

Identificación de la importancia de las características de bosques de polylepis para la comunidad de aves: un enfoque de red a escala de paisaje

Pedro X Astudillo^{1*}, Ingo Grass², Nina Farwing³

1 Universidad del Azuay, Escuela de Biología, Ecología y Gestión, Av. 24 de Mayo 7-77 Cuenca, Ecuador. pastudillow@uazuay.edu.ec

2 Department of Crop Sciences - Agroecology, Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen, Germany. ingo.grass@agr.uni-goettingen.de

3 Department of Ecology - Conservation Ecology, Faculty of Biology, Philipps-Universität Marburg, Marburg, Germany. mail@ninafarwig.de

RESUMEN

En un mundo cada vez más modificado por actividades humanas, un mejor conocimiento de las asociaciones entre remanentes de hábitat y las especies que los ocupan en el mosaico del paisaje se torna cada vez más importante. Hasta ahora, y en especial en los trópicos, estas asociaciones han sido investigadas mayoritariamente a través de tendencias lineales, en fragmentos o localidades aisladas y mediante fragmento - por fragmento. Inclusive, organismos altamente móviles, tales como las aves, a menudo usan paisajes fragmentados permitiendo así conectar varios parches a la vez, como resultado se produce una relación entre aves y fragmentos dentro en un contexto de red espacial. En consecuencia, se ha estudiado la estructura de la red espacial, compuesta por parches de bosque de Polylepis y la comunidad de aves, clasificada en tres gremios de afinidad de hábitat (i.e., especialistas de bosque; especialistas de páramo y generalistas) en el paisaje fragmentado de los altoandinos, sur de Ecuador. Para el efecto, se usaron índices de centralidad (i.e., aproximación de la diversidad de aves contenida en un parche dentro del contexto de red) en fragmentos de Polylepis como una medida de la importancia relativa de cada fragmento para los gremios de aves. Los índices de centralidad varían considerablemente dependiendo del gremio de aves como así también de la estructura del fragmento. Así, para las aves especialistas de bosque de Polylepis, la centralidad decrece con áreas mayores y formas más irregulares de los parches, aunque incrementa a mayor elevación. En contraste, la centralidad para las aves generalistas incrementa con áreas mayores y formas más irregulares de los fragmentos, pero no hay efecto asociado con la elevación. Además, la influencia del páramo que rodea los parches de Polylepis reduce la centralidad de las aves especialistas de bosque de Polylepis y de las generalistas. Finalmente, la centralidad para las aves especialistas de páramo no estuvo asociada con las características de los fragmentos. En conclusión, la importancia de los parches para las aves especialistas de bosque de Polylepis radica en la calidad de los mismos más que en la cantidad; mientras que aves generalistas dependen de parches de Polylepis grandes y responden positivamente a formas irregulares (i.e., mayor efecto de borde). El concepto de red espacial utilizado facilita identificar aquellos parches que son cruciales para toda la estructura, asociación de hábitat de la comunidad de aves. Por tal razón, el enfoque de red espacial es una técnica prometedora para alcanzar planes exitosos de conservación a escala de paisaje.

Palabras clave: **centralidad de parche, teoría de red, paisaje de páramo, Parque Nacional Cajas.**

ABSTRACT

In an increasingly human-modified world, a better understanding of associations between fragmented habitats and species in mosaic landscapes becomes increasingly important. So far, these associations have been mostly investigated based on correlations and in an isolated, patch-by-patch manner. Yet, mobile taxa often use and connect multiple habitat patches, resulting in habitat-species networks. Here, we studied networks composed of *Polylepis* forest patches and three habitat guilds of birds (i.e., *Polylepis* specialists, páramo specialists, and generalist birds) in the high-altitude Andes of Ecuador. We used the centrality of *Polylepis* patches within these networks as a measure of their relative importance for birds within a given guild (i.e., approach of bird diversity harbors in a patch within network context). Patch centrality differed considerably depending on guilds and patch characteristics. For *Polylepis* specialists, patch centrality decreased with larger and more irregular shaped patches, but increased with higher elevation. In contrast, patch centrality for generalist birds was positively related to patch area and shape irregularity, but not to patch elevation. Increasing influence of the surrounding páramo vegetation reduced the patch centrality for both *Polylepis* specialists and generalist birds. Patch centrality for páramo specialists was not related to the recorded patch characteristics. In conclusion, the importance of forest patches for *Polylepis* specialists in our study area is driven by characteristics related to the quality but not the quantity of available habitat, whereas forest generalists depend on larger *Polylepis* patches and positively respond to edge effects. A network approach facilitates identifying those patches that are crucial contributors to the overall structure of the habitat-species network on a landscape scale. Thus, network theory is a promising tool to aid conservation and landscape planning in mosaic landscapes.

Keywords: **patch centrality, network theory, páramo landscape, Cajas National Park.**

I. INTRODUCCIÓN

La continua fragmentación y creciente modificación de los ecosistemas confina a la biodiversidad hacia paisajes modificados por los humanos (Foley et al, 2005; Laurance et al, 2013). Un mejor entendimiento de los patrones de la biodiversidad en estos paisajes modificados es crucial para su conservación (Gardner et al, 2009). En paisajes boscosos, las aves son consideradas como importantes indicadores de la salud de los fragmentos, debido a que su distribución y composición de la comunidad está fuertemente relacionada con la cantidad (eg., área de parche) y la calidad (eg., composición vegetal) de cada uno de los parches de bosque que ocupan (Moonen & Barberi 2008). En adición, las aves son componentes esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas, como son la polinización, dispersión de semillas o control de plagas (Sekercioglu 2006).

