



**UNIVERSIDAD
DEL AZUAY**

FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

**Influencia de las perturbaciones humanas sobre los hábitats de páramo y la
comunidad de aves en el Macizo del Cajas**

Trabajo previo a la obtención del título de Biólogo

Autor:

Vásquez Tello Sebastián Alberto

Director:

Pedro Astudillo Webster, PhD.

Cuenca – Ecuador

2026

DEDICATORIA

A mis padres por su apoyo incondicional a lo largo de esta carrera universitaria, a mi madre Graciela por siempre ser un ejemplo de carácter y determinación en mi vida, por siempre haber sido un apoyo y una guía a lo largo de mi formación académica y como ser humano.

AGRADECIMIENTO

Agradezco a mis padres y familiares por demostrar apoyo e interés con esta investigación.

A mi tutor Pedro Astudillo Webster por la oportunidad y su guía a lo largo de este trabajo.

A Santiago Barros y Eduardo Barnuevo por su tiempo, guía, compartir sus conocimientos en las salidas de campo, por su apoyo en la logística y el posterior análisis de datos.

A mi novia por ser un apoyo incondicional y motivarme a cumplir mis objetivos.

Finalmente quiero agradecer a mis amigos siempre han sido un fuerte apoyo durante nuestra carrera, siendo una fuente de experiencias y enseñanzas que nunca se van a borrar de la memoria.

RESUMEN

Las frecuentes perturbaciones humanas asociadas a la quema y pastoreo, impulsan procesos de engrosamiento arbustivo que reconfiguran la funcionalidad de los ecosistemas de páramo. Este estudio analizó la influencia del disturbio humano, asociado a páramos con engrosamiento arbustivo, sobre la comunidad de aves desde un enfoque de gremios tróficos, en el Macizo del Cajas. Para el efecto, se cuantificó la relación entre la abundancia de arbustos y la abundancia de gremios de aves (ej., nectarívoros, granívoros, insectívoros de pastizales y arbustos). Los omnívoros de pastizales y arbustos incrementaron significativamente su abundancia en áreas más perturbadas, con mayor presencia de arbustos. En contraste, otros gremios no demostraron un cambio significativo en su abundancia a través de las localidades de estudio. Estos hallazgos sugieren que el engrosamiento arbustivo, relacionado con el disturbio humano, favorece el incremento en la abundancia de aves generalistas, con posibles consecuencias para el funcionamiento del páramo.

Palabras clave: Engrosamiento arbustivo; Macizo del Cajas; gremios tróficos; aves generalistas; disturbio humano.

ABSTRACT

Frequent human disturbances associated with burning and grazing drive shrub encroachment processes that reconfigure the functionality of páramo ecosystems. This study analyzed the influence of human disturbance, associated with shrub-encroached páramos, on avian communities using a trophic guild approach in the Cajas Massif. To this end, the relationship between shrub abundance and the abundance of avian guilds (e.g., nectarivores, granivores, and grassland and shrub insectivores) was quantified. Grassland and shrub omnivores showed a significant increase in abundance in highly disturbed areas with greater shrub presence. In contrast, the abundance of other guilds did not change significantly across the study sites. These findings suggest that shrub encroachment, linked to human disturbance, favors an increase in the abundance of generalist birds, with potential implications for the ecological functioning of the páramo.

Keywords: Shrub encroachment; Cajas Massif; trophic guilds; generalist birds; human disturbance.

INDICE DE CONTENIDOS

Tabla de contenido

INTRODUCCIÓN	1
Objetivo general.....	3
Objetivos específicos.....	3
METODOLOGÍA	4
1.1 Área de estudio	4
Métodos de Campo.....	5
1.2 Muestreo del hábitat	5
1.3 Censo de aves	6
1.4 Clasificación de los gremios tróficos.....	6
2. Análisis de Datos	8
RESULTADOS	9
3.1 Abundancia de las cuatro especies de arbustos asociados a páramo perturbados.....	9
3.2 Caracterización del gradiente de intervención	12
3.3 Gremios tróficos.....	12
3.4 Respuesta de los gremios tróficos al páramo perturbado	15
DISCUSIONES	17
Gremios tróficos como bioindicadores de la integridad del ecosistema	19
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	20
REFERENCIAS	21
ANEXOS.....	26

Índice de tablas

TABLA 1. CLASIFICACIÓN DE LA COMUNIDAD DE AVES POR GREMIOS FUNCIONALES.	7
TABLA 2. ABUNDANCIA DE LAS CUATRO ESPECIES DE ARBUSTOS ASOCIADAS A PÁRAMOS PERTURBADOS.....	9
TABLA 3. DISTRIBUCIÓN DE LA ABUNDANCIA DE LAS CUATRO ESPECIES ARBUSTIVAS.....	10
TABLA 4. PORCENTAJES DE COBERTURA VEGETAL Y DE ÁREA PERTURBADA EVALUADAS.....	12
TABLA 5. COMPOSICIÓN TAXONÓMICA, GREMIOS TRÓFICOS Y ABUNDANCIA DE LA COMUNIDAD DE AVES CENSADA.....	13

Índice de figuras

FIGURA 1. UBICACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO CON LOS NUEVE TRANSECTOS DEL ESTUDIO.....	5
FIGURA 2. ABUNDANCIA LAS CUATRO ESPECIES DE ARBUSTOS ASOCIADAS A PÁRAMOS PERTURBADOS EVALUADAS.....	11
FIGURA 3. GRÁFICOS DE DISPERSIÓN QUE MUESTRAN LA RELACIÓN ENTRE LA ABUNDANCIA DE LOS TRES GREMIOS DE AVES MÁS ABUNDANTES Y EL PORCENTAJE DE ÁREA PERTURBADA..	16

Índice de Anexos

ANEXO 1. ECOSISTEMA DE PÁRAMO UBICADO EN LA BIÓSFERA DEL MACIZO DEL CAJAS.....	26
ANEXO 2. PÁRAMO HERBÁCEO CON UN ALTO ÍNDICE DE ÁREA INTERVENIDA.....	26
ANEXO 3. INDIVIDUOS DE LAS ESPECIES <i>DIPLOSTEPHIUM ERICOIDES</i> , <i>HYPERICUM QUITENSE</i> Y <i>VALERIANA MICROPHYLLA</i> , CRECIENDO EN PROXIMIDAD.	27
ANEXO 4. LEVANTAMIENTO DE DATOS EN UN PARCHE ARBUSTIVO DE <i>H. QUITENSE</i>	27
ANEXO 5. ÚNICO REGISTRO DE <i>VALERIANA HIRTELLA</i>	28
ANEXO 6. INDIVIDUO DE <i>FALCO FEMORALIS</i> PERCHADO.....	28

INTRODUCCIÓN

Los páramos son ecosistemas neotropicales de los altos Andes, caracterizados por una matriz vegetal dominada por pajonales, arbustos y humedales en donde se destaca su fragilidad y particularidad ecológica (Hofstede & Llambí, 2020). Los páramos de los Andes del norte de Sudamérica son reconocidos globalmente como centros estratégicos de biodiversidad, endemismo y regulación hídrica (Hofstede et al., 2003). Particularmente en el sur del Ecuador, el páramo alberga una biota altamente especializada en tolerar fluctuaciones extremas de temperatura y alta radiación solar; en este contexto, la Reserva de la Biósfera del Macizo del Cajas destaca como un centro vital para la provincia biogeográfica del páramo de los Andes del norte (Jiménez et al., 2018) y por tanto, es crucial para el mantenimiento de interacciones ecológicas y la conservación de aves especialistas del páramo regional (Astudillo et al., 2015).

