín Científico, Centro de Museos, Museo de Historia Natural*, 10, 79-102.

- 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>
- Cuesta, F., Peralvo, M., Merino-Viteri, A., Bustamante, M., Baquero, F., Freile, J. F., Muriel, P., & Torres-Carvajal, O. (2017). Priority areas for biodiversity conservation in mainland Ecuador. *Neotropical Biodiversity*, 3(1), 93–106. <https://doi.org/10.1080/23766808.2017.1295705>
- Cuesta-Camacho, F., Peralvo, M., Ganzenmüller, A., Sáenz, M., Novoa, J., Riofrío, G., & Beltrán, K. (2006). Identificación de vacíos para la conservación de la biodiversidad terrestre en el Ecuador continental. *EcoCiencia, The Nature Conservancy, Conservation International and Miniterio del Ambiente del Ecuador, Quito*.
- Delgado, O., López, F., Aguilar, M., and Cordero, M. (2006). *Componente geomorfología glaciar del Parque Nacional Cajas – Ecuador*. Technical report. Universidad del Azuay, Cuenca, Ecuador
- Curatola Fernández, G. F., Obermeier, W. A., Gerique, A., López Sandoval, M. F., Lehnert, L. W., Thies, B., & Bendix, J. (2015). Land cover change in the Andes of southern Ecuador- Patterns and drivers. *Remote Sensing*, 7(3), 2509–2542. <https://doi.org/10.3390/rs70302509>
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., ... E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Ellis, E. C., Goldewijk, K. K., Siebert, S., Lightman, D., & Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5), 589–

606. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00540.x>

- Fajardo, J., Lessmann, J., Bonaccorso, E., Devenish, C., & Muñoz, J. (2014). Combined Use of Systematic Conservation Planning, Species Distribution Modelling, and Connectivity Analysis Reveals Severe Conservation Gaps in a Megadiverse Country (Peru). *PLOS ONE*, 9(12), e114367. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114367>
- Feeley, K. J., & Silman, M. R. (2011). Keep collecting: Accurate species distribution modelling requires more collections than previously thought. *Diversity and Distributions*, 17(6), 1132–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00813.x>
- Ferrier, S., & Guisan, A. (2006). Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43(3), 393–404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x>
- Fjeldså, J., and Krabbe, N. (1990). 'Birds of the High Andes.' (University of Copenhagen and Apollo Books: Svendborg).
- Fjeldså, J., & Rahbek, C. (1997). Species richness and endemism in South American birds: implications for the design of networks of nature reserves. *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*, 466–482.
- Gaston, K. J., & Blackburn, T. M. (2000). Pattern and process in macroecology. *Pattern Process Macroecology*. Blackwell Publishing, Oxford. doi:10.1002/9780470999592.
- Graves, G. R. (1985). Elevational Correlates of Speciation and Intraspecific Geographic Variation in Plumage in Andean Forest Birds. *The Auk*, 102(3), 556–579. <https://doi.org/10.1093/auk/102.3.556>
- Graves, G. R. (1988). Linearity of Geographic Range and Its Possible Effect on the Population Structure of Andean Birds. *The Auk*, 105(1), 47–52. <https://doi.org/10.1093/auk/105.1.47>
- Groves, C. R., Jensen, D. B., Valutis, L. L., Redford, K. H., Shaffer, M. L., Scott, J. M., Baumgartner, J. V., Higgins, J. V., Beck, M. W., & Anderson, M. G. (2002). Planning for Biodiversity Conservation: Putting Conservation Science into Practice: A seven-step framework for developing regional plans to conserve biological diversity, based upon principles of conservation biology and ecology, is being used extensively by the nature conservancy to identify priority areas for conservation. *BioScience*, 52(6), 499–512.