La mayoría de estudios investigan el rol de la calidad y cantidad de los parches de bosque, correlacionando las características del parche con medidas de la diversidad de aves (Neuschulz et al, 2011; Berens et al, 2014). Así, estas correlaciones están investigando fenómenos de manera aislada, es decir, evaluaciones parche por parche; sin embargo, este enfoque podría ser limitado debido a que no considera a los parches de bosque y las aves dentro del paisaje entero, reduciendo de esta manera la aplicación de planes de conservación efectivos. En especial, las aves de bosque pueden percibir el paisaje fragmentado como una red espacial conectada, ya que son especies móviles y en consecuencia pueden usar varios parches, temporalmente o permanentemente, para anidar, forrajear o simplemente como hábitat de paso para moverse a través del paisaje (Verboom et al, 2001; Neuschulz et al, 2013). En consecuencia, una aproximación de red espacial puede mejorar el entendimiento sobre cómo la comunidad de aves dependen de los parches de bosque en todo el mosaico del paisaje.

Actualmente, los índices de centralidad han venido ganando en popularidad para identificar nodos específicos como importantes conectores dentro de una red (Girvan & Newman 2002; Jordán et al, 2007). Por ejemplo, los algoritmos Google™'s PageRank™ han sido construidos en base de medidas de centralidad para asegurar la identificación de páginas web, que están asignadas en niveles de mayor prioridad, dentro de las búsquedas en la web (Bryan & Leise 2006). Dentro del contexto de redes espaciales, las redes primates-parásitos han usado índices de centralidad para identificar vías emergentes de enfermedades para humanos (Gómez et al, 2013). En redes, compuestas por aves dispersoras de semillas (conectores) y árboles frutales (nodos), los índices de centralidad han podido identificar que la distribución espacial, la abundancia y la identidad taxonómica de los árboles frutales como importantes variables para la conectividad del paisaje (Rodríguez-Pérez et al, 2014).

Dentro del contexto de conectividad en el mosaico del paisaje, los parches de bosque y las especies de aves están directamente conectados (i.e., cuando una o más especies ocupan un parche determinado) o indirectamente conectados (i.e., cuando dos o más parches se conectan a través de una o más especies que se comparten a través de estos parches). El resultado de esta relación parche-especies es una red espacial, compuesta desde su interior por la diversidad de aves, y hacia la periferia, por los parches de bosque. En este punto, es imperante considerar que las medidas de centralidad pueden ser usadas para identificar aquellos parches que son nodos cruciales de toda la estructura de la red espacial, integrada por la relación parche-aves, y en consecuencia obtener una visión de la conectividad del paisaje. En adición, las medidas de centralidad de los parches de bosque dependen, en buena medida, de la afinidad de hábitat de las especies de aves y su respuesta a la cantidad y calidad del hábitat. Asignando a las

especies de aves dentro de diferentes gremios de preferencia de hábitat (eg., especialistas de bosque, generalistas y especialistas de pastizales; Grass et al, 2014) se puede mejorar el conocimiento de las asociaciones parche-aves.

En los altoandinos de Suramérica, los bosques de *Polylepis* (Rosaceae) ocurren en un mosaico de paisajes que consiste en varios parches de *Polylepis* intersectados por páramo herbáceo. Los bosques de *Polylepis* son un ecotipo naturalmente distribuido en fragmentos; sin embargo, su actual distribución está modificada y amenazada por actividades humanas tales como quemadas para promover pastoreo, deforestación y tala para la colección de leña (Purcell & Brelsford 2004; Garcia et al, 2010). Al mismo tiempo, los bosques de *Polylepis* son un hábitat crucial para la conservación de especies de aves globalmente amenazadas (Benham et al, 2011). Dentro de este marco, la configuración del paisaje, la constante amenaza humana, y la importancia para la conservación de aves hace de los bosques de *Polylepis* un modelo ideal para estudiar las asociaciones parche-aves, y así entender cómo las comunidades de aves dependen de las características de los parches en el paisaje fragmento dentro del contexto de red espacial.

En el presente estudio, se usó las características de los parches de *Polylepis* (i.e., área, forma y composición del hábitat) para explicar su importancia relativa para las aves agrupadas en tres diferentes gremios de preferencia de hábitat (especialista de bosque de *Polylepis*, generalistas y especialistas de páramo), en el paisaje alto-Andino, sur del Ecuador. Así, se aplicó el enfoque de red espacial basado en la diversidad de aves de cada gremio registrada a través de los parches de *Polylepis* y, aplicando índices de centralidad de cada parche para estimar la importancia relativa en la conectividad de la comunidad de aves.

II. MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se realizó en el Parque Nacional Cajas en los altoandinos al suroccidente de Ecuador (2°51'S, 79°11'O). El área protegida cubre un área de 28 544 ha, con rangos de elevación de 3160-4445 m (Delgado et al, 2006). La precipitación anual de la región fue de 1200 mm con temperaturas diarias que fluctúan de 0-20°C (IERSE 2004). La vegetación del parque consiste en ~90% de páramo herbáceo el cual atraviesa >1000 parches de bosque de *Polylepis*; los parches varían en tamaño (<1.0-44h ha) y forma en todo el paisaje de páramo (Minga & Verdugo 2007).