Los ecosistemas de páramo del Macizo del Cajas podrían estar experimentando un proceso acelerado de engrosamiento arbustivo, impulsado principalmente por quemaduras recurrentes asociadas al pastoreo (Astudillo et al., 2025). El engrosamiento arbustivo implica el reemplazo progresivo del páramo herbáceo, dominado tradicionalmente por un mosaico de microhábitats donde coexisten pajonales, almohadillas y matorrales (Minga et al., 2016; Astudillo et al., 2023; Barros et al., 2025), por comunidades arbustivas donde predominan taxones de rápido crecimiento como *Diplostegium ericoides*, *Hypericum quitense*, *Valeriana microphylla* y *Valeriana hirtella*, especies arbustivas provenientes de pisos altitudinales inferiores (Matson & Bart, 2013; Tamayo, 2024; Astudillo et al., 2025). En consecuencia, estas especies podrían desplazar progresivamente a la vegetación herbácea nativa, alterando la heterogeneidad del paisaje y la disponibilidad de microhábitats (Matson & Bart, 2013; Tamayo, 2024). necesarios para la comunidad de aves especialistas del páramo herbáceo (Llambí et al., 2012).

Esta modificación reduce la disponibilidad de hábitats abiertos propios del paisaje de páramo, posiblemente afectando a la comunidad de aves caracterizadas por ser especialistas de este hábitat, endémicas y de distribución restringida (Barros et al., 2020; Astudillo et al., 2023). Estudios recientes en la región evidencian que, en áreas perturbadas, se incrementa la abundancia de arbustos con floración y fructificación prolongada, lo cual favorece un cambio en la oferta de recursos y podría promover un aumento en la dominancia de aves generalistas y nectarívoras (Astudillo et al., 2018; Barros et al., 2025). No obstante, aún persiste un vacío de conocimiento sobre cómo estas alteraciones estructurales del hábitat influyen

simultáneamente en la vegetación y en la diversidad de las aves del páramo. El comprender esta dinámica será de utilidad para diseñar estrategias de manejo y conservación efectivas dentro del Macizo del Cajas, donde la presión antrópica puede llegar a ser constante, en especial fuera de las áreas protegidas.

La variación ambiental (ej., topografía, clima) y la configuración de microhábitats (ej., mosaico de plantas herbáceas y arbustivas) ha demostrado influir en la distribución de gremios tróficos de aves (Tinoco et al., 2018; Astudillo et al., 2023). Por ejemplo, los pajonales abiertos tienden a concentrar un mayor número de especies insectívoras y granívoras asociadas a los herbazales, mientras que las zonas arbustivas tienden a albergar un mayor número de especies generalistas y nectarívoras asociadas a la floración continua de los arbustos (Tinoco et al., 2018; Barros et al., 2020). El enfoque de gremios tróficos, entendido como grupos de especies que comparten recursos y estrategias de forrajeo independientemente de su taxonomía (Simberloff & Dayan, 1991), constituye una herramienta sólida para evaluar cómo los hábitats de páramo engrosados por arbustos influyen en la diversidad de las comunidades de aves (MacArthur & MacArthur, 1961; Barros et al., 2023).

El presente estudio empleará el protocolo de investigación en páramos perturbados propuesto por Astudillo et al., (2025), mediante el establecimiento de transectos en localidades con diferentes niveles de quema y pastoreo. En cada transecto se evaluará la estructura de la vegetación, cuantificando los cuatro principales arbustos descritos como especies con mayor presencia en páramos perturbados (*Diplostephium ericoides*, *Hypericum quitense*, *Valeriana microphylla* y *Valeriana hirtella*) y por tanto, con engrosamiento arbustivo (Astudillo et al., 2025). Paralelamente, se censará la comunidad de aves siguiendo el protocolo de Barros et al. (2020). En este sentido, se busca comprender la relación entre el engrosamiento arbustivo y los cambios en la abundancia relativa de gremios tróficos en el páramo del Macizo del Cajas. Se espera que las áreas con mayor perturbación y engrosamiento arbustivo presentarán una mayor abundancia de aves nectarívoras, omnívoras y generalistas asociadas a los arbustos.

Objetivo general

Estimar la influencia de los páramos perturbados con engrosamiento arbustivo sobre la comunidad de gremios de aves en el Macizo del Cajas.

Objetivos específicos

- Determinar la abundancia de las cuatro especies arbustivas descritas con una mayor presencia en páramos perturbados.
- Comparar la composición de gremios tróficos de las aves del páramo a través de áreas con distinta intensidad de perturbación humana.

METODOLOGÍA

1.1 Área de estudio

El estudio se desarrolló en los páramos (> 3500 m s.n.m.) de la Reserva de la Biósfera del Macizo del Cajas, específicamente en la zona de amortiguamiento del área protegida del Parque Nacional Cajas (Figura 1). En total, se instalaron nueve transectos, distribuidos regularmente, en tres localidades altoandinas: Ventanas, Dublaicocha y Galgal (Figura 1). Estas localidades presentan distintos niveles de perturbación y engrosamiento arbustivo (Anexo 1 y 3). La topografía de la región es irregular y muestra evidencia de valles glaciales del Pleistoceno (Rodríguez et al., 2014; Minga et al., 2016) asociados a pendientes pronunciadas. La temperatura media mensual varía entre $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $12\text{ }^{\circ}\text{C}$, y la precipitación media anual fluctúa entre 1200 mm y 1500 mm (Campozano et al., 2016). Las lluvias siguen un régimen bimodal, en los meses de marzo a mayo se presenta el período de lluvias intensas, con un segundo pico de menor intensidad desde septiembre a febrero, mientras que las precipitaciones mínimas ocurren desde junio a agosto (Celleri et al., 2007).

La vegetación del Macizo del Cajas y de los sitios de muestreo está conformada por una matriz de pajonales de *Calamagrostis intermedia* y *Festuca dolichophylla*, intercalados con formaciones de almohadillas dominadas por *Plantago rigida* y *Azorella pedunculata*, y áreas de matorral arbustivo donde prevalecen *Diplostephium ericoides* y *Valeriana microphylla* (Minga et al., 2016; Astudillo et al., 2025). Para las localidades de estudio, se ha descrito que estas formaciones arbustivas se expanden notoriamente en lugares con antecedentes de quema o sobrepastoreo ganadero (Barros et al., 2020; Astudillo et al., 2025). Estas perturbaciones favorecen la colonización de especies arbustivas de rápido crecimiento (Matson & Bart, 2013; Tamayo, 2024), configurando un mosaico de hábitats heterogéneos ideal para evaluar las variaciones en la disponibilidad de microhábitats y su efecto en la comunidad de aves local (Barros et al., 2020; Astudillo et al., 2025).