[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0499:PFBCPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0499:PFBCPC]2.0.CO;2)

- Hansen, A. J., & DeFries, R. (2007). Ecological mechanisms linking protected areas to surrounding lands. *Ecological Applications*, 17(4), 974-988. <https://doi.org/10.1890/05-1098>
- Harden, C. (2007). Two soil toposequences in a tropical glacial trough, Southern Ecuador. *Zeitschrift Fur Geomorphologie*, 51(235), 139–152. <https://doi.org/10.1127/0372-8854/2007/0051S2-0139>
- Harden, C., & Borrero, A. L. (2005). Report on the geomorphology of Parque Nacional Cajas. Technical report. Cuenca, Ecuador: Parque Nacional Cajas.
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J. F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E., & Turner, J. R. G. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84(12), 3105-3117. <https://doi.org/10.1890/03-8006>
- Herborg, L.-M., O'Hara, P., & Therriault, T. W. (2009). Forecasting the potential distribution of the invasive tunicate *Didemnum vexillum*. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 64–72. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01568.x>
- Herzog, S. K., & Kattan, G. H. (2011). Patterns of diversity and endemism in the birds of the tropical Andes. *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*. Paris: McArthur Foundation, Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), 245-259.
- Hortal, J. (2008). Uncertainty and the measurement of terrestrial biodiversity gradients. *Journal of Biogeography*, 35(8), 1335–1336. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01955.x>
- Huston, M. A. (2005). The three phases of land-use change: implications for biodiversity. *Ecological Applications*, 15(6), 1864–1878. <https://doi.org/10.1890/03-5281>
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4(1), 1–20. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Kluge, J., Kessler, M., & Dunn, R. R. (2006). What drives elevational patterns of diversity? A test

- of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography*, 15(4), 358–371. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00223.x>
- Koch, R., Almeida-Cortez, J. S., & Kleinschmit, B. (2017). Revealing areas of high nature conservation importance in a seasonally dry tropical forest in Brazil: Combination of modelled plant diversity hot spots and threat patterns. *Journal for Nature Conservation*, 35, 24–39. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2016.11.004>
- Krömer, T., Kessler, M., Robbert Gradstein, S., & Acebey, A. (2005). Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1799–1809. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01318.x>
- Latta, S. C., Tinoco, B. A., & Graham, C. H. (2011). Patterns and Magnitude of Temporal Change in Avian Communities in the Ecuadorian Andes. *The Condor*, 113(1), 24–40. <https://doi.org/10.1525/cond.2011.090252>
- Lessmann, J., Fajardo, J., Muñoz, J., & Bonaccorso, E. (2016). Large expansion of oil industry in the Ecuadorian Amazon: biodiversity vulnerability and conservation alternatives. *Ecology and Evolution*, 6(14), 4997–5012. <https://doi.org/10.1002/ece3.2099>
- Lessmann, J., Muñoz, J., & Bonaccorso, E. (2014). Maximizing species conservation in continental Ecuador: a case of systematic conservation planning for biodiverse regions. *Ecology and Evolution*, 4(12), 2410–2422. <https://doi.org/10.1002/ece3.1102>
- Loiselle, B. A., & Blake, J. G. (1991). Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology*, 72(1), 180–193. <https://doi.org/10.2307/1938913>
- López-Rodríguez, F., & Rosado, D. (2017). Management effectiveness evaluation in protected areas of southern Ecuador. *Journal of Environmental Management*, 190, 45–52. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.12.043>
- Margules, C. R., & Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243–253. <https://doi.org/10.1038/35012251>
- Marini, M. Â., Barbet-Massin, M., Lopes, L. E., & Jiguet, F. (2010). Predicting the occurrence of rare Brazilian birds with species distribution models. *Journal of Ornithology*, 151(4), 857–

866. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0523-y>

- Marquínez, J., Lastra, J., & García, P. (2003). Estimation models for precipitation in mountainous regions: The use of GIS and multivariate analysis. *Journal of Hydrology*, 270(1–2), 1–11. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(02\)00110-5](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(02)00110-5)
- Mateo, R. G., Felicísimo, Á. M., & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(2), 217–240. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200008>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9926-5>
- McCain, C. M. (2007). Area and mammalian elevational diversity. *Ecology*, 88(1), 76–86. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[76:AAMED\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[76:AAMED]2.0.CO;2)
- McCain, C. M. (2009). Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), 346–360. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00443.x>
- Minga, D., Ansaloni, R., Verdugo, A., Ulloa, C. (2016). Flora del páramo del Cajas, Ecuador. Cuenca, Ecuador: Universidad del Azuay.
- Minga, D., Verdugo, A. (2007). Riqueza florística y endemismo del Parque Nacional Cajas. Technical report. Cuenca, Ecuador: Herbario Azuay, Universidad del Azuay.
- Myers, N., Mittermeyer, R. A., Mittermeyer, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naveda-Rodríguez, A., Vargas, F. H., Kohn, S., & Zapata-Ríos, G. (2016). Andean Condor (*Vultur gryphus*) in Ecuador: Geographic Distribution, Population Size and Extinction Risk. *PLOS ONE*, 11(3), e0151827. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151827>
- Norberg, A., Abrego, N., Blanchet, F. G., Adler, F. R., Anderson, B. J., Anttila, J., Araújo, M. B., Dallas, T., Dunson, D., Elith, J., Foster, S. D., Fox, R., Franklin, J., Godsoe, W., Guisan, A., O'Hara, B., Hill, N. A., Holt, R. D., Hui, F. K. C., ... Ovaskainen, O. (2019). A

- comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels. *Ecological Monographs*, 89(3). <https://doi.org/10.1002/ecm.1370>
- O'Brien, E. M. (1993). Climatic Gradients in Woody Plant Species Richness: Towards an Explanation Based on an Analysis of Southern Africa's Woody Flora. *Journal of Biogeography*, 20(2), 181. <https://doi.org/10.2307/2845670>
- Peralvo, M. F., Cuesta, F., & Van Manen, F. (2005). Delineating priority habitat areas for the conservation of Andean bears in northern Ecuador. *Ursus*, 16(2), 222–233. [https://doi.org/10.2192/1537-6176\(2005\)016\[0222:DPHAFT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2192/1537-6176(2005)016[0222:DPHAFT]2.0.CO;2)
- Peterson, A. T., Papeş, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213(1), 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. E. (2017). Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4. 1). Available from url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/.
- Poulsen, B., & Krabbe, N. (1998). Avifaunal diversity of five high-altitude cloud forests on the Andean western slope of Ecuador: testing a rapid assessment method. *Journal of Biogeography*, 25(1), 83–93. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.251174.x>
- Pressey, R. L., Johnson, I. R., & Wilson, P. D. (1994). Shades of irreplaceability: towards a measure of the contribution of sites to a reservation goal. *Biodiversity and Conservation*, 3(3), 242–262. <https://doi.org/10.1007/BF00055941>

- Pressey, R. L., & Tully, S. L. (1994). The cost of ad hoc reservation: A case study in western New South Wales. *Austral Ecology*, 19(4), 375–384. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1994.tb00503.x>
- Quito, J. S. B., 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.
- Rahbek, C., Gotelli, N. J., Colwell, R. K., Entsminger, G. L., Rangel, T. F. L. V. B., & Graves, G. R. (2007). Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1607), 165–174. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3700>
- Rahbek, C., & Graves, G. R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(8), 4534–4539. <https://doi.org/10.1073/pnas.071034898>
- Remsen Jr, J. V., Cadena, C. D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J. F., Robbins, M. B., ... & Zimmer, K. J. (2020). A classification of the bird species of South America. *American Ornithologists' Union*.
- Rodrigues, A., Andelman, S. J., Bakan, M. I., Boitani, L., Brooks, T. M., Cowling, R. M., Fishpool, L. D. C., Da Fonseca, G. A. B., Gaston, K. J., Hoffmann, M., Long, J. S., Marquet, P. A., Pilgrim, J. D., Pressey, R. L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S. H., Underhill, L. G., Waller, R. W., ... Yan, X. (2004). Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature*, 428(6983), 640–643. <https://doi.org/10.1038/nature02422>
- Rodríguez, S., Rodas, F., Schubert, A., & Vasco, S. (2015). Área de Biosfera Macizo del Cajas-Experiencias de Desarrollo Sostenible para el Buen Vivir (Cajas Massif Biosphere Area-Sustainable Development Experiences for Good Living) (2da ed.). Cuenca, Ecuador: ETAPA EP, con el aval de UNESCO y el Comité Promotor para la Declaratoria del Área de Biosfera Macizo del Cajas.