Cada parche de *Polylepis* es considerado como una formación de bosque continua separada al menos de 150 m del parche más cercano. Así, se seleccionaron 15 parches de *Polylepis*. La distancia de los 15 parches seleccionados al parche más cercano de la región varía entre 154-707 m (media= 347 m ± SD 195 m). Mientras, la distancia entre dos parches seleccionados, a través de todos los 15 parches de estudio, varía entre 314-17 192 m (6510 m ± 5165 m). El área de los parches de estudio varía entre 1.65-17.63 ha (7.25 ha ± 5.16 ha). En adición al área, se calculó el perímetro de cada parche y se usó esta información para calcular un índice de forma, el cual incrementa mientras la forma del parche se aleja del círculo perfecto [1]:

$$Forma = \frac{P}{2\sqrt{\pi A}} \quad (1)$$

donde P representa el perímetro (m) de un parche dado y, A (m²) es el área de dicho parche. El índice tiene un valor de 1

cuando el parche muestra una forma circular e incrementa mientras la forma se vuelve más irregular. Sin embargo, el índice de forma estuvo correlacionado significativamente con el área ($r = 0.85$, $P < 0.001$). Así, para obtener un índice de forma independiente del área, se usó una regresión lineal usando al área como variable explicativa y al índice de forma como variable dependiente, seguidamente se usó los residuos estandarizados del modelo para referirse como 'índice de forma de cada parche'.

Censo de aves

Dentro de cada parche de *Polylepis*, se instalaron cuatro puntos de conteo los cuales estuvieron separados al menos a 100 m entre sí, para evitar doble conteos. En cada punto de conteo, se registró todas las aves vistas y/o escuchadas dentro de un radio de 25 m con una duración de 15 min de observación; las aves que sobrevolaron el punto de conteo no fueron registradas. El censo de aves se realizó con tres repeticiones temporales desde Agosto 2012 - Abril 2013 y otras tres repeticiones durante Agosto 2013 - Abril 2014. Las especies fueron identificadas siguiendo las guías de campo de Ridgely & Greenfield (2001) y Tinoco & Astudillo (2007). Una vez que las especies fueron identificadas, estas fueron asignadas a uno de los tres gremios de preferencia de hábitats (Astudillo et al, 2015): 1) especialistas de bosques de *Polylepis* que prefieren dichos bosques; 2) generalistas que hacen uso de los bosques de *Polylepis* como de la matriz de páramo; y 3) especialistas de páramo que solamente ocurren en los hábitats de páramo.

Estructura y composición del hábitat

En cada punto de conteo se estableció una parcela circular de 12 m de radio. Desde el centro de la parcela se instalaron cuatro transectos de 12 m de largo distribuidos en función de los cuatro puntos cardinales; se contó e identificó todas las plantas leñosas con un diámetro a la altura del pecho (DAP) < 3 cm, que fueron contadas por un observador que caminaba con los brazos abiertos a lo largo de los transectos. En toda el área de la parcela circular se contó e identificó todos los árboles y arbustos con un DAP ≥ 3 cm. La diversidad vegetal de cada parche fue calculada a través del índice de equidad de Shannon, basado en los conteos de todos los árboles y arbustos. Además, se estimó la cobertura del dosel en cinco clases por cada 3 m a lo largo de cada transecto (12 medidas por parcela; 0= 0-19%; 1= 20-39%; 2= 40-59%; 3= 60-79%; 4= 80-100%) y posteriormente se promedió estos valores para obtener un valor de cobertura de dosel por parche. En los mismos puntos de cobertura de dosel, se estimó el perfil de la vegetación usando un poste de 3 m de alto, el cual estaba marcado con intervalos de 0.5 m en donde cada intervalo fue registrado cuando hacía contacto o no con cualquier estructura vegetal; después de los 3 m el perfil de la vegetación se estimó visualmente con intervalos de 1 m. En base a esta información se calculó un índice de complejidad vertical de la vegetación basado en Shannon, usando el número de toques de la vegetación por cada intervalo dentro de cada parcela circular, se promediaron los valores para obtener un índice para cada parche.

Los parches de *Polylepis* pueden diferir considerablemente en función de la composición vegetal. Para controlar esta variación se estimó la proporción de tres tipos de vegetación por cada parcela circular: 1) plantas del género *Polylepis*, que son restringidas a los bosques e incluyen las especies *Polylepis reticulata* y *Polylepis incana*; 2) plantas leñosas nativas de páramo, las cuales están distribuidas usualmente en el páramo incluye los géneros *Hesperomeles* (Rosaceae), *Chuiriraga* y *Diplostephium* (Asteraceae); y 3) plantas leñosas cosmopolitas

tas, especies vegetales nativas que ocurren tanto en bosque de *Polylepis* como en el páramo, incluye los géneros *Gynoxis* (Asteraceae), *Brachyotum* and *Miconia* (Melastomataceae). Para más detalles de las condiciones de los bosques de *Polylepis* referirse al Anexo 1.

Para reducir la variabilidad subyacente de todas las características de cada parche se desarrolló un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés). El PCA estuvo basado en una matriz de correlación compuesta por los sitios de estudio y las características de hábitat de cada parche. Para retener los componentes principales (PC) se usó el método broken-stick (Jackson 1993). Así se seleccionó los dos primeros componentes del PCA (64,8% de la varianza total explicada). El primer componente (PCI = 39,6%) refleja un cambio desde un menor perfil de vegetación, menor cobertura de dosel hacia un incremento en el número de arbustos con una mayor proporción de plantas nativas de páramo. El segundo componente (PCII = 28,8%) refleja un cambio desde una mayor complejidad del perfil de la vegetación y un incremento en la proporción de planta cosmopolitas (TABLA I). De este modo se considera la PCI como una vegetación influenciada por la matriz de páramo, mientras que PCII representa un cambio hacia una vegetación más heterogénea y más desarrollada verticalmente con influencia de plantas de páramo y propias de los parches de *Polylepis*.

Análisis estadísticos y de red espacial

Por cada gremio de afinidad de hábitat de las aves, se construyó una red bipartita compuesta por la asociación parche-especies. Estas redes son topológicamente similares a otras redes ecológicas. Sin embargo, en lugar de usar interacciones entre grupos tróficos, se usó la abundancia de cada especie de ave obtenida en cada parche como información homologa a la frecuencia de interacción. En consecuencia, las redes espaciales que se usaron no miden el nivel de interacción de un cierto grupo de aves con un específico parche de bosque (eg., interacción plantas frutales-dispersores de semillas, flores-polinizadores, o movimientos entre parches). En su lugar representan una visión topológica sobre la contribución de cada parche a la estructura regional de la diversidad de aves por cada gremio de afinidad de hábitat.