Mapa del muestreo de las tres localidades de estudio

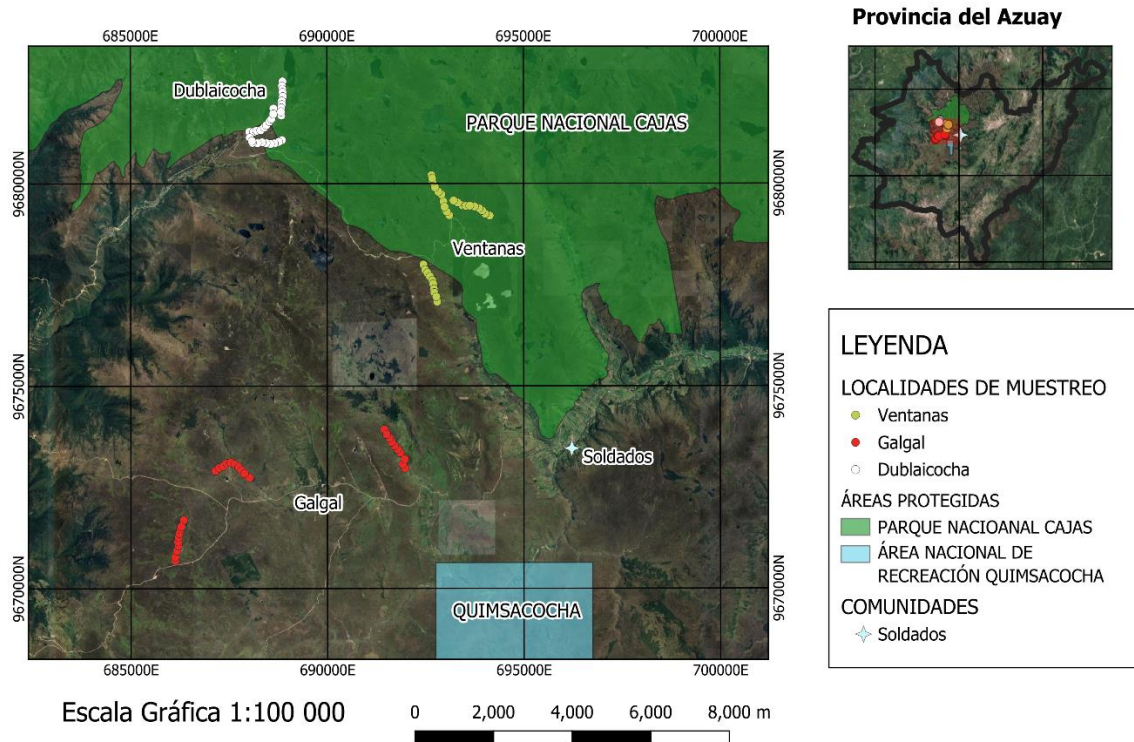


Figura 1. Ubicación del área de estudio con los nueve transectos respectivos, distribuidos en tres localidades, para el monitoreo de aves y vegetación de páramo del Macizo del Cajas (Azuay, Ecuador).

Métodos de Campo

1.2 Muestreo del hábitat

Cada uno de los nueve transectos tiene una dimensión de 1000 m de longitud x 100 m de ancho, distanciados al menos por 350 m. En cada transecto, se establecieron 10 parcelas circulares de 12 m de radio. Cada parcela estuvo separada por una distancia de 100 m (90 parcelas en total).

En cada parcela circular se establecieron cuatro transectos de 12 m de longitud, orientados a lo largo de los puntos cardinales y se contabilizó únicamente arbustos pertenecientes a las cuatro especies indicadoras de páramos disturbados y con engrosamiento arbustivo: *Diplostegium ericoides*, *Hypericum quitense*, *Valeriana microphylla* y *Valeriana hirtella* (Astudillo, 2025).

En adición, se estimó la proporción de cobertura de tres tipos de hábitat para cada parcela circular: 1) páramo arbustivo, hábitat semi abierto caracterizado por la presencia de vegetación leñosa nativa (e.g., *Gynoxys*, *Diplostephium*, *Brachyotum* y *Polylepis*) 2) áreas perturbadas, caracterizadas por la presencia de especies de plantas exóticas, suelo erosionado y evidencia de actividad ganadera (Hof-stede et al., 2002; Barros et al., 2020; Ansaloni et al., 2022) y 3) páramo herbáceo, hábitat abierto dominado por pajonales (e.g., *Calamagrostis*) y plantas en almohadilla (e.g., *Plantago rigida*, *Oreobolus ecuadorensis*) (Minga & Verdugo, 2007; Minga et al., 2016).

1.3 Censo de aves

En cada transecto, se contabilizó e identificó cada ave vista y/o escuchada (Ralph, 1996), método ampliamente utilizado en los páramos de la región (Astudillo et al. 2018; Barros et al. 2020). Para el efecto, Un observador registra todas las aves mientras camina a una velocidad constante. Este método es útil en hábitats abiertos donde el observador puede dedicar total atención al registro de aves. La identificación taxonómica de las especies se sustentó con la información de la guía de campo de aves (*The Birds of Ecuador*) (Ridgely & Greenfield, 2001). En adición, se usó la plataforma *Merlin Bird ID* (Cornell Lab of Ornithology, 2025) para la identificación de cantos. Los censos iniciaron entre las 06:00 am hasta las 11:00 am, evitando días con lluvia fuerte o vientos. Finalmente, cada transecto fue muestreado en una única ocasión durante diciembre de 2025 a abril de 2026.

1.4 Clasificación de los gremios tróficos

Para evaluar las respuestas a escala de la comunidad de aves, se utilizó una aproximación basada en gremios tróficos. Este enfoque permite simplificar la complejidad de los ensamblajes biológicos al agrupar especies que utilizan recursos y hábitat de manera similar, resaltando el rol de los organismos dentro del medio (Root, 1967; Astudillo et al., 2015). Para el efecto, se adoptó la clasificación propuesta por Barros et al. (2020) para los páramos de le región de estudio (Tabla 1). Esta clasificación al integrar variables de comportamiento alimenticio como de afinidad de hábitat podría inferir cómo las alteraciones estructurales del hábitat (páramos

perturbados con engrosamiento arbustivo) influyen en la comunidad (Luck et al., 2012; Barros et al., 2020).

Tabla 1. Clasificación de la comunidad de aves por gremios funcionales, para el monitoreo de aves y vegetación de páramo del Macizo del Cajas (Azuay, Ecuador).

Código	Gremio trófico	Descripción
ASB.G	Espigadores de corteza y follaje arbóreos y arbustivos	Capturan insectos directamente en el tronco y las ramas de plantas leñosas del páramo.
ASS.G	Espigadores de corteza y follaje del sotobosque	Capturan insectos en vuelo lanzándose desde perchas en ramas expuestas de árboles y arbustos del páramo.
GSG	Granívoros de pastizales y arbustos	Se alimentan de semillas a nivel del suelo y en la base de los arbustos del páramo.
GSO	Omnívoros de pastizales y arbustos	Tienen una dieta generalista y se alimentan tanto a nivel del suelo como a media altura de los arbustos del páramo.
GSR	Rapaces de pastizales y arbustos	Aves de presa que cazan desde perchas y se alimentan tanto en el suelo como en los arbustos del páramo.
GPG	Insectívoros de pastizales y matorrales	Capturan insectos a nivel del suelo y tienden a estar más presentes en el hábitat abierto de los pastizales del páramo.
SN	Nectarívoros de arbustos	Se alimentan por encima del suelo de flores de árboles y arbustos del páramo.

2. Análisis de Datos

La abundancia se definió como el número total de individuos por especie registrados a través de cada transecto. Para una mejor visualización, se emplearon diagramas de caja (*boxplots*) (Figura 2). Un *boxplot* es una herramienta estadística de visualización no paramétrica introducida por Tukey (1977) que representa la distribución de un conjunto de datos numéricos a través de sus cuartiles. Su estructura se basa en una caja central que abarca el rango intercuartílico en donde se concentra el 50% de los datos, dividida por la mediana, mientras que las líneas de los costados se extienden para mostrar la dispersión de los datos hacia los valores máximos y mínimos, permitiendo la identificación de valores atípicos también conocidos como *outliers* (Zuur et al., 2010).