- Røhr, P. C., & Killingtveit, Å. (2003). Rainfall distribution on the slopes of Mt Kilimanjaro. *Hydrological Sciences Journal*, 48(1), 65–77. <https://doi.org/10.1623/hysj.48.1.65.43483>
- Rondinini, C., Wilson, K. A., Boitani, L., Grantham, H., & Possingham, H. P. (2006). Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecology Letters*, 9(10), 1136–1145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00970.x>
- Root, T. (1988). Environmental Factors Associated with Avian Distributional Boundaries. *Journal of Biogeography*, 15(3), 489. <https://doi.org/10.2307/2845278>
- Sarkar, S., Pressey, R. L., Faith, D. P., Margules, C. R., Fuller, T., Stoms, D. M., Moffett, A., Wilson, K. A., Williams, K. J., Williams, P. H., & Andelman, S. (2006). Biodiversity conservation planning tools: Present status and challenges for the future. *Annual Review of Environment and Resources*, 31, 123–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.31.042606.085844>
- Scott, J. M., Davis, F. W., McGhie, R. G., Wright, R. G., Groves, C., & Estes, J. (2001). Nature reserves: Do they capture the full range of America's biological diversity? *Ecological Applications*, 11(4), 999–1007. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0999:NRDTCT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0999:NRDTCT]2.0.CO;2)
- Seabloom, E. W., Dobson, A. P., & Stoms, D. M. (2002). Extinction rates under nonrandom patterns of habitat loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(17), 11229–11234. <https://doi.org/10.1073/pnas.162064899>
- Sierra, R., Campos, F., & Chamberlin, J. (2002). Assessing biodiversity conservation priorities: Ecosystem risk and representativeness in continental Ecuador. *Landscape and Urban Planning*, 59(2), 95–110. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00006-3](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00006-3)
- Singh, P., & Kumar, N. (1997). Effect of orography on precipitation in the western Himalayan region. *Journal of Hydrology*, 199(1–2), 183–206. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(96\)03222-2](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(96)03222-2)
- Soberón, J., & Peterson, T. (2004). Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1444), 689–698. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1439>

- Stattersfield, A. J., Crosby, M. J., Long, A. J. & Wege, D. C. (1998) Endemic Bird Areas of the world: priorities for biodiversity conservation. *BirdLife International*.
- Terborgh, J. (1977). Bird species diversity on an andean elev ational gradient. *Ecology*, 58(5), 1007–1019. <https://doi.org/10.2307/1936921>
- Terborgh, J., & Weske, J. S. (1975). The Role of Competition in the Distribution of Andean Birds. *Ecology*, 56(3), 562–576. <https://doi.org/10.2307/1935491>
- 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. <https://doi.org/10.1017/S0959270908007703>
- Tinoco, B. A., Graham, L., Astudillo, P. X., Nieto, A., Aguilar, J. M., Latta, S. C., & Graham, C. H. (2019). Survival estimates of bird species across altered habitats in the tropical Andes. *Journal of Field Ornithology*, 90(2), 105–116. <https://doi.org/10.1111/jofo.12293>
- IUCN. (2020). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-3. <https://www.iucnredlist.org>.
- Van Proosdij, A. S. J., Sosef, M. S. M., Wieringa, J. J., & Raes, N. (2016). Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*, 39(6), 542–552. <https://doi.org/10.1111/ecog.01509>
- Vuilleumier, F., & Simberloff, D. (1980). Ecology versus history as determinants of patchy and insular distributions in high Andean birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 235-379.
- Wilson, K. A., Westphal, M. I., Possingham, H. P., & Elith, J. (2005). Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation*, 122(1), 99–112. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.004>
- Yang, W., Ma, K., & Kreft, H. (2013). Geographical sampling bias in a large distributional database and its effects on species richness-environment models. *Journal of Biogeography*, 40(8), 1415–1426. <https://doi.org/10.1111/jbi.12108>

ANEXOS

Anexo 1. Generación de modelos de distribución potencial por especie en el Macizo del Cajas, Ecuador. En (a) mapa de distribución de la ocurrencia de los registros. En (b) modelo Maxent con salida logística (incremento a 1 representa mayor conveniencia de hábitat). En (c) mapa de distribución potencial en base al décimo percentil (véase la tabla 3). Para los códigos de las especies de aves ver la tabla 2.