TABLA I.
CARGA FACTORIAL, DERIVADA DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (PCA) DE LAS CARACTERÍSTICAS DE HÁBITAT DE LOS 15 PARCHES DE POLYLEPIS, ALTOANDINOS, SUR DEL ECUADOR.

VARIABLES	PCI (39,6 %)	PCII (28,8 %)
Diversidad de plantas	0,270	-0,241
Perfil de la vegetación	-0,286	0,471
Cobertura de dosel	-0,398	0,160
Promedio de árboles y arbustos	0,445	0,270
Plantas nativas de páramo (%)	0,552	-0,040
Plantas cosmopolitas (%)	-0,036	0,652
Árboles de <i>Polylepis</i> (%)	-0,429	-0,442

Esta red bipartita construida fue convertida en una red unipartita cuantitativa, aquí los parches de *Polylepis* están conectados entre sí mediante la diversidad de especies que comparten, usando la abundancia de las especies como pesos. Para evaluar la importancia de cada parche en la red (i.e., nodos) por cada gremio de preferencia de hábitat de las aves se calculó cuatro índices de centralidad: 1) centralidad cualitativa, es decir, la riqueza de especies compartida a través de los parches; 2) grado de Opshal, es decir una centralidad

cuantitativa que mide la frecuencia de interacción entre fragmentos basado en la abundancia de individuos por especie; 3) centralidad de distancia, es decir, que mide los patrones de recambio de diversidad de especies a través de toda la red; 4) vector centralidad, es decir, que mide la magnitud de dicho recambio, esta magnitud incrementa mientras más fragmentos comparten la diversidad con un determinado fragmento y vice versa (Gómez et al, 2013).

En base a estos cuatro índices de centralidad se calculó un índice compuesto para evitar la redundancia de información (Gómez et al, 2013). Así, se calculó un PCA basado en una matriz de correlación entre los cuatro índices de centralidad (por cada gremio de preferencia de hábitat de las aves) y los parches; se retuvo el primer componente (todas las varianzas explicadas de cada gremio de hábitat \geq 67,5%) del PCA como índice integral de centralidad. Al evaluar el desempeño del índice integral de centralidad, este se correlacionaba fuertemente, aunque de manera negativa, con los cuatro índices de centralidad iniciales; esto implica que mientras el índice integral incrementa refleja una pérdida de centralidad de todos los gremios de preferencia de hábitat de las aves en la red espacial. Para una interpretación más fácil e intuitiva se multiplicó por -1 al índice integral de centralidad; para representar positivamente la centralidad de los parches en la red espacial. En otras palabras, a mayor índice integral de centralidad mayor conectividad espacial de la red. Los valores del índice varían entre 0-1. En adelante se referirá al índice integral de centralidad como 'centralidad de parche'.

La conectividad de la red espacial (centralidad de parche) fue evaluada mediante modelos lineales de regresión múltiple (LMs). El índice de centralidad del parche por cada gremio de preferencia de hábitat, fue usado como variable dependiente y relacionado con el área del parche, el índice de forma del parche, la elevación, la influencia del páramo en el parche (PCI de la estructura y composición del hábitat) y la heterogeneidad del parche (PCII de la estructura y composición del hábitat) como variables independientes. Sin embargo, al inspeccionar los residuos de la regresión, se encontró autocorrelación espacial en clases discretas de 1500 m (Anexo 2), violando los supuestos de independencia de los residuos. Por tal motivo, se usaron modelos espaciales simultáneos autorregresivos (SARs), estos modelos incorporan información espacial (latitud y longitud) de cada uno de los parches. Dado que los SARs son generalmente más robustos que los LMs se retuvo a los primeros como modelo final (Lichstein et al 2002; Dormann et al. 2007). Al inspeccionar los residuos de los modelos SARs estos mostraron mayor independencia espacial (Anexo 2).

III. RESULTADOS

La centralidad de los parches de *Polylepis* en la red espacial difiere considerablemente entre los gremios de preferencia de hábitat de las aves y al respecto de las características de cada parche. Los dos únicos gremios de preferencia de hábitat que mostraron resultados significativos fueron las aves especialistas de *Polylepis* y las generalistas (Figura 1).

Para los especialistas de bosques de *Polylepis* la centralidad decrece mientras aumenta el área ($Z = -3,65$; $P < 0,001$), el índice de forma ($Z = -3,51$; $P < 0,001$), la influencia de la matriz de páramo dentro del parche (PCI; $Z = -10,36$; $P < 0,001$) y la heterogeneidad del parche (PCII; $Z = -3,78$; $P < 0,001$), aunque la centralidad incrementa mientras aumenta la elevación ($Z = 3,86$; $P < 0,001$).