Para evaluar el efecto de la intervención antrópica, la abundancia de los gremios (Tabla 5) se utilizó como variable de respuesta frente a la proporción de área perturbada mediante modelos lineales (LM) (Zuur et al., 2010). Debido a la alta variabilidad en la abundancia a nivel de especie, estos análisis se enfocaron exclusivamente en los tres gremios funcionales más abundantes (Figura 3). De manera previa, se verificó el cumplimiento de los supuestos de los modelos, incluyendo la normalidad de los residuales mediante la prueba de Shapiro-Wilk. Todos los análisis estadísticos se ejecutaron en el entorno y lenguaje de programación R versión 4.4.1 (R Core Team, 2024). Adicionalmente, para la visualización de los datos y el ensamblaje de las figuras gráficas se emplearon los paquetes *ggplot2* y *cowplot*.

La significancia de los modelos lineales se evaluó mediante un Análisis de Varianza (ANOVA) para extraer el estadístico F de Fisher. Se utilizaron modelos con un grado de libertad (Porcentaje de área intervenida) para el predictor y siete grados de libertad residuales (basado en $n=9$ unidades de muestreo). Se consideró un nivel de significancia estadística con un valor de $p < 0.05$ para rechazar la hipótesis nula.

RESULTADOS

3.1 Abundancia de las cuatro especies de arbustos asociados a páramo perturbados

En total, se contabilizó 1275 individuos pertenecientes a las cuatro especies de arbustos cuya abundancia podría verse beneficiada por la perturbación (Tabla 2 y 3), seleccionadas para el estudio. La distribución de las especies arbustivas mostró una marcada heterogeneidad espacial a lo largo de los nueve transectos evaluados (Figura 2). *Hypericum quitense* es la especie más abundante (561 individuos), seguida por *Valeriana microphylla* (374 individuos), *Diplostephium ericoides* (308 individuos), y *Valeriana hirtella* (32 individuos) (Tabla 2).

Tabla 2. Abundancia y sus respectivos códigos de las cuatro especies de arbustos asociadas a páramos perturbados para el monitoreo de aves y vegetación de páramo del Macizo del Cajas (Azuay, Ecuador).

Familia	Especie	Código	Abundancia
Asteraceae	<i>Diplostephium ericoides</i>	DIER	308
Caprifoliaceae	<i>Valeriana microphylla</i>	VAMI	374
	<i>Valeriana hirtella</i>	VAHI	32
Hypericaceae	<i>Hypericum quitense</i>	HYQU	561

La distribución de las especies arbustivas mostró una marcada heterogeneidad espacial a lo largo de los nueve transectos evaluados (Figura 2). DUB001 estuvo dominado ampliamente por *D. ericoides* con un total de 153 individuos distribuidos a lo largo del transecto, el transecto DUB002 presentó la mayor concentración de *H. quitense* de todo el estudio con 245 individuos (Tabla 3). En los transectos de Galgal, el patrón de distribución albergó la mayor abundancia de *V. microphylla* con 174 individuos registrados (Tabla 3), también en el segundo transecto se encontró una única población significativa de *H. quitense*, conformada por 79 individuos la cual puede ser observada como *outlier* en el *boxplot* (Figura 2), a la vez Galgal concentró de manera exclusiva la totalidad de los registros de *V. hirtella*, únicamente 32 individuos que fueron registrados en el borde de un bosque de *Polylepis*. Por su parte, la microcuena de Ventanas

mostró una presencia importante de *H. quitense* en el transecto VEN003 con 178 individuos (Tabla 3).

Tabla 3. Distribución de la abundancia de las cuatro especies arbustivas evaluadas a través de nueve transectos en las tres localidades del estudio.

Microcuenca	Transecto	HYQU	VAMI	DIER	VAHI
Dublaicocha	DUB001	30	14	153	0
Dublaicocha	DUB002	245	73	2	0
Dublaicocha	DUB003	14	13	0	0
Galgal	GAL001	0	0	38	0
Galgal	GAL002	79	20	21	0
Galgal	GAL003	1	154	0	32
Ventanas	VEN 001	14	31	4	0
Ventanas	VEN 002	0	44	52	0
Ventanas	VEN 003	178	25	38	0

Hypericum quitense (HYQU), *V. microphylla* (VAMI), *D. ericoides* (DIER), *V. hirtella* (VAHI).

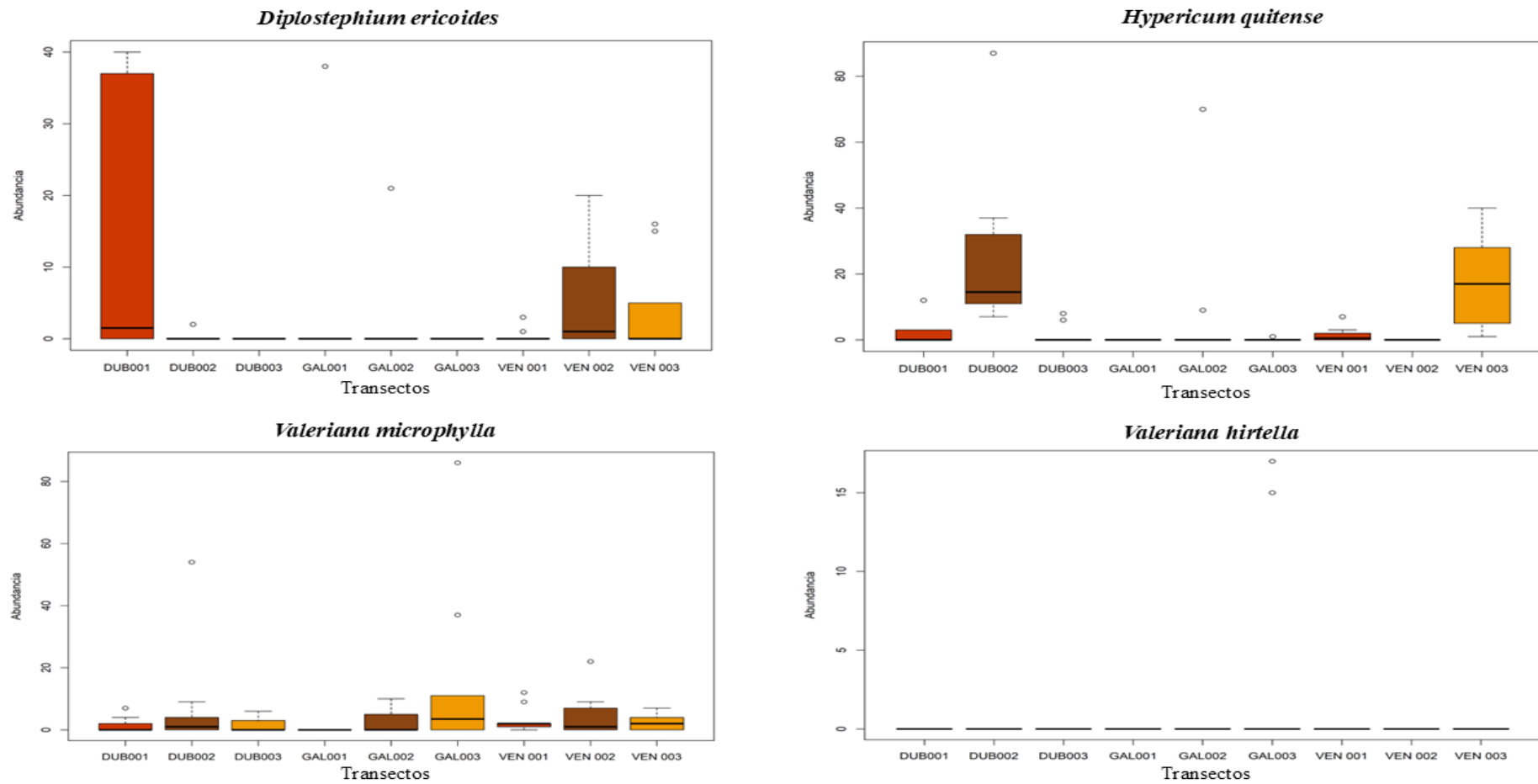


Figura 2. Abundancia las cuatro especies de arbustos asociadas a páramos perturbados evaluadas a través de nueve transectos para el monitoreo de aves y vegetación de páramo del Macizo del Cajas (Azuay, Ecuador).

3.2 Caracterización del gradiente de intervención

La cobertura de los tipos de vegetación fue variable (Tabla 4). En general, el tipo de cobertura de páramo herbáceo fue dominante en el área de estudio, con valores máximos en los transectos GAL001 (76.6 %) y VEN002 (75.8 %) (Tabla 4). Por otra parte, los valores máximos de la cobertura de área perturbada se registraron en el transecto GAL003 (41 %) y en el transecto DUB001 (40.4 %).

Tabla 4. Porcentajes de cobertura vegetal y de área perturbada evaluadas a través de nueve transectos para el monitoreo de aves y vegetación de páramo del Macizo del Cajas (Azuay, Ecuador).

Microcuencia	Transecto	%Páramo Herbáceo	%Páramo Arbustivo	%Área intervenida
Dublaicocha	DUB001	31,9	27,7	40,4
Dublaicocha	DUB002	40,1	25,6	34,3
Dublaicocha	DUB003	70,8	10,4	18,8
Galgal	GAL001	76,6	3,9	19,5
Galgal	GAL002	74,6	11,8	13,6
Galgal	GAL003	42	17	41
Ventanas	VEN 001	63,5	18,05	18,45
Ventanas	VEN 002	75,5	18,8	5,7
Ventanas	VEN 003	66	8,5	25,5

3.3 Gremios tróficos

En total, se registraron 281 individuos pertenecientes a 15 familias y 23 especies (Tabla 5). Los gremios más abundantes fueron los omnívoros de pastizal y arbustos (112 individuos), seguidos por los espigadores de follaje arbóreo y arbustivo (65 individuos), los granívoros de pastizal y arbustos (36 individuos), los insectívoros de percha en pastos (32 individuos) y, los rapaces (18 registros) de individuos, en contraste a los demás gremios, los espigadores en vuelo de follaje

arbóreo y arbustivo (ASS.G) y el gremio de nectarívoros (SN) conformaron los gremios menos abundantes con 9 representantes respectivamente (Tabla 5).

La comunidad de aves presentó una marcada dominancia de dos especies principales: el canastero *Asthenes flammulata* con 49 registros y la avefría *Vanellus resplendens* con 45 registros, las cuales conformaron la mayor proporción de la muestra. En términos funcionales, la estructura de la comunidad de aves estuvo caracterizada por una alta representatividad de los gremios de omnívoros de pastizal y arbusto (GSO), espigadores de follaje arbóreo y arbustivo (ASB.G) y granívoros de pastizal y arbusto (GSG). La alta abundancia del gremio GSO fue impulsada principalmente por *V. resplendens*, *Anthus bogotensis*, *Cinclodes albidiventris* y *Agriornis montanus*. Por su parte, la dominancia del gremio ASB.G estuvo fuertemente asociada a las poblaciones de *A. flammulata*, mientras que *Geospizopsis unicolor* fue la especie más frecuente dentro de los granívoros. Adicionalmente, el ensamble general documentó la presencia de gremios especialistas, incluyendo nectarívoros asociados a hábitats arbustivos como *Xenodacnis parina* y *Diglossa humeralis*, en contraste también se registraron aves asociadas al páramo herbáceo, siendo la *Grallaria quitensis* el espécimen más representativo.

Tabla 5. Composición taxonómica, gremios tróficos y abundancia de la comunidad de aves censada en nueve transectos de páramo del Macizo del Cajas (Azuay, Ecuador).

Microcuencia	Familia	Especie	Gremio	Abundancia Total
Ventanas	Furnariidae	<i>Asthenes flammulata</i>	ASB.G	22
	Thraupidae	<i>Geospizopsis unicolor</i>	GSG	12
	Formicariidae	<i>Grallaria quitensis</i>	GPG	6
	Troglodytidae	<i>Cistothorus platensis</i>	GPG	5
	Thraupidae	<i>Xenodacnis parina</i>	ASB.G	4
	Accipitridae	<i>Geranoaetus polyosoma</i>	GSR	4
	Furnariidae	<i>Cinclodes albidiventris</i>	GSO	4
	Falconidae	<i>Phalcoboenus carunculatus</i>	GSR	3
	Thraupidae	<i>Diglossa humeralis</i>	SN	3
	Furnariidae	<i>Leptasthenura andicola</i>	ASB.G	3
	Furnariidae	<i>Cinclodes excelsior</i>	GSO	2
	Trochilidae	<i>Oreotrochilus chimborazo</i>	SN	2
Tyrannidae	<i>Ochthoeca fumicolor</i>	ASS.G	2	

	Emberizidae	<i>Catamenia inornata</i>	GSG	2
	Trochilidae	<i>Chalcostigma stanleyi</i>	SN	1
	Tyrannidae	<i>Agriornis montanus</i>	GSO	1
	Subtotal Ventanas			76
Dublaicocha	Furnariidae	<i>Asthenes flammulata</i>	ASB.G	14
	Charadriidae	<i>Vanellus resplendens</i>	GSO	12
	Furnariidae	<i>Cinclodes albidiventris</i>	GSO	12
	Formicariidae	<i>Grallaria quitensis</i>	GPG	6
	Tyrannidae	<i>Muscisaxicola alpinus</i>	GSO	6
	Tyrannidae	<i>Ochthoeca fumicolor</i>	ASS.G	6
	Thraupidae	<i>Geospizopsis unicolor</i>	GSG	5
	Motacillidae	<i>Anthus bogotensis</i>	GSO	4
	Turdidae	<i>Turdus fuscater</i>	GSO	4
	Furnariidae	<i>Leptasthenura andicola</i>	ASB.G	4
	Emberizidae	<i>Catamenia inornata</i>	GSG	3
	Trochilidae	<i>Chalcostigma stanleyi</i>	SN	2
	Falconidae	<i>Phalcoboenus carunculatus</i>	GSR	2
	Trochilidae	<i>Oreotrochilus chimborazo</i>	SN	1
	Troglodytidae	<i>Cistothorus platensis</i>	GPG	1
	Corvidae	<i>Cyanolyca turcosa</i>	ASB.G	1
	Tyrannidae	<i>Agriornis montanus</i>	GSO	1
	Subtotal Dublaicocha			84
Galgal	Charadriidae	<i>Vanellus resplendens</i>	GSO	33
	Furnariidae	<i>Asthenes flammulata</i>	ASB.G	13
	Motacillidae	<i>Anthus bogotensis</i>	GSO	13
	Furnariidae	<i>Cinclodes albidiventris</i>	GSO	10
	Thraupidae	<i>Geospizopsis unicolor</i>	GSG	10
	Troglodytidae	<i>Cistothorus platensis</i>	GPG	9
	Tyrannidae	<i>Agriornis montanus</i>	GSO	6
	Falconidae	<i>Phalcoboenus carunculatus</i>	GSR	6
	Formicariidae	<i>Grallaria quitensis</i>	GPG	5

Furnariidae	<i>Leptasthenura andicola</i>	ASB.G	4
Accipitridae	<i>Geranoaetus polyosoma</i>	GSR	3
Emberizidae	<i>Catamenia inornata</i>	GSG	3
Turdidae	<i>Turdus fuscater</i>	GSO	2
Tyrannidae	<i>Ochthoeca fumicolor</i>	ASS.G	1
Passerellidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	GSG	1
Scolopacidae	<i>Gallinago jamesoni</i>	GSO	1
Subtotal Galgal			121

TOTAL GENERAL			281
----------------------	--	--	------------

3.4 Respuesta de los gremios tróficos al páramo perturbado

Al comparar los tres gremios más abundantes (Tabla 5), los cambios en la abundancia en respuesta al área perturbada mostraron tendencias divergentes (Figura 3). La abundancia de los omnívoros de pastizal y arbustos (GSO) aumentó significativamente con la proporción de área perturbada ($F_{1,7} = 11.52$, $p = 0.011$). Por el contrario, la abundancia de los espigadores de follaje arbóreo y arbustivo ($F_{1,7} = 0.19$, $p = 0.67$), al igual que los granívoros de pastizal y arbusto ($F_{1,7} = 0.21$, $p = 0.65$), no se vieron influenciadas por el área perturbada como puede ser observado en el gráfico de dispersión (Figura 3).