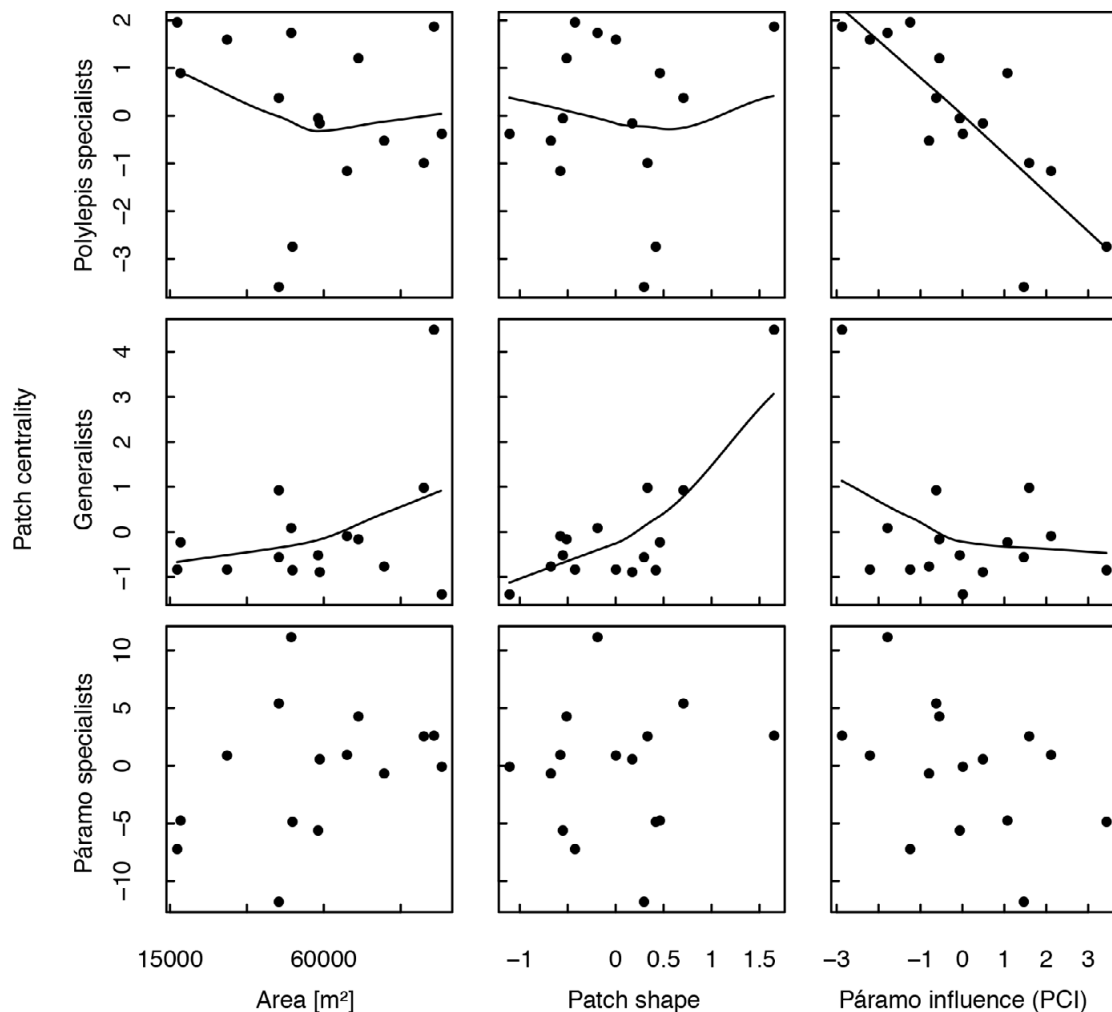


Figura 1. Relación del índice de centralidad frente a las características de 15 parches de Polylepsis para dos gremios de preferencia de hábitat de aves, Altoandinos, sur del Ecuador.

Para los generalistas la centralidad incrementa mientras aumenta el área ($Z= 2,28$; $P= 0,023$) y el índice de forma ($Z= 2,30$; $P= 0,022$); aunque disminuye mientras aumenta PCI ($Z= -2,84$; $P= 0,004$). Al respecto de la elevación y PCI no existen variaciones significativas.

Al identificar los parches de Polylepsis importantes para la conectividad de aves especialistas de bosques de Polylepsis se evidencia que los fragmentos con menor influencia de la matriz de páramo, con áreas pequeñas y con formas menos irregulares son nodos importantes de la red espacial. Mientras que fragmentos con áreas grandes, con menor influencia de la matriz del páramo y, con formas más irregulares son nodos importantes para la conectividad de aves generalistas en la red espacial. Finalmente, los parches de Polylepsis no influyen en la conectividad de aves especialistas de páramo (Figura 2).

IV. DISCUSIÓN

Al usar el enfoque de red espacial, se encontró que los parches de Polylepsis son nodos importantes en la conectividad (basado en la centralidad de parche) de la comunidad de aves alto-Andina, sur del Ecuador. La aproximación de centralidad

dentro de la relación parche-aves por cada gremio de preferencia de hábitat difiere al respecto de las características (i.e., área, forma, elevación, vegetación) del parche de Polylepsis.

Mientras incrementa el área del parche como así también la irregularidad en su forma, se reduce la centralidad del parche para aves especialistas de Polylepsis; aunque parches con estas características incrementan la centralidad de aves generalistas. Al respecto de la elevación, la centralidad del parche incrementa en aves especialistas de Polylepsis, pero no hay efecto para las generalistas. La mayor influencia de la matriz de páramo que rodea los parches de Polylepsis (PCI de la estructura y composición del hábitat) reduce la centralidad para ambos gremios, especialistas de Polylepsis y generalistas. De hecho, la centralidad de especialistas de Polylepsis responde negativamente a la influencia del páramo dentro del parche, indicando su fuerte asociación con la calidad de la matriz de páramo que rodea cada parche de Polylepsis. Definitivamente, el presente estudio demostró que la aproximación en red espacial es una herramienta conveniente para mejorar el conocimiento de la condición (i.e., cantidad y calidad) de los hábitats alto-Andinos en paisajes modificados por actividades humanas.