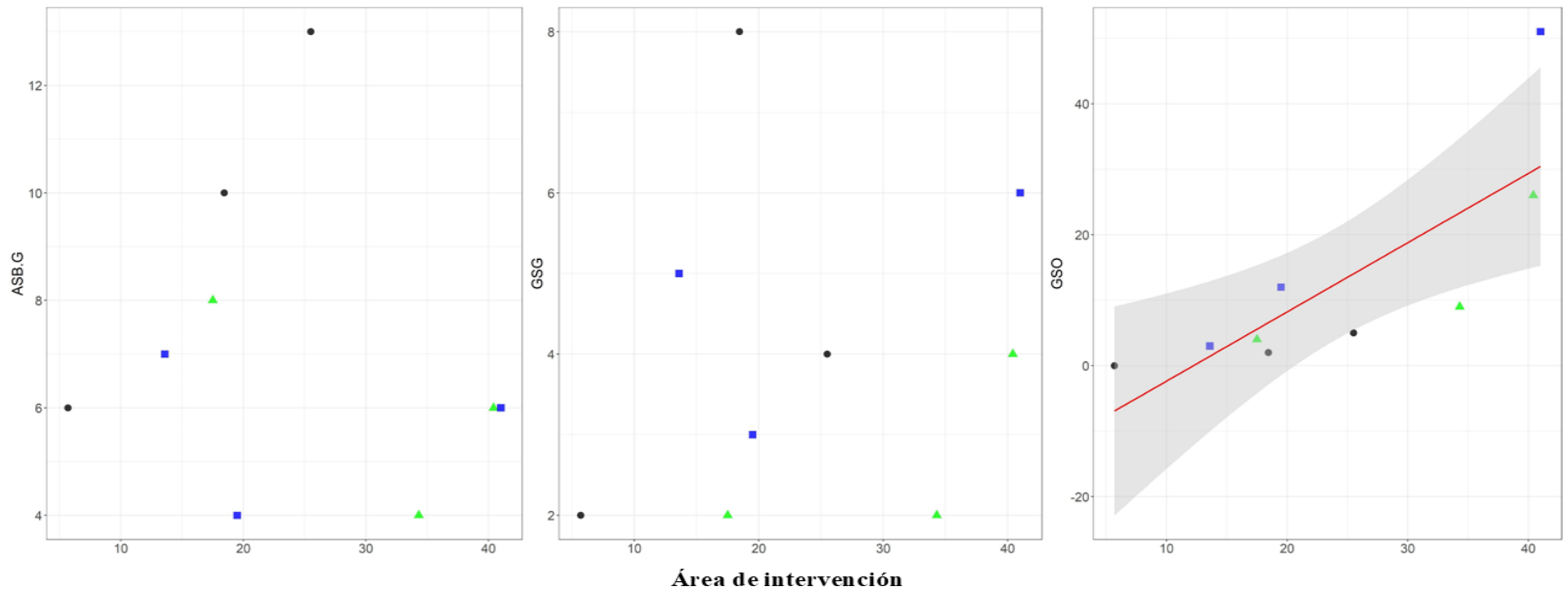


Figura 3. Gráficos de dispersión que muestran la relación entre la abundancia de los tres gremios de aves más abundantes y el porcentaje de área perturbada a través de nueve transectos para el monitoreo de aves y vegetación de páramo del Macizo del Cajas (Azúy, Ecuador). La línea roja representa relaciones significativas ($p < 0.05$). Los gremios de las aves corresponden a: espigadores de follaje arbóreo y arbustivo (ASB.G), granívoros de pastizal y arbustos (GSG) y omnívoros de pastizal y arbustos (GSO). Los símbolos de diferentes colores corresponden a las tres localidades de monitoreo: Dublaicocha (Verde), Galgal (Azul) y Ventanas (Negro).

DISCUSIONES

El hallazgo principal de este estudio sugiere que el porcentaje de área intervenida del páramo parece favorecer al gremio de especies de aves generalistas; en particular, los omnívoros de pastizal y arbustos incrementaron su abundancia en función del porcentaje de área intervenida. Más importante, al explorar por la abundancia de plantas arbustivas que prevalecen en páramos perturbados, los transectos en las localidades con mayor porcentaje de perturbación son los que contienen mayor abundancia de *Valeriana microphylla*, *Diplostephium ericoides* e *Hypericum quítense*. Estas especies han sido reportadas como favorecidas en el proceso de engrosamiento arbustivo en los páramos del área de estudio (Astudillo et al., 2025). En consecuencia, estos resultados podrían indicar que el disturbio humano actúa como un facilitador para el establecimiento de ciertos arbustos de crecimiento rápido que resulta en cambios en la comunidad de aves, con una mayor abundancia de omnívoros.

Los procesos de disturbio han sido reportados como facilitadores para la exclusión de gramíneas en ecosistemas de alta montaña (Brandt et al., 2013). En general, a menor proporción de herbáceas hay una mayor oportunidad para plantas excluidas por la competencia, fenómeno descrito para asociaciones de plantas de páramo del Parque Nacional Cajas, dentro del área de estudio (Ansaloni et al., 2022). Sin embargo, este fenómeno ha sido reportado en páramo conservados y más naturales. Los hallazgos de este estudio apuntan a que plantas arbustivas, de crecimiento rápido y generalistas de hábitat (ocupan el páramo, borde de páramo y bosque montano, límite superior de bosque montano) se favorecen de la exclusión de plantas herbáceas y, por tanto, podrían estar reconfigurando la estructura de la vegetación al transformarla en un hábitat semi abierto y más leñoso. Este sería un escenario en donde las aves especialistas de hábitats herbáceos y abiertos podrían reducir su diversidad (Astudillo et al., 2020, 2024).

Sin embargo, esta reconfiguración del hábitat todavía no parece influir en todos los grupos funcionales, incluyendo los especialistas. Este fenómeno podría deberse a que el proceso de engrosamiento arbustivo aún está en fases iniciales o en la capacidad del páramo en ser resiliente (ej., García et al., 2020). Inicialmente, se planteó que el avance del engrosamiento arbustivo podría favorecer al gremio de los nectarívoros, en especial a los generalistas de hábitat, al incrementar la oferta floral (ej., Crespo et al., 2022). Los resultados no respaldaron esta presunción, en general los nectarívoros presentaron una de las abundancias más bajas del

estudio. En este contexto, más estudios son necesarios para evidenciar si el proceso de engrosamiento arbustivo es un fenómeno a paisaje o suscrito a algunas localidades (Matson & Bart, 2013). También, si los patrones observados en este estudio son una señal inicial hacia cambios mayores en escenarios de cambio global (cambio de uso de suelo, cambio climático). Por ejemplo, en hábitats disturbados, con mayor tasa de cambio de uso de suelo y en escenarios de clima cada vez más extremo, solo las plantas que pueden persistir a estos disturbios dominarán los hábitats de alta montaña (Foster, 2001; Báez et al., 2016; Hofstede y Llambí, 2020). Por tanto, se esperaría para el páramo del área de estudio, en un gradiente extremo de cambio global, suceda una homogenización de la biodiversidad con una mayor abundancia de nectarívoros generalistas (ej., colibríes y pinchaflores sin picos especializados) (ej., Feinsinger, 1976; Tinoco et al., 2018) y arbustos con flores abundantes más asociados a estrategias de colonización y sucesión temprana (McKinney & Lockwood, 1999).

Por otra parte, en sistemas altoandinos por encima de los 3500 m s.n.m., las bajas temperaturas, los fuertes vientos y la alta nubosidad restringen drásticamente la biomasa como así también la actividad de los insectos voladores (Fjeldsá & Krabbe, 1990; Hodkinson, 2005). Este fenómeno, podría relacionarse con la baja abundancia del gremio de insectívoros en vuelo. Aunque el incremento de la cobertura arbustiva proporciona una mayor disponibilidad de perchas que facilitan las maniobras de caza al vuelo (*sallying*), una aproximación metodológica a escala de paisaje (ej., Astudillo et al., 2019), podría capturar de manera más precisa la variación en la diversidad de gremios insectívoros del páramo. Por ejemplo, aves insectívoras especialistas se favorecen por una mayor actividad de vuelo-percha-vuelo entre la matriz de páramo y fragmentos de bosque de *Polylepis* (Astudillo et al., 2019).

Gremios tróficos como bioindicadores de la integridad del ecosistema

En general, es destacable que la abundancia del gremio de omnívoros de pastizales y arbustos podría revelar una plasticidad adaptativa para aprovechar la transición entre un páramo herbáceo y nuevos parches arbustivos. Probablemente, este grupo se beneficia de los suelos abiertos para el forrajeo, ya que la reducción de la densidad herbácea incrementa la detectabilidad y la accesibilidad a los recursos tróficos del suelo (Butler & Gillings, 2004). A la vez que podrían estar utilizando los límites de los arbustos colonizadores como puntos de vigilancia y refugio rápido contra depredadores, una estrategia de escape ampliamente documentada en hábitats semiabiertos (Lima & Dill, 1990; Tinoco et al., 2013). En consecuencia, esta aproximación podría completar los estudios de la comunidad de aves y generar aproximaciones más precisas para el manejo y conservación del ecosistema del páramo herbáceo. Como proponen Astudillo et al. (2018, 2019, 2024).

Los resultados de esta investigación podrían tener implicaciones destacables para la planificación territorial y el monitoreo en la Reserva de Biosfera Macizo del Cajas, especialmente en la matriz agropecuaria y los paisajes adyacentes al Parque Nacional Cajas. La respuesta diferencial reportada por los omnívoros sugiere que el uso de gremios tróficos como especies subrogadas representaría una alternativa para evaluar cambios tempranos en el hábitat del páramo (ej., Astudillo et al., 2024). Las especies subrogadas se definen como taxones o grupos funcionales que actúan como representantes de un conjunto mayor la biodiversidad general (Caro, 2010; Astudillo et al., 2024). Bajo este concepto, al monitorear el estado de estos grupos específicos, se podría inferir la influencia del medio sobre estos organismos, y por ejemplo, priorizar la conservación de áreas (ej., mayor concentración de gremios especialistas) como así también prioridades de restauración (ej., mayor concentración de omnívoros generalistas) a lo largo del paisaje altoandino. (Lindenmayer et al., 2015; Astudillo et al., 2024).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El disturbio humano a escala local está ligado principalmente al pastoreo y a las quemas asociadas. Este disturbio muestra una relación con los cambios en la cobertura de arbustos de crecimiento rápido en las localidades de páramo estudiadas. Los sitios con mayor nivel de perturbación registraron una presencia notable de arbustos, lo que sugiere que podría estar facilitando un proceso de engrosamiento arbustivo liderado por arbustos de las especies *Valeriana microphylla*, *Diplosteghium ericoides* e *Hypericum quitense*.

El gremio de los omnívoros en pastizales y arbustos se perfila como el grupo de aves más favorecido por el fenómeno de perturbación y engrosamiento arbustivo. En general, su abundancia está relacionada positivamente con la cobertura de áreas perturbadas, y dichas áreas, coinciden en localidades en donde se han registrado, no solo más evidencia de disturbio humano también mayor abundancia de los arbustos antes mencionados.

Las respuestas diferenciales de la comunidad de aves sugieren el potencial uso de los gremios tróficos para ser utilizados como especies subrogadas en el monitoreo a escala de paisaje del páramo regional. Específicamente, el seguimiento de la abundancia de los gremios omnívoros podría constituir un indicador de alerta temprana a cambios en el hábitat asociados a disturbios humanos.

REFERENCIAS

- Ansaloni, R., Izco, J., Amigo, J., & Minga, D. (2022). Analysis of the páramo vascular flora in the Cajas National Park (Central Andes, Ecuador). *Mediterranean Botany*, 43, e76491. <https://doi.org/10.5209/mbot.76491>
- 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.
- 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/10.1080/01650521.2017.1407358>
- 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*, 119(1), 53–60. <https://doi.org/10.1080/01584197.2018.1512371>
- 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., Barros, S., Villegas, F. R., Siddons, D. C., & Latta, S. C. (2023). Comprehensive inventory of páramo birds and their habitat affinities in a conservation hotspot, the Macizo del Cajas Biosphere Reserve, southern Ecuador. *Revista Peruana de Biología*, 30(4), e24881. <https://doi.org/10.15381/rpb.v30i4.24881>
- Astudillo, P. X., Barros, S., Mejía, D., Villegas, F. R., Siddons, D. C., & Latta, S. C. (2024). Using surrogate species and MaxEnt modeling to prioritize areas for conservation of a páramo bird community in a tropical high Andean biosphere reserve. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 56(1). <https://doi.org/10.1080/15230430.2023.2299362>
- Astudillo, P. X., Porras, P., Siddons, D. C., Barnuevo, E., & Barros, S. (2025). Human disturbance promotes an increasing abundance of shrubby plants in the páramo landscape of Southern Ecuador. *Revista de Biología Tropical*, 73(1), e61916. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v73i1.61916>
- Báez, S., Jaramillo, L., Cuesta, F., & Donoso, D. A. (2016). Effects of climate change on Andean biodiversity: a synthesis of studies published until 2015. *Neotropical Biodiversity*, 2(1), 181–194. <https://doi.org/10.1080/23766808.2016.1248710>
- Bagchi, R., Brown, L. M., Elphick, C. S., Wagner, D. L., & Singer, M. S. (2018). Anthropogenic fragmentation of landscapes: mechanisms for eroding the specificity of plant–herbivore interactions. *Oecologia*, 187(2), 521–533. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4115-5>
- 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., Sierra, R., Ordoñez, L., Tipán, M., Espinosa, L., Rivera, M. B., & Soria, P. (2004). *La vegetación de los Andes del Ecuador: Memoria explicativa de los mapas de vegetación*,

potencial y remanente a escala 1:250 000 y del modelamiento predictivo con especies indicadoras (1a ed.). EcoCiencia; EcoPar; MAG SIGAGRO; CDC-Jatun Sacha; División Geográfica-IGM.