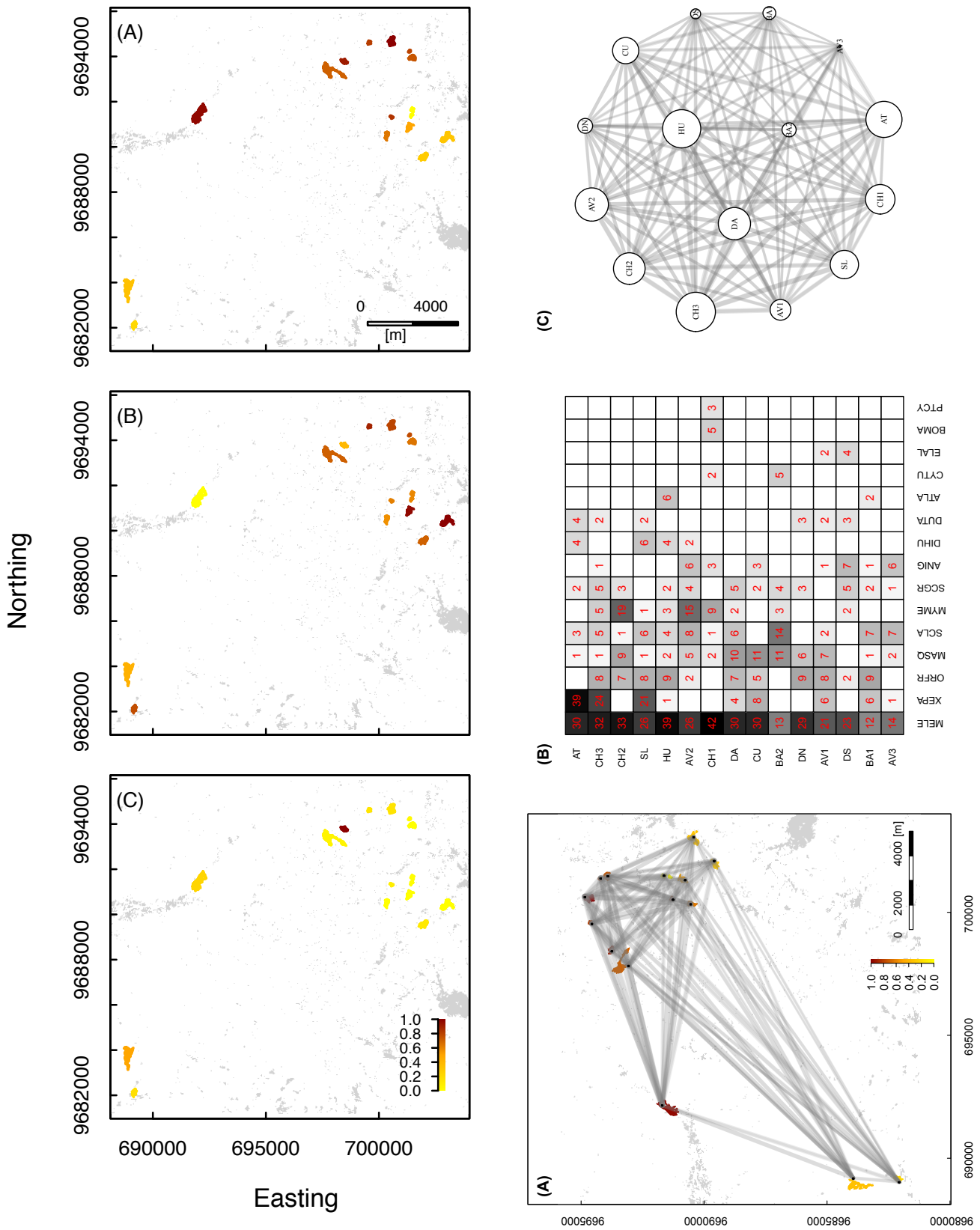


Figura 2. Visión topológica de la contribución de diversidad de aves para la conectividad de 15 fragmentos de Polylepis, Altoandinos, sur de Ecuador. Los índices de centralidad varían de 0-1, valores cercanos a 1 representan mayores valores de centralidad. La visión topológica está basada en índices de centralidad y se presenta separadamente: (A) aves especialistas de bosque de Polylepis; (B) aves generalistas; (C) aves especialistas de páramo. Para (A) se muestra la contribución de la diversidad de aves, líneas que tienden a ser más oscuras representan una mayor tasa de recambio en la diversidad de aves especialistas de Polylepis.

IMPORTANCIA DE LOS PARCHES DE POLYLEPIS

Las medidas de centralidad, basadas en el recambio de la diversidad de especies de aves, demostraron que la importancia de los parches de Polylepis difiere entre gremios de preferencia de hábitat. Los parches más importantes para los especialistas de Polylepis son aquellos que tienen formas regulares, es decir, que tienen un débil efecto de borde, tienen una baja influencia de la matriz de páramo y, que están distribuidos a mayores elevaciones. Estos hallazgos corroboran que los especialistas de Polylepis evitan los parches alterados, sus bordes y son altamente dependientes de la calidad de la estructura y composición del hábitat (Cahill & Matthysen 2007; Tinoco et al, 2013). En consecuencia, la calidad de los parches de Polylepis en el área de estudio fue más importante que la cantidad. Resultados similares se han reportado para los Andes centrales de Suramérica, en donde las aves especialistas de Polylepis incrementan su abundancia en parches pequeños y aislados (Fjeldsá 1993). De este modo, la conservación de aves alto-Andinas dependiente de los bosques de Polylepis, debería considerar la importancia de parches pequeños y con vegetación madura; en especial una mayor densidad de árboles de Polylepis y vegetación propia de este tipo de bosques pueden ser particularmente ventajosa (Fjeldsá 1993; Lloyd 2008b).

Contrariamente a los efectos reportados en los especialistas de Polylepis, las aves generalistas responden positivamente a mayores áreas. Estudios previos en el área de estudio han reportado efectos positivos en la riqueza de aves al respecto del área de parche de Polylepis (Tinoco et al, 2013). Sin embargo, este mismo estudio argumenta que los efectos en la riqueza pueden variar a través de las diferentes especies, regiones y enfoques de investigación (Fjeldsá 1993; Lloyd 2008a; Tinoco et al, 2013). En este contexto, agrupar a las especies dentro de gremios de preferencia de hábitat mejora el conoci-

to sobre la respuesta de aves altamente especializadas en los hábitats que ocupan. En adición, la centralidad de aves generalistas respondió positivamente a mayor irregularidad en la forma del parche, este resultado refleja que las especies generalistas son capaces de soportar efectos de borde, e influencia de la matriz de páramo dentro de cada parche de Polylepis; parches con estas características contienen mayor diversidad de generalistas que especialistas de bosque (Grass et al, 2014). Finalmente, los especialistas de Polylepis dependen de una mayor calidad del parche y, la centralidad de los generalistas está más relacionada con la cantidad del parche; un aspecto importante en estos resultados divergentes es la elevación. Parches de Polylepis distribuidos en zonas de mayor elevación usualmente están más aislados de actividades humanas como la agricultura y construcción de carreteras (Astudillo et al, 2014), evidenciando de esta manera una mejor calidad del hábitat. Mientras que las aves generalistas tienen rangos de distribución más amplios (eg., 3400 - 4200 m; Astudillo et al, 2015), lo cual es una evidencia de la flexibilidad en el uso de parches alterados y a la vez de hábitats de páramo.

Futuros estudios deberían usar esta aproximación de red espacial para investigar la distribución y el aporte de la diversidad de aves alto-Andinas a una escala de paisaje. Las medidas de centralidad al considerar información de la diversidad de aves por gremios de preferencia de hábitat demuestra un enfoque muy conveniente para entender la conectividad de fragmentos a través del paisaje; así fragmentos que contienen diversidades muy similares estarían más conectados y a la vez serían más importantes para la conservación. Este enfoque de conectividad dentro de la red espacial demuestra una contribución funcional de la comunidad de aves (Rodríguez-Pérez et al, 2014) y cómo esta función ecológica varía en paisajes alterados por actividades humanas. Por último, esta información puede ser valiosa ya que ayuda a tomar mejores decisiones para la conservación en el mosaico de paisajes.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio estuvo financiado por la Universidad del Azuay (Fondos UDA 2013-33) y la Fundación Alemana para la Investigación (DFG FA925/5-1; C2: DFG PAK825). Agradecemos a Jacinto Guillén de la Universidad del Azuay por el apoyo constante a las investigaciones en aves alto-Andinas. El apoyo logístico fue proporcionado por personal del Parque Nacional Cajas.

REFERENCIAS

- Astudillo, PX., Samaniego, GM., Machado, PJ., Aguilar, JM., Tinoco, BA., Graham, CH., & Farwig, N. (2014). The impact of roads on the avifauna of páramo grasslands in Cajas National Park, Ecuador. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 49(3), 204-212.
- Astudillo, PX., Tinoco, BA., & Siddons, DC. (2015). The avifauna of Cajas National Park and Mazán Reserve, southern Ecuador, with notes on new records. *Cotinga*, 37, 1-11.
- Benham PM, Beckman EJ, Dubay SG, Flores LM, Johnson AB, Lelevier MJ & Witt CC (2011). Satellite imagery reveals new critical habitat for endangered bird species in the high Andes of Peru. *Endangered Species Research*. 13: 145-157.
- Bryan K. & Leise T. (2006). The \$25,000,000,000 eigenvector: the linear algebra behind Google. *SIAM Review*. 48: 569-581.
- Cahill JR & Matthysen E (2007). Habitat use by two specialist birds in high-Andean Polylepis forests. *Biological Conservation*. 140: 62-69.
- Delgado O, López F, Aguilar M & Cordero M (2006). Componente geomorfología glaciar del Parque Nacional Cajas - Ecuador. Reporte técnico no publicado. (Cuenca, Ecuador): Universidad del Azuay.
- Dormann CF, McPherson JM, Araújo MB, Bivand R, Bolliger J, Carl G & Wilson R (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30: 609-628.
- Fjeldsá J (1993). The avifauna of the Polylepis woodlands of the Andean highlands: the efficiency of basing conservation priorities on patterns of endemism. *Bird Conservation International*. 3: 37-55.
- Foley JA, Defries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR & Snyder PK (2005). Global consequences of land use. *Science*. 309: 570-574.
- Gardner TA, Barlow J, Chazdon R, Ewers RM, Harvey CA, Peres CA & Sodhi NS (2009). Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*. 12: 561-582.