- 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. <https://doi.org/10.25260/ea.20.30.3.0.1068>
- Barros, J. S., Porras, P., Barnuevo, A., Landázuri, B., & Astudillo-Webster, P. (2025). La variación del hábitat de páramo a través de los flancos de la cordillera occidental del Macizo del Cajas determina el ensamble de la comunidad de aves alto andinas. *Revista Ecuatoriana de Ornitología*, 11, 12-13.
- Beltrán, K., Salgado, S., Cuesta, F., León-Yáñez, S., Romoleroux, K., Ortiz, E., Cárdenas, A., & Velástegui, A. (2009). *Distribución espacial, sistemas ecológicos y caracterización florística de los páramos en el Ecuador*. EcoCiencia; Proyecto Páramo Andino; Herbario QCA.
- Bildstein, K. L. (2006). *Migrating raptors of the world: Their ecology and conservation*. Cornell University Press.
- Brandt, J. S., Haynes, M. A., Kuemmerle, T., Waller, D. M., & Radeloff, V. C. (2013). Regime shift on the roof of the world: alpine meadows converting to shrublands in the southern Himalayas. *Biological Conservation*, 158, 116–127. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.07.026>
- Butler, S. J., & Gillings, S. (2004). Quantifying the effects of habitat structure on prey detectability and accessibility to farmland birds. *Ibis*, 146(s2), 123-130. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00344.x>
- Caballero-Villalobos, L., Fajardo-Gutiérrez, F., Calbi, M., & Silva-Arias, G. A. (2021). Climate change can drive a significant loss of suitable habitat for *Polylepis quadrijuga*, a treeline species in the sky islands of the northern Andes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 661550. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.661550>
- 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>
- Cárdenas-Calle, S., Cárdenas, J. D., Landázuri, B. O., Mogrovejo, G., Crespo, A. M., Breitbach, N., Schleuning, M., & Tinoco, B. A. (2020). Pollinator effectiveness in the mixed-pollination system of a Neotropical Proteaceae, *Oreocallis grandiflora*. *Journal of Pollination Ecology*, 26. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2020\)601](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2020)601)
- Caro, T. (2010). *Conservation by proxy: Indicator, umbrella, keystone, flagship, and other surrogate species*. Island Press.
- 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, 30–47. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.11.006>

- Célleri, 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>
- Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11(4), 265–270.
- Chao, A., Ma, K. H., & Hsieh, T. C. (2024). *Interpolation and Extrapolation for Species Diversity, version 3.0.1* [Software]. Anne Chao’s website.
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L., & Longino, J. T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5(1), 3–21. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- 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. <https://doi.org/10.1111/rec.13557>
- Devereux, C. L., McKeever, C. U., Benton, T. G., & Whittingham, M. J. (2004). The effect of sward height and drainage on Common Starlings *Sturnus vulgaris* and Northern Lapwings *Vanellus vanellus* foraging in grassland habitats. *Ibis*, 146(s2), 115–122. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00342.x>
- Feinsinger, P. (1976). Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs*, 46(3), 257–291. <https://doi.org/10.2307/1942255>
- Fjeldså, J., & Krabbe, N. (1990). *Birds of the high Andes: A manual to the birds of the temperate zone of the Andes and Patagonia, South America*. Zoological Museum, University of Copenhagen.
- 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. <https://doi.org/10.3390/agronomy10121922>
- Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: Species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80(3), 489–513. <https://doi.org/10.1017/s1464793105006767>
- Hofstede, R., Segarra, P., & Mena, P. V. (2003). *Los páramos del mundo*. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia.
- 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>

- 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>
- Krabbe, N., & Schulenberg, T. S. (2003). Family Grallariidae (Antpittas). En J. del Hoyo, A. Elliott, & D. A. Christie (Eds.), *Handbook of the birds of the world: Broadbills to Tapaculos* (Vol. 8, pp. 682-731). Lynx Edicions.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lindenmayer, D. B., Pierson, J. C., Barton, P. S., Lane, P. W., & Mackey, B. G. (2015). Does a novel condition index for biodiversity surrogates successfully identify high-quality conservation areas? *Biodiversity and Conservation*, 24(8), 1957-1974. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0920-x>
- Llambí, L. D., Soto, W. A., Borja, P. M., & Céleri, R. (2012). *Ecología, hidrología y suelos de páramos*. Proyecto Páramo Andino.
- Luck, G. W., Lavorel, S., McIntyre, S., & Lumb, K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, 81(5), 1065-1076. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01974.x>
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42(3), 594-598. <https://doi.org/10.2307/1932254>
- Matson, E., & Bart, D. (2013). Interactions among fire legacies, grazing and topography predict shrub encroachment in post-agricultural páramo. *Landscape Ecology*, 28(9), 1815-1828. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9930-x>
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450-453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- Minga, D., & Verdugo A. (2007). *Riqueza florística y endemismo del Parque Nacional Cajas*. Herbario Azuay. Universidad del Azuay.
- Minga, D., Ansaloni, R., Verdugo, A., & Ulloa, C. U. (2016). *Flora del páramo del Cajas*. GAD Municipal del Cantón Cuenca.
- 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.
- Ridgely, R. S., & Greenfield, P. J. (2001). *The birds of Ecuador* (Vols. 1-2). Cornell University Press.
- Rodríguez-Girón, S., Rodas, F., Schubert, A., & Vasco Tapia, S. (2014). *Área de Biosfera Macizo del Cajas, Experiencias de Desarrollo Sostenible para el Buen Vivir*. ETAPA EP; Municipio de Cuenca; Ministerio del Ambiente; SENPLADES; Ministerio de Relaciones Exteriores; Cooperación Alemana GIZ; Naturaleza y Cultura Internacional.
- Root, R. B. (1967). The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37(4), 317-350. <https://doi.org/10.2307/1942327>

- Simberloff, D., & Dayan, T. (1991). The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22(1), 115-143.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.22.110191.000555>
- Tamayo, [Inicial]. (2024). *Cambios en la estructura y composición de la flora de páramo herbáceo frente a la inhibición de precipitación* [Tesis de grado, Institución].
- Tinoco, B. A., Astudillo, P. X., Latta, S. C., & Graham, C. H. (2013). Influence of patch factors and connectivity on the avifauna of fragmented Polylepis forest in the Ecuadorian Andes. *Biotropica*, 45(5), 602-611. <https://doi.org/10.1111/btp.12047>
- 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. <https://doi.org/10.1002/ece3.3887>
- Tinoco, B. A., Schleuning, M., Böhning-Gaese, K., Blüthgen, N., & Graham, C. H. (2018). Functional diversity mediates macroecological variation in plant-hummingbird interaction networks. *Global Ecology and Biogeography*, 27(10), 1186-1199.
<https://doi.org/10.1111/geb.12776>
- Tukey, J. W. (1977). *Exploratory data analysis*. Addison-Wesley.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 3-14.
<https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>

ANEXOS



Anexo 1. Ecosistema de páramo ubicado en la biósfera del Macizo del Cajas, a lo largo del transecto se pueden observar parches de estructuras arbustivas.



Anexo 2. Páramo herbáceo con un alto índice de área intervenida.



Anexo 3. Individuos de las especies *Diplostephium ericoides*, *Hypericum quitense* y *Valeriana microphylla*, creciendo en proximidad, asociación característica de los procesos de engrosamiento arbustivo en páramos sometidos a perturbaciones antrópicas.



Anexo 4. Levantamiento de datos en un parche arbustivo de *H. quitense*.



Anexo 5. Único registro de *Valeriana hirtella* creciendo en el borde de un bosque de *Polylepis* en la localidad de Galgal.



Anexo 6. Individuo de *Falco femoralis* perchado en una cerca previo al primer transecto de Galgal. Fotografía: [Juan Fernando Cobos Quinde].