- Gareca EE, Hermy M, Fjeldsa J & Honnay O (2010). Polylepis woodland remnants as biodiversity islands in the Bolivian high Andes. *Biodiversity and Conservation*. 19: 3327–3346.
- Girvan M & Newman MEJ (2002). Community structure in social and biological networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 99: 7821–7826.
- Gómez JM, Nunn CL & Verdú M (2013). Centrality in primate-parasite networks reveals the potential for the transmission of emerging infectious diseases to humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 110: 7738–41.
- Grass I, Berens DG & Farwig N (2014). Guild-specific shifts in visitation rates of frugivores with habitat loss and plant invasion. *Oikos*. 123: 575–582.
- IERSE (2004). Estaciones meteorológicas de la cuenca del río Paute. (Cuenca, Ecuador): Reporte técnico no publicado. Universidad del Azuay.
- Jordán F, Benedek Z & Podani J (2007). Quantifying positional importance in food webs: a comparison of centrality indices. *Ecological Modelling*. 205: 270–275.
- Laurance WF, Sayer J & Cassman KG (2013). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution*. 1–10.
- Lichstein J, Simons T, Shriner S & Franzreb K (2002). Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*. 72: 445–463.
- Lloyd H (2008a). Abundance and patterns of rarity of Polylepis birds in the Cordillera Vilcanota, southern Perú: implications for habitat management strategies. *Bird Conservation International*. 18: 164–180.
- Lloyd H (2008b). Influence of within-patch habitat quality on high-Andean Polylepis bird abundance. *Ibis*. 150: 735–745.
- Minga D & Verdugo A (2007). Riqueza florística y endemismo del Parque Nacional Cajas. Reporte técnico no publicado. (Cuenca, Ecuador): Herbario Azuay, Universidad del Azuay.
- Neuschulz E, Brown M & Farwig N. (2013). Frequent bird movements across a highly fragmented landscape: the role of species traits and forest matrix. *Animal Conservation*. 16: 170–179.
- Purcell J & Brelsford A (2004). Reassessing the causes of decline of Polylepis, a tropical subalpine forest. *Ecotropica*. 10: 155–158.
- Ridgely R & Greenfield P (2001). *The Birds of Ecuador: Field Guide*. Ithaca (New York): Cornell University Press.
- Rodríguez-Pérez J, García D & Martínez D (2014). Spatial networks of fleshy-fruited trees drive the flow of avian seed dispersal through a landscape. *Functional Ecology*. 28: 990–998.
- Sekercioglu C (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution*. 21: 464–471.
- Tinoco BA & Astudillo PX (2007). *Guía de campo de las aves del Parque Nacional Cajas*. (Cuenca, Ecuador): ETAPA.
- Tinoco BA, Astudillo PX, Latta SC, Strubbe D & Graham CH (2013). Influence of patch factors and connectivity on the avifauna of fragmented Polylepis Forest in the Ecuadorian Andes. *Biotropica*. 45: 602–611.
- Verboom J, Foppen R, Chardon P, Opdam P & Luttikhuisen P (2001). Introducing the key patch approach for habitat networks with persistent populations: an example for marshland birds. *Biological Conservation*. 100: 89–101.

Anexo 1

Variables de estructura y composición de hábitat de 15 parches de *Polylepis*, Altoandinos, sur del Ecuador. Las columnas 3-9 fueron usadas para calcular el análisis de componentes principales de cada parche (PCA; TABLA I). El área, el índice de forma, la elevación y los dos primeros componentes del PCA fueron usados para predecir la centralidad (conectividad) del parche de cada gremio de preferencia de hábitat dentro de una red espacial. Información espacial (longitud y latitud de los parches de *Polylepis*) fue incluida en los modelos espaciales autorregresivos (SARs).

NOMBRE DE LA LOCALIDAD	CÓDIGO DEL PARCHÉ	DIVERSIDAD VEGETAL	PERFIL DE LA VEGETACIÓN	COBERTURA DE DOSEL (0-4)	PROMEDIO DE ÁRBOLES Y ARBUSTOS	PLANTAS NATIVAS DE PÁRAMO[%]	PLANTAS COSMOPOLITAS [%]	ÁRBOLES DE POLYLEPIS [%]	LONGITUD	LATITUD	PERÍMETRO [M]	ÁREA [M ²]	FORMA	ELEVACIÓN [M]
Ataudcocha	AT	1,21	2,24	3	93	3	60	37	698422	9693829	1467	44659	1,96	3929
Avilahuayco 1	AV1	1,56	2,21	2	101	17	50	32	701282	9690858	2221	57795	2,61	3947
Avilahuayco 2	AV2	1,88	1,96	3	77	23	50	26	700498	9691349	908	16484	1,99	3868
Avilahuayco 3	AV3	1,44	2,13	3	126	33	49	18	701464	9691717	1659	40004	2,34	3549
Barrancos 1	BA1	1,42	2,08	2	121	29	55	16	702057	9689684	2127	73926	2,21	3828
Barrancos 2	BA2	1,37	2,18	3	71	14	58	28	703010	9690515	3129	103371	2,76	3703
Chuspipuñuna 1	CH1	1,99	2,20	3	109	14	49	37	701443	9693991	1577	56993	1,86	3690
Chuspipuñuna 2	CH2	1,97	2,10	3	44	3	55	42	701354	9694282	492	15982	1,11	3745
Chuspipuñuna 3	CH3	1,35	2,13	3	117	9	56	34	700603	9694921	2480	81880	2,45	3863
Cucheros	CU	1,26	2,15	3	73	15	62	24	700314	9690636	1948	39960	2,75	4002
Derrumbo Amarillo	DA	1,16	2,23	4	92	4	69	27	699527	9694637	968	25107	1,72	4029
Dublaycocha 1	DN	1,75	1,99	3	82	33	45	21	689285	9684050	6439	147872	4,72	3947
Dublaycocha 2	DS	1,63	2,02	2	197	29	50	18	689133	9682190	1941	45206	2,58	3921
Huagrahuma	HU	1,12	2,03	3	28	3	27	70	692218	9691789	9067	162103	6,35	3767
San Luis	SL	1,35	2,13	3	99	15	67	18	697837	9693155	5677	173634	3,84	3913

Anexo 2
 Autocorrelación espacial, basado en el índice de Moran's I, de los residuos estandarizados de modelos de regresión lineal (LMs) y modelos espaciales autorregresivos (SARs) por cada gremio de afinidad de hábitat de las aves. El índice de Moran's I fue evaluado en clases discretas de 1500 m. Los círculos representan los 15 parches de Polyplepis, Altoandinos, sur del Ecuador. Los colores de cada círculo indican los niveles de significancia (negro: $P < 0.01$; gris: $P < 0.05$; blanco: $P > 0.1$).